



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

EFFECTO DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT SOBRE
LA PROPORCIÓN SEXUAL OPERATIVA DE
DENDROPSOPHUS MICROCEPHALUS (ANURA:
HYLIDAE) EN TRES COMUNIDADES DE LA
SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
**MAESTRO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD
Y CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS TROPICALES**

PRESENTA

BIOL. YIBRIL MASSIP VELOSO

UNICACH

TUXTLA GUTIÉRREZ, CHIAPAS

MAYO, 2019



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

T E S I S

EFFECTO DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT SOBRE LA
PROPORCIÓN SEXUAL OPERATIVA DE *DENDROPSOPHUS*
MICROCEPHALUS (ANURA: HYLIDAE) EN TRES
COMUNIDADES DE LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS,
MÉXICO

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

MAESTRO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD

Y CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS TROPICALES

PRESENTA

BIOL. YIBRIL MASSIP VELOSO

Director

DR. SERGIO LÓPEZ MENDOZA UNICACH

Asesores

DR. EDUARDO ESPINOZA MEDINILLA

DR. MIGUEL PERALTA MEIXUEIRO

TUXTLA GUTIÉRREZ, CHIAPAS

MAYO, 2019



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS y ARTES DE CHIAPAS

DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
13 de mayo de 2019
Oficio No. DIP/0301/2019

C. Yibril Massip Veloso
Candidato al Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad
y Conservación de Ecosistemas Tropicales UNICACH
Presente

En virtud de que se me ha hecho llegar por escrito la opinión favorable de la Comisión Revisora que analizó su trabajo terminal denominado "Efecto de la calidad de hábitat sobre la proporción sexual operativa de *Dendropsophus microcephalus* (Anura: Hylidae) en tres comunidades de la Selva Lacandona, Chiapas", y que dicho trabajo cumple con los criterios metodológicos y de contenido, esta Dirección a mi cargo le autoriza la impresión del documento mencionado, para la defensa oral del mismo, en el examen que Usted sustentará para obtener el **Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales**.

Se le pide observar las características normativas que debe tener el documento impreso y entregar en esta Dirección un tanto empastado del mismo.

Atentamente

"Por la Cultura de mi Raza"


Dra. Magnolia Solís López
Directora



DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN
y POSGRADO



C.c.p. Expediente
•MSL/rags

Ciudad Universitaria. Lib. Norte Poniente núm. 1150
Colonia Lajas Maciel, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
C.P. 29039 Tel: (01961) 6170 440 Ext. 4360

investigacionyposgrado@unicach.mx

Dedicatoria

A todos los chiapanecos y chiapanecas, para que cuiden y valoren la enorme diversidad natural que tienen en su tierra.

A todos los mexicanos y mexicanas que con el pago de sus impuestos permitieron que este estudio se cumpliera.

A mi familia toda.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar los recursos destinados para cumplimentar mi estancia en Chiapas y poder llevar a cabo esta investigación.

Al director de tesis Dr. Sergio López Mendoza por su apoyo en el desarrollo de este documento y a los asesores Dr. Eduardo Medinilla y Dr. Miguel Peralta Meixueiro por sus acertadas críticas y comentarios.

A los compañeros que prestaron su tiempo y energías para el logro de los muestreos Gamaliel Romero, Cristian Aquino, Carlos Pérez, Eduardo Vázquez, Aarón Gómez, Jocelyn Cervantes, Rudy Pérez, Alexis García y José Manuel Contreras: sin todos ustedes no habría sido posible este trabajo. A Gaspar Mayorga por su dedicación, disciplina y alegría.

A mis amigos José Colmenares Natarén y Dulce Valdivieso Solís por tantos momentos de alegría y por quitarme la nostalgia, darme energías y enseñarme de su hermoso y diverso país con mucha paciencia. A sus familiares que me acogieron como uno más a la hora de sentarse a la mesa, gracias a ustedes por tanto cariño. A Patricia por toda su amistad.

Al Coordinador del Programa de Posgrado Dr. Esteban Pineda por todo su esfuerzo para vencer las trabas burocráticas y por su paciencia en estos dos años.

A Verónica por su amor y sus críticas a la hora de leer este documento.

A mis hermanos, mi tía y mi primo por estar ahí siempre y mostrarme su apoyo.

A mi padre por los desayunos y todas las sugerencias.

A mi madre por los correos en los que me animó a conseguir mi objetivo.

Índice

CAPÍTULO 1.....	1
SISTEMAS DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN SEXUAL DE LOS ANFIBIOS ANUROS	1
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. MARCO TEÓRICO	2
III. OBJETIVOS.....	19
IV. MÉTODO.....	19
V. RESULTADOS	20
VI. DISCUSIÓN.....	23
VII. CONCLUSIONES	30
VIII. REFERENCIAS DOCUMENTALES.....	31
CAPÍTULO 2.....	39
PROPORCIÓN SEXUAL OPERATIVA DE <i>DENDROPSOPHUS MICROCEPHALUS</i> (ANURA: HYLIDAE: DENDROPSOPHINAE) Y SU RELACIÓN CON LA CALIDAD DEL HÁBITAT EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS.....	39
I. INTRODUCCIÓN.....	39
II. OBJETIVOS.....	45
III. MARCO TEÓRICO	46
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	55
V. RESULTADOS	67
VI. DISCUSIÓN.....	82
VII. CONCLUSIONES	98
VIII. RECOMENDACIONES.....	99
VIII. REFERENCIAS DOCUMENTALES.....	100
ANEXOS.....	111

RESUMEN

CAPÍTULO 1

Los anfibios anuros constituyen el grupo de vertebrados que representa la transición desde el agua al ambiente terrestre (Wells, 2007), y por esto constituyen un hito en la evolución de la vida en estos ecosistemas. La reproducción es uno de los aspectos más importantes de la biología de este clado. El marcado dimorfismo sexual presente en este grupo ha evolucionado mediante la Selección Sexual, y ha profundizado estas diferencias en dependencia de si las especies son monógamas o polígamas. Fisher (1930) propuso que es la selección dependiente de frecuencias la que estabiliza la proporción sexual cerca del equilibrio y la evolución ha fijado en los organismos con determinación sexual de tipo cromosómica una proporción sexual (PS) estable de 1:1. La Asignación Sexual es el proceso mediante el cual las especies que se reproducen sexualmente controlan la proporción de machos y hembras de una población (Charnov, 1982). El Sistema de Apareamiento de una especie es la estrategia seguida para la obtención de pareja, y sus variantes son la monogamia y la poligamia. La PS de una población se puede encontrar sesgada hacia los machos, hacia las hembras o en el equilibrio. En los anfibios anuros este parámetro por lo general se encuentra desviado hacia los machos. El efecto de la PS en el tamaño efectivo de una población se encuentra influido por el número de individuos del sexo menos común, y esto puede variar con los años. La proporción sexual operativa (PSO) está fuertemente influenciada por los cambios ambientales, tales como la presencia de contaminantes químicos, el aumento en las temperaturas y radiación UV en los sitios de reproducción y cría.

CAPÍTULO 2

Los vertebrados están desapareciendo a tasas muy altas, y los anfibios son el grupo con la mayor proporción de especies en peligro de extinción (Stuart *et al.*, 2004, Beebee y Griffiths, 2005; Stuart, 2008). Los efectos de la influencia humana en los ecosistemas llevan a una pérdida directa de los hábitats naturales y seminaturales (Steele y Heffernan, 2014). Pocos estudios han descrito la relación entre la Proporción Sexual Operativa (PSO) y la calidad del hábitat en especies de anfibios anuros. La región de la Selva Lacandona (SL) en Chiapas, México conserva una gran área de selva tropical (Carabias *et al.*, 2015) y ha sido afectada por actividades humanas recientes e históricas (Martínez-Ramos, 2006). *Dendropsophus microcephalus* (Anura: Hylidae) es un anuro de pequeño a mediano tamaño de hábitos nocturnos y arbóreos (Duellman, 1970; Duellman, 2001; Savage, 2002). Habita en restos de Selva Húmeda y sus alrededores con poblaciones abundantes, se reproduce en charcas temporales en agregaciones numerosas. La PSO de *D. microcephalus* se comparó a nivel de paisaje entre los años 2015 y 2018 y a nivel de microhábitat en la temporada lluviosa del año 2018 en ocho localidades de la SL, las que corresponden a un gradiente de perturbación. A nivel de paisaje la PSO registró mayor cantidad de relación con los índices y métricas medidas en el año 2018. Mientras que, a nivel de microhábitat, la PSO se correlacionó de manera significativa con el Índice de Calidad Visual del Hábitat para los ocho sitios de reproducción. La PSO de *D. microcephalus* se encontró en el equilibrio natural de un macho: una hembra descrito por Fisher (1930) en la localidad de Lacanjá Chansayab 3, con características medias de perturbación, está influenciada negativamente por las actividades humanas como la destrucción y antropización del hábitat en la Selva Lacandona, Chiapas.

Palabras clave: Proporción Sexual Operativa; Lacandona; Hílidos; Calidad; Hábitat.

CÁPITULO 1

SISTEMAS DE APAREAMIENTO Y PROPORCIÓN SEXUAL DE LOS ANFIBIOS ANUROS

I. INTRODUCCIÓN

Los anfibios son el clado de vertebrados que representa la transición desde el agua al ambiente terrestre (Wells, 2007), y por esto constituyen un hito en la evolución de la vida en los ecosistemas terrestres; por lo que son organismos clave en el flujo de energía entre ambos ambientes. La vida de los anfibios anuros está notablemente ligada al agua. Estos animales depositan un gran número de huevos en el agua, y sus larvas pasan por un proceso de metamorfosis a su fase adulta, en la que desarrollarán su vida en la tierra, este modo de vida cuenta una parte de las diferentes maneras y formas disimiles en que ocurre la reproducción (Vitt y Caldwell, 2013).

Al igual que otros grupos de vertebrados, los anfibios están experimentando un declive en sus tamaños poblacionales a nivel global (Stuart, 2008; Houlahan *et al.*, 2000). Las causas posibles de esta situación han sido identificadas: antropización (construcción de estructuras), destrucción de los hábitats y su fragmentación, así como el uso de la tierra para la agricultura (Beebee y Griffiths, 2005). Además, otras amenazas identificadas son el cambio climático, la dispersión de la enfermedad fúngica provocada por *Batrachochytrium dendrobatidis*, la contaminación del ambiente, el incremento de la radiación ultravioleta B debido al agotamiento del ozono y la introducción de especies exóticas (Beebee y Griffiths, 2005; Blaustein y Kiesecker, 2002).

Los anuros constituyeron un símbolo de fertilidad para algunas culturas humanas como la Maya, en la Península de Yucatán, por el hecho de que la reproducción es el aspecto más conspicuo de la ecología de estos vertebrados (Wells, 2010). Algunas especies sólo son observadas cuando comienza la etapa

Reproductiva, ya que se agrupan para realizar el cortejo. Estos animales presentan un ciclo de vida complejo que incluye una fase larvaria con requerimientos nutricionales y de hábitat diferentes a los adultos. Además, existe diversidad en sus modos reproductivos, con un huevo que sólo es viable en medio acuático o lugares muy húmedos, la piel permeable y generalmente una reducida tolerancia a las modificaciones de las condiciones del hábitat (Pechmann y Wilbur, 1994).

Las perturbaciones del hábitat de los anfibios pueden traer aparejadas la desaparición de las poblaciones locales y la extinción de éstas. La IUCN (2008) determinó que el factor más importante para la disminución de las poblaciones de anfibios mexicanos es la deforestación y transformación de vegetación. Aunque hace falta hacer más estudios para tener la información necesaria para calificar el grado de amenaza que tienen muchas especies de la fauna de anfibios en México (Frías-Álvarez *et al.*, 2010). En este sentido, unos de los aspectos relevantes a estudiar están relacionados con la reproducción en este grupo de especies.

II. MARCO TEÓRICO

2.1 Breve introducción a la biología reproductiva de los anuros

Los anfibios anuros presentan una gran diversidad de modos reproductivos (Duellman y Trueb, 1986). La historia de vida compleja de éstos, la cual a menudo incluye un estado larval y la subsecuente metamorfosis, marca el inicio de la evolución de la diversidad de modos en los que estos animales se reproducen. Este modo generalizado es propio de especies con tamaños poblacionales variables de un año a otro, y de condiciones ambientales impredecibles (Duellman y Trueb, 1986). Algunos de estos han evolucionado de manera independiente en linajes no relacionados, mientras que otros sólo ocurren en uno de estos linajes. La conquista del ambiente terrestre conllevó un gran número de retos asociados. Un tema recurrente al analizar los modos de reproducción en los anfibios anuros es la remoción de la reproducción obligada en el agua y el desarrollo de sus huevos en ésta, con la subsecuente aparición de huevos no acuáticos. Las puestas sobre la

tierra o en la hojarasca, son viables solo en lugares con condiciones de humedad relativa constante por el peligro de pérdida de agua por evaporación (Wells, 2007).

La comunicación entre anuros se produce generalmente por llamadas que están, a menudo, adaptadas para su transmisión óptima en sus hábitats específicos (Richards y Wiley, 1980) y esta comunicación involucra tres elementos fundamentales para que pueda ocurrir: un emisor(a), un receptor(a) y el ambiente que media entre ellos (Forrest, 1994). En ambientes ruidosos el receptor debe detectar las señales acústicas con un fondo con interferencias, y luego, identificar las que son co-específicas de las hetero-específicas (Gerhardt y Hubert, 2002). Muchas de las señales acústicas producidas por anuros son llamadas de largo alcance, y tienen como objetivo fundamental la reproducción.

La característica más notable en muchas especies de anuros es la presencia de un saco vocal en los machos, y está relacionada con la producción de llamadas (Duellman y Trueb, 1986). Los machos de ranas y sapos son los que generalmente producen llamadas (cantos) en temporada de lluvias. Las estructuras externas para la producción de sonidos están más desarrolladas en los machos, que producen llamadas de anuncio, básicamente para atraer a las hembras durante la temporada reproductiva y defender un territorio ante la presencia de otros machos conoespecíficos (Gerhardt y Hubert, 2002). Aunque existen evidencias de que las hembras de algunas especies también producen llamadas en la temporada de apareamiento, éstas se dan en menor medida (Emerson y Boyd, 1999; Toledo *et al.*, 2014). Las hembras casi nunca inician las interacciones acústicas, sino que responden a las llamadas de anuncio de los machos (Schlaepfer y Figueroa-Sandi, 1998). Cuando las parejas se encuentran entonces ocurre la reproducción.

El amplexo es la conducta mediante la cual los machos se acoplan a las hembras y resulta el mecanismo mediante el cual la reproducción externa ocurre en estas especies. Los huevos son fertilizados mientras van saliendo de la cloaca de las hembras, y son depositados en el agua u otro sustrato para su desarrollo posterior. Puede ser inguinal (anuros más antiguos) o axilar y varía en dependencia del taxón (Lynch, 1973). El significado funcional del cambio evolutivo de la posición

de amplexo no ha sido claramente explicado (Wells, 2007). No hay dudas de que el amplexo axilar tiene como principal ventaja el hecho de que la cloaca del macho y la hembra quedan próximas y un mayor número de huevos pueden ser fertilizados. Algunas variantes del amplexo han sido reportadas: (i)- amplexo axilar: el macho agarra a la hembra con sus extremidades anteriores por la cintura escapular; (ii)- amplexo a horcajadas: el macho se coloca sobre la hembra dejando la cabeza de ésta debajo de su cloaca, y la aprieta con sus patas traseras; (iii)- amplexo inguinal: el macho se acopla a la hembra con sus extremidades anteriores agarrando las extremidades posteriores de esta; (iv)- amplexo pegado: el macho queda con su piel pegada al dorso de la hembra, mediante secreciones; (v)- amplexo cefálico: la hembra es agarrada por el macho por delante de sus extremidades anteriores; (vi)- aposición cloacal: macho y hembra se unen por su extremo posterior, quedando las cloacas de ambos unidas, y (vii)- copulexus, o amplexo con órgano intromitente.

Un número reducido de especies de anuros presentan fertilización interna mediante copulexus. La fertilización interna es una precondition para el viviparismo (Böhme y Ziegler, 2008) y se presenta en las familias Ascaphidae (género *Ascaphus*, dos especies), Eleutherodactylidae (género *Eleutherodactylus*, dos especies), Bufonidae (género *Mertensophryne*, en varias de las 14 especies; género *Nectophrynoidea*, presumiblemente todas las especies; género *Altiphrynoidea*, una especie y género *Nimbaphrynoidea*, dos especies) (Vitt y Caldwell, 2013). La fertilización interna requiere de estructuras morfológicas por las que los espermatozoides son llevados a la cloaca de la hembra, lo que usualmente conlleva complejos rituales de cortejo y apareamiento. Excepto las especies de ranas de los géneros *Ascaphus* y *Mertensophryne*, el resto usa la aposición cloacal para la transferencia de los espermatozoides. Los machos de las ranas del género *Ascaphus* tienen un órgano intromitente con el que depositan los espermatozoides en la cloaca de las hembras, cerca de la abertura del oviducto (Vitt y Caldwell, 2013) siendo este una modificación de la cloaca de los machos. Este órgano se engruesa por la llegada de sangre y la enorme vascularización que presenta, formándose un surco por el cual los gametos viajan hacia la hembra (Noble y Putnam, 1931). Las hembras de este género son capaces de almacenar esperma en el conducto

oviductal (Sever *et al.*, 2001). Los machos de *Mertensophryne micranotis* presentan una protuberancia en la cloaca que facilita la llegada del espermatozoides a la cloaca de la hembra (Grandison, 1980).

Los huevos son depositados, dependiendo de la especie, en una variedad de números y formas. En los extremos encontramos especies pequeñas como *Eleutherodactylus iberia* (Anura: Eleutherodactylidae), que deposita sólo un huevo sobre la hojarasca, en bosques mesófilos de montaña (Díaz y Cádiz, 2008). *Bombina bombina* (Anura: Bombinatoridae) deposita un promedio de 100 huevos de manera individual o en pequeños paquetes sobre el agua. Sobre nidos de espuma, películas de huevos sobre las hojas, cadenas cortas y largas de huevos en ambientes lénticos, en masas planas o globulares de huevos sobre la superficie del agua (*Rana*:Anura: Ranidae) y *Osteopilus* (Anura: Hylidae), en las hojas de las bromelias sobre los árboles en los bosques húmedos (*Eleutherodactylus*) (Anura: Eleutherodactylidae) (Duellman, 1992), sobre rocas y enterrados entre granos finos de arena dentro de cavernas como *Eleutherodactylus (Syrrophus) zeus* (Alonso *et al.*, 2015), y su número varía desde las decenas hasta los miles de huevos.

En las regiones tropicales el régimen de precipitación presenta una diferencia acentuada entre dos períodos: uno seco, y uno húmedo (Portig, 1965) y esto determina muchos procesos ecológicos que allí ocurren. La reproducción, por ejemplo, en algunas especies animales como insectos y anfibios, está directamente influida por los patrones de lluvias (Toft, 1980). Los períodos de reproducción de los anuros se clasifican en cortos (reproductores “explosivos”) o de larga duración (reproductores prolongados), aunque se conoce poco sobre las variables ambientales específicas que influyen la duración de los períodos reproductivos (Wells, 1977). Factores como la temperatura y la lluvia son responsables de la variación temporal de la intensidad del periodo reproductivo en *Bufo calamita* (Sinsch, 1988). La asincronía de la reproducción entre las especies de anuros que habitan una sola región indica que estas dos variables solas no explican ni determinan este comportamiento.

En el Trópico, la mayoría de los anfibios se reproducen en la temporada de lluvias (Duellman y Trueb, 1986). *Smilisca baudinii* y *Scinax elaeochrous* (México y Centroamérica) se reproducen al inicio de la temporada, ambas con patrones de reproducción “explosiva”, mientras que *Dendrosophus ebraccatus* y *Agalychnis callidryas* (desde México hasta Brasil, pasando por Centro América) se reproducen durante todo el verano (Köhler, 2011). En zonas templadas algunos anfibios se reproducen de manera asincrónica: al final del invierno (*Pseudacris ornata* y *P. nigrita*), en primavera (*Siren intermedia*), a inicios y hasta mediados del verano (*Hyla arborea*), y en primavera y otoño (*Lithobates sphenoccephala*) (Wells, 2007). En ambientes tropicales no estacionales, muchos anfibios se reproducen casi todo el año o presentan períodos de reproducción prolongados. La duración y la intensidad de la lluvia aparentemente determinan cuándo inician los eventos reproductivos. En la localidad de Santa Cecilia, Ecuador, varias especies de ranas (*Scinax ruber*, *Lithobates palmipes*, *Dendrosophus sarayacuensis*, *Ameerega parvula*) se reproducen todo el año; mientras que otras solo se reproducen entre tres a cinco meses (*Phyllomedusa vaillantii*, *Leptodactylus wagneri*) (Rodrigues *et al.*, 2007).

2.2 Teoría de selección sexual

Charles Darwin propuso en 1871 su teoría de la selección sexual, en la que describió la evolución de los caracteres sexualmente dimórficos, los que no podían ser solamente explicados por selección natural. Las diferencias en el éxito reproductivo (que Darwin nombró selección sexual), resultan en adaptaciones para obtener parejas, más que en adaptaciones para la supervivencia (Futuyma, 2005). La variación en el número de descendientes producidos como consecuencia de la competencia por la pareja, también es referida a menudo como selección sexual (Futuyma, 2005). La inversión de pocos recursos en los gametos y el bajo cuidado parental conllevan un incremento potencial en la tasa de reproducción (Ahnesjö *et al.*, 2001), sesgando así, la PSO (Emlen y Oring, 1977). Las diferencias en la inversión de ambos sexos en el cuidado parental no es el único factor que afecta la PSO (Kokko *et al.*, 2006), ya que los sesgos existentes en la proporción sexual en el nacimiento, las diferencias entre la supervivencia de individuos juveniles o adultos

de ambos sexos, y la variación en el costo de la competencia pueden afectar en conjunto en número relativo de machos y hembras (Emlen y Oring, 1977; Simmons y Kvarnemo, 2006; Kvarnemo *et al.*, 2007) en una población.

Las poblaciones de las especies polígamas, con mayor éxito reproductivo para los machos, generalmente muestran un mayor grado de dimorfismo sexual que las especies monógamas (Darwin, 1871). Los anfibios presentan un dimorfismo sexual bien característico en cuanto al grado de diferenciación en: tamaño, coloración, rasgos morfológicos y características conductuales (Vitt y Caldwell, 2013) y las especies polígamas presentan un mayor grado y extensión de este dimorfismo que las monógamas (Darwin, 1871). Estos caracteres permiten reconocer a machos y hembras rápidamente, pero en muchos casos, no se conoce el significado funcional de estas diferencias (Wells, 2007).

2.3 Teoría de asignación sexual

Puesto que los parentales dividen el esfuerzo reproductivo en la producción de crías, Darwin (1871) también se preguntó por el hecho de que los padres usualmente lo hacen de manera que se producen un número parecido de machos y hembras. Para él, la proporción sexual estaba ajustada sólo por selección natural, ya que el número de hembras limita la capacidad reproductiva de la especie (Darwin, 1871). Fue Fisher (1930) quién proveyó la explicación de que es la selección dependiente de frecuencias la que estabiliza la proporción sexual cerca del equilibrio. De acuerdo a la teoría de la proporción sexual de Düsing-Fisher, la evolución ha fijado en los organismos con determinación sexual de tipo cromosómica una proporción sexual (PS) estable de 1:1, con igual número de machos que hembras en una población natural (Fisher, 1930; Edwards, 2000).

Durante el desarrollo embrionario, la asignación del sexo es el proceso mediante el cual las especies que se reproducen sexualmente controlan la proporción de machos y hembras de una población (Charnov, 1982). Esta decisión involucra mecanismos variados como el sistema de apareamiento y la inversión de energía de los padres en el cuidado parental a la descendencia, y, además, cómo

los individuos en las especies con sexos separados varían la proporción entre machos y hembras de su descendencia (Charnov, 1982). En algunas especies de bijirritas (*Acrocephalus sechellensis*), los padres son capaces de cambiar la proporción sexual de la descendencia en dependencia de la calidad del hábitat (Komdeur, 1996).

En los vertebrados existen al menos dos mecanismos reconocidos para la determinación del sexo: la determinación genética y la determinación regulada por el ambiente (Hayes, 1998). El primero es un mecanismo en el cual los genes determinan directamente si las gónadas se diferencian en testes u ovarios sin influencias del ambiente. El segundo mecanismo propicia la determinación del sexo de los individuos influenciado por factores ambientales como la temperatura. En las tortugas, cocodrilos y algunas lagartijas el sexo está determinado por la temperatura a la que se incuban los huevos (Hayes, 1998). Es muy probable que la diferenciación sexual esté controlada por mecanismos genéticos, y el cambio se ve influenciado por el ambiente (Hayes, 1998).

La PS es un parámetro referido usualmente a la proporción de individuos machos en la población y se puede clasificar como primaria, secundaria y terciaria (Charnov, 1982). En la naturaleza, las especies optan por alguna de las tres estrategias de proporción sexual que se presentan: i- desviada hacia los machos, ii- desviada hacia las hembras y iii- equilibrada a un macho una hembra, dependiendo de que, si la PS es mayor que, igual o menor que $\frac{1}{2}$, en términos de la proporción de machos en la descendencia de la toda la población (Wang *et al.*, 2016).

2.4 Sistemas de apareamiento

El término "sistema de apareamiento" de una población se refiere a la estrategia de comportamiento general, empleada en la obtención de pareja. Incluye factores como: (i) el número de compañeros adquiridos, (ii) la forma de adquisición de la pareja, (iii) la presencia y características de cualquier par de unión, y (iv) los patrones de cuidado parental provistos por cada sexo (Emlen y Oring, 1977) (Cuadro 1).

Tabla 1. Sistemas de apareamiento basados en los niveles de poligamia y monogamia. Modificado de Sullivan *et al.* (1995). Se especifican también el Tipo de Sistema de Apareamiento y una descripción/ predicción de este, con datos sobre la Proporción Sexual Operativa (PSO).

Patrón de Apareamiento	Tipo de Sistema de Apareamiento	Descripción/Predicción
Poligamia	Uso de Recursos	Cualquiera de los dos sexos gana por múltiples apareamientos (Ej. regalos nupciales, acceso a recursos); PSO* potencialmente balanceada (cercana a la unidad)
	Defensa de hembras	Los machos defienden grupos de hembras; PSO impredecible; la intensidad de la selección sexual es alta
Poliginia	Defensa de Recursos	Los machos defienden recursos requeridos por las hembras y/o su descendencia; PSO desviada hacia los machos; la intensidad de la selección sexual es potencialmente alta
	Tipo Lek	Los machos se exhiben y atraen a las hembras a sitios de reproducción comunales, la intensidad de la selección sexual es potencialmente alta
	Scramble	Los machos localizan y se aparean con la mayor cantidad de hembras posible; PSO potencialmente balanceada (cercana a la unidad); la intensidad de la selección sexual es potencialmente baja
Poliandria	Defensa de machos	Las hembras luchan por los machos en agregaciones de hembras; PSO desviada hacia las hembras (¿?); la intensidad de la selección sexual es potencialmente alta
	Defensa de Recursos	Las hembras defienden recursos requeridos por los machos y/o su descendencia; PSO desviada hacia las hembras
Monogamia	Guardián compañero/ Asistencia	Los machos se aparean con una sola hembra y la defienden de otros machos, pueden proveer cuidado parental; PSO potencialmente balanceada (cercana a la unidad); la intensidad de la selección sexual es potencialmente baja

* - Proporción Sexual Operativa; ¿? – Sin datos

Los sistemas de apareamiento han sido definidos por el número de parejas que un sexo puede acumular y se clasifican atendiendo a los niveles de poligamia presentes en las especies (Emlen y Oring, 1977). Machos y hembras invierten diferentes cantidades de recursos en su descendencia, lo que conlleva a estrategias conflictivas entre los dos sexos. Los primeros producen millones de

espermatozoides, de éstos solo unos pocos logran fecundar los relativamente pocos huevos producidos por las hembras, los cuales si tienen gran probabilidad de ser fertilizados. Los huevos contienen la totalidad de la energía requerida para su desarrollo, mientras que un espermatozoide solo contiene la mitad del material genético, y un flagelo para la movilidad en la mayoría de los casos (Wells, 2007).

2.4.1 Monogamia y poligamia

La monogamia y la poligamia son los dos sistemas de apareamiento mayoritarios; la poliginia y la poliandria son dos formas de la poligamia (Vitt y Caldwell, 2013).

En un sistema de apareamiento monógamo ninguno de los dos sexos tiene la oportunidad de monopolizar miembros adicionales del sexo opuesto, directamente o a través del control de otros recursos (Emlen y Oring, 1977). Un macho y una hembra forman una asociación exclusiva y cooperan en la actividad reproductiva y de crianza de la descendencia (Gowaty, 1996). Según Black (1996) existen dos tipos: (i) la monogamia genética, en la que la pareja son los parentales de la descendencia y (ii) la monogamia social, en la que los machos y hembras se encuentran físicamente cerca unos de los otros por un período de tiempo prolongado y comparten espacio y recursos. La segunda no implica a la primera necesariamente (Black, 1996).

Aunque pueden ocurrir varios eventos reproductivos en una secuencia, se espera que la monogamia ocurra siempre que: (i) no existan condiciones potenciales en el ambiente para la poligamia o (ii) no hay oportunidad de aprovechar el "potencial de poligamia" que ofrece el ambiente. Si el potencial o la ganancia de la monopolización de la pareja no existen, un individuo debería beneficiarse permaneciendo con su pareja inicial y actuando de manera tal que maximice las posibilidades de supervivencia de su descendencia (Emlen y Oring, 1977). La monogamia es el resultado probable cuando ni los machos ni las hembras ganan al aparearse con individuos adicionales del sexo opuesto. La monogamia también se espera en los sistemas de apareamiento que requieren ambos padres (cuidado biparental) para asegurar la supervivencia de la descendencia. Este sistema de

apareamiento es extraño entre mamíferos, reptiles y común en aves (Emlen y Oring, 1977; Bull, 2000; Lukas y Clutton-Brock, 2013).

En algunos anuros los machos se aferran a las hembras por períodos largos de tiempo antes de la ovoposición (Wells, 1977). Esta conducta se aprecia como una forma de monogamia en la que el macho protege a la hembra de otros machos, en especies con una Proporción Sexual Operativa (PSO) altamente sesgada hacia los machos (Sullivan *et al.*, 1995). En *Dendrobates vanzolinii* (Anura: Dendrobatidae) los machos y las hembras tienen eventos reproductivos de larga duración mientras que cargan a sus crías (Caldwell y Oliveira, 1999). En *Atelopus varius* (Anura: Bufonidae), los machos agarran a las hembras hasta 32 días antes de la fertilización de los huevos (Crump, 1988).

La monogamia presente en algunas especies puede depender de la duración y frecuencia del período reproductivo: en las especies de los géneros *Scaphiopus* (Scaphiopodidae) y *Bufo* (Anura: Bufonidae) del desierto de Sonora, los machos son monógamos si llueve una sola vez al año (Sullivan, 1989); mientras que, si se producen más eventos reproductivos, los machos tienen la oportunidad de aparearse de manera poliginia. Si no existen restricciones temporales, lo más probable es que los anuros monógamos tiendan a mostrar alguna forma de poliginia. (Sullivan *et al.*, 1995). Las funciones de la monogamia probablemente son complejas y pueden variar entre especies y en dependencia de las condiciones ecológicas (Bull, 2000).

La poligamia está ampliamente representada en las especies de anfibios anuros. Existen dos precondiciones para la evolución de la poligamia: (I)- la existencia de múltiples parejas, o al menos, la existencia de recursos suficientes para atraer suficientes parejas y que estos sean energéticamente defendibles por los individuos; y (II)- la habilidad de los animales de utilizar ese potencial existente. Este potencial debe ser entendido como un balance costo-beneficio. El prerequisite para un sistema de apareamiento poligámico es la monopolización económica de varias parejas; mientras que, para un sistema de apareamiento monogámico, este prerequisite es la defensa económica de la pareja. Muchos factores afectan el

potencial para tal control (Emler y Oring, 1977). Tanto la poliandria como la poliginia han sido reportadas para los anfibios anuros (Jones *et al.*, 2002; Vieites *et al.*, 2004; Broquet *et al.*, 2009). El grado de poligamia en las especies de anfibios puede variar entre sexos: en *Dendrobates pumilio* existe diferente grado de poliandria y poliginia (Pröhl, 2005), los machos presentan mayor grado de poligamia que las hembras de poliandria (Wells, 2007).

La poliandria se presenta de manera peculiar en los anfibios. Algunas especies del género *Agalychnis* (Anura: Phyllomedusidae) y *Crinia* (Anura: Myobatrachidae) tienen poliandria sincrónica en la que una hembra es amplexada por varios machos durante la ovoposición. Vieites *et al.* (2004) describieron en *Rana temporaria* (Anura: Ranidae) un tipo particular de poliandria en la que otros machos fertilizan los huevos mientras ocurre el amplexo (Vitt y Caldwell, 2013). El apareamiento múltiple por hembras con un solo macho dentro de una temporada reproductiva se ha observado en *Arixalus delicatus* (Anura: Hyperoliidae) (Backwell y Passmore, 1990), *Dendrobates* (Anura: Dendrobatidae) (Summers, 1992) e *Hyla* (Anura: Hylidae) (Murphy, 1994), revelando el comportamiento poliándrico de las hembras.

No se ha propuesto una explicación adaptativa a la poliandria en anuros. Múltiples machos amplexando a una hembra pueden reducir el éxito de la fertilización, y la paternidad múltiple no parece incrementar la adaptabilidad de la descendencia (Byrne y Roberts, 2000). La PSO es el único indicador de la frecuencia en la que la poliandria ocurre en los anfibios anuros (Byrne y Roberts, 2004; Lodé *et al.*, 2005). Este parámetro influye directamente sobre cuál de los dos sexos compete por el acceso a parejas (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996).

La mayoría de los anfibios tienen sistemas de apareamiento poligínicos, pero hay excepciones. Las especies con períodos reproductivos “explosivos” presentan característicamente un alto grado de pelea entre los machos por la pareja. Las hembras generalmente llegan a los sitios de cría de manera rápida y sufren mucha competencia por parte de los machos que pueden llegar a desplazar al macho en amplexo con la hembra. La PSO no siempre se encuentra en equilibrio,

existiendo potencial para que las hembras puedan elegir entre los machos: se pueden acercar a machos que estén cantando y dejar de lado a otros (Sullivan *et al.*, 1995; Vitt y Caldwell, 2013).

La poliginia, en la que se defienden recursos, ocurre en especies con largos períodos de reproducción (Pröhl, 2005). En la rana toro norteamericana *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae), los machos establecen y defienden territorios que varían de acuerdo a calidad del hábitat de los renacuajos. Los territorios defendidos por los machos grandes tienen una mayor supervivencia larval porque tienen una menor densidad de sanguijuelas que se alimentan de los huevos y los renacuajos (Howard, 1978). No se conoce si existe selección de las hembras hacia los machos por su tamaño o por la defensa del territorio (Vitt y Caldwell, 2013).

En la poliginia tipo Lek los machos se agregan y atraen a las hembras mediante exhibiciones. Las hembras se mueven libremente a estas congregaciones y escogen al macho con el que se aparearán. Finalmente, los machos solo proveen la esperma, la ovoposición ocurre lejos de los sitios donde se encuentran los machos. Se elimina así la posibilidad de que los machos sean seleccionados en base a otros recursos importantes para la hembra o su descendencia (Sullivan y Hinshaw, 1992). La poliginia tipo Scramble ocurre típicamente en especies de anuros con reproducción explosiva. Es un sistema de apareamiento con importantes restricciones temporales: la reproducción es posible en solo unas pocas noches al año, y los machos pueden o no comenzar a vocalizar para atraer a las hembras. Sin embargo, los machos gastan una considerable cantidad de energía buscando activamente a las hembras e interactuando con otros machos (Davies y Halliday 1979; Howard y Kluge 1985).

2.5 Proporción sexual

Existen tres estrategias para la proporción sexual (PS) de una población en la naturaleza: (i) sesgada hacia los machos, (ii) sesgada hacia las hembras y (iii) equilibrada. Fisher (1930) fue el primero en explicar porque las especies muestran una proporción sexual de 1:1. La estrategia de la proporción sexual es la PS que es

exhibida por las especies en la naturaleza y sus variantes, puede afectar directamente la estructura de la población y su sistema de apareamiento (Charnov, 1982). Aunque no existe una teoría unificada que explique cómo han evolucionado las proporciones sexuales en los animales, ni los mecanismos que se establecen para estas tres estrategias (Wang *et al.*, 2016).

Un caso específico de la PS es la Proporción Sexual Operativa (PSO) y se define como la proporción promedio de hembras fertilizables por machos sexualmente activos en cualquier momento (Emlen, 1976) y es un determinante primario de la fuerza de selección sexual (Emlen y Oring, 1977). Este parámetro influye de manera significativa en el tamaño poblacional (Frankham, 1995). El uso inicial de este término (PSO) se refiere a una medida empírica del grado de monopolización de las parejas (Kokko *et al.*, 2012) y del sistema de apareamiento de las especies. Una PSO sesgada hacia los machos lleva hacia la poliginia, mientras que una PSO sesgada hacia las hembras lleva a la poliandria (Emlen y Oring, 1977). Este parámetro provee una aproximación para calcular el nivel de competencia de parejas en poblaciones animales en un momento particular y en un lugar particular, en términos del exceso de un sexo en relación con el otro, (Shuster, 2016) y se puede medir y estimar con facilidad, por lo que es útil en investigaciones sobre los sistemas de apareamiento animal (Klug *et al.*, 2010). Aunque primero se definió como una proporción de hembras reproductivamente activas a machos, la PSO usualmente se expresa como el recíproco de este valor porque los machos en lugar de las hembras compiten por aparearse en la mayoría de los sistemas de apareamiento animal (Kokko *et al.*, 2012). La predicción de que la PSO en dependencia del sesgo hacia uno de los dos sexos cambia el sistema de apareamiento, está bien soportada de manera empírica ya que usualmente asociamos la poliginia con intensas peleas entre varios machos por adquirir la mejor posición en el sitio de lucha y en el de reproducción, para atraer a las hembras o un harén de estas (Shuster, 2016).

Emlen (1976) estudiando poblaciones de la rana toro americana *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae), en la que los machos compiten vigorosamente por

aparearse con las hembras, definió la PSO como: “La proporción de hembras fértiles con respecto a machos sexualmente activos en cualquier momento”. Concibió esta definición como una medida del nivel de competencia por la pareja, y definió el cálculo de esta proporción usando como numerador al número de individuos del sexo más abundante (N_{δ} o N_{ϕ}) y como denominador el número de individuos del sexo menos abundante. Esto porque calculó la PSO como la proporción del potencial de los machos para aparearse con respecto a las hembras receptivas, reportando valores de la PSO mayores a 1 (Emlen. 1976).

La definición de la PSO fue modificada por Emlen (1977) de (i) “La proporción de hembras fértiles con respecto a machos sexualmente activos en cualquier momento” (Emlen, 1976) a (ii) “la proporción promedio de hembras fértiles con respecto a machos sexualmente activos en cualquier momento dado” (Emlen y Oring, 1977). También ha sido utilizada por otros autores para incluir otros conceptos: (iii) “La proporción promedio de machos con respecto a hembras que están listas para aparearse en un momento y lugar dado” (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996); (iv) “el inverso de la proporción sexual de la población” ($R_0=1/R=N_{\delta}/N_{\phi}$; Shuster y Wade, 2003) que considera a todos los machos y hembras de la población, sin tener en cuenta si están aptos reproductivamente. Algunas definiciones de la PSO propuestas son derivaciones de la original con pequeños cambios: (v) “el número de machos y hembras listos para aparearse” (Nyman *et al.*, 2006), (vi) “la proporción de hembras maduras con respecto a los machos” (Yamamoto y Edo, 2006), (vii) “la proporción de hembras fertilizables con respecto a los machos sexualmente activos en un tiempo dado” (Forbes *et al.*, 2006; Pröhl, 2006), y (viii) “el número relativo de miembros de cada sexo dispuestos o capaces para aparearse en cualquier momento dado” (Kemp y Macedonia, 2007).

La PSO se puede medir como: (i): el número de machos y hembras listos para aparearse o (ii) el tiempo promedio dedicado a la reproducción (“time in”) por cada uno de los dos sexos, en una población dada (Enders, 1993). La manera más sencilla de dar una descripción cuantitativa de la PSO es $R_0=N_{\delta}/N_{\phi}$ (R_0 : PSO; N_{δ} : número total de machos de la población; N_{ϕ} : número total de hembras de la

población) (Shuster y Wade, 2003) o calculando la frecuencia de individuos de ambos sexos listos para reproducirse (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996), la mayoría de las definiciones implican solo a los machos y hembras que están sexualmente receptivos en un tiempo y lugar particulares (Kokko *et al.*, 2006). Para crear una escala finita, la PSO se calcula preferentemente como un porcentaje, siendo el número (#) o el “time in” = $\frac{\#_{\text{♂}} \text{ listos para la reproducción}}{\#_{\text{♂}} + \#_{\text{♀}} \text{ listas para la reproducción}}$, variando desde 0% cuando sólo las hembras están listas para reproducirse hasta el 100% cuando sólo los machos se pueden reproducir (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996). Empíricamente existe la apreciación de que existe un sesgo hacia uno de los dos sexos en la PSO. Pudiera tratarse de un ejemplo específico de la variación de la PSO debida a cambios en la sincronía de la llegada de las hembras y un número arreglado de machos (Emlen y Oring, 1977; Kokko *et al.*, 2012). Cuando existe menor grado de asincronía en la llegada de las hembras, la PSO se sesga hacia los machos, lo que puede conllevar a que los machos más competitivos secuencialmente adquieran más parejas (Kokko *et al.*, 2012). Arnold y Duvall (1994) dan una definición nueva de la PS: proporción sexual reproductiva (PSR), definida como la relación entre el número de machos reproductivos con respecto al número de hembras reproductivas.

El monitoreo de este parámetro se lleva a cabo en los sitios de cría, donde se reúnen ambos sexos en la etapa reproductiva (Loman y Madsen, 2010), y donde los machos de algunas especies atraen a las hembras mediante la producción de llamadas de anuncio (Gerhardt y Hubert, 2002; Wells, 2007). El efecto de la PS en el tamaño efectivo de una población se encuentra influido por el número de individuos del sexo menos común, que llegan al sitio de reproducción (Falconer, 1981). Además, los machos casi siempre llegan de manera sincronizada a estos lugares, mientras que, aunque las hembras logran estar en el área circundante en la misma cantidad que el número de machos, pueden aparecer en pequeños números a lo largo de un período extenso de tiempo (Vitt y Caldwell, 2013) durante la temporada reproductiva.

La PS que se encuentra de una población puede tener poca relación con la proporción de machos y hembras que están en los sitios para crianza, ya que las hembras pueden estar presentes, pero no aptas para reproducirse. En otras especies, las hembras están presentes, pero se reproducen sincrónicamente, siendo la PSO de 1: 1 durante un breve período de tiempo. Las ranas y las salamandras presentan otros problemas: si los machos defienden territorios, la PSO local puede ser cercana a 1: 1, dependiendo de la cantidad de movimiento de las hembras (Vitt y Caldwell, 2013).

2.5.1 Proporción sexual operativa en anfibios anuros

La proporción sexual (PS) de una población es un importante parámetro demográfico para la conservación de los anfibios (Loman y Madsen, 2010). Al contrario de lo que ha ocurrido en otros grupos de vertebrados, la variación de la PSO no ha sido bien estudiada en los anfibios (Alho *et al.*, 2008). La PSO que se puede encontrar en los sitios de reproducción casi siempre se encuentra sesgada en favor de los machos (Loman y Madsen, 2010). Esto es resultado de que los machos llegan más temprano que las hembras al sitio de cría y se retiran más tarde, como en el caso de los bufónidos (Reading y Clarke, 1983), y donde los machos de algunas especies atraen a las hembras mediante la producción de llamadas de anuncio (Gerhardt y Hubert, 2002; Wells, 2007). El efecto de la proporción sexual en el tamaño efectivo de una población se encuentra influido por el número de individuos del sexo menos común, que llegan al sitio de reproducción (Falconer, 1981).

La PSO juega un papel importante en la determinación de la intensidad de la selección sexual por lo que los sesgos hacia uno de los dos sexos provocan competencia entre los machos por las hembras y viceversa; y a su vez esta competencia impulsa la evolución del dimorfismo sexual (Vitt y Caldwell, 2013). Contrario a lo que se espera, muchos anuros con períodos de reproducción explosivos no presentan PSO cercanas al equilibrio, aunque estas estén menos sesgadas que las de poblaciones de anuros con períodos de reproducción más largos (Kluge, 1981; Wagner y Sullivan, 1992).

III. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es el de recopilar la información referente a diversos aspectos sobre los anfibios anuros como la biología reproductiva, los sistemas de apareamiento, las teorías de selección sexual y asignación sexual, la proporción sexual y la forma en la que la proporción sexual se ve afectada por el ambiente. Para cumplir dicho objetivo general, se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Identificar los principales sistemas de apareamiento presentes en los anuros y su relación con las teorías de la selección sexual y de asignación sexual.
2. Establecer el concepto de proporción sexual y sus variantes, las diferentes maneras en las que se calcula este parámetro y como se relaciona con el ambiente.

IV. MÉTODO

Las búsquedas de la literatura se realizaron por palabras clave a través de Web of Science, Google Académico y SORA (<http://elibrary.unm.edu/sora/index.php>) y por comprobación sistemática a través de listas de referencias en cada estudio identificado. Durante este proceso de revisión, se anotaron los principales temas sobre los sistemas de apareamiento, la PSO y la biología reproductiva de los anfibios anuros. Se revisaron y modificaron las tablas y figuras mostradas en este documento a partir de artículos referenciados. También se recopilamos artículos con datos de las PSO de peces, reptiles, aves y mamíferos para identificar similitudes o diferencias que pueden ayudar a explicar y entender la variación de la PSO en los anfibios anuros.

V. RESULTADOS

La PS puede variar con los años, encontrándose de manera inusual en los sitios de cría, más hembras que machos (Loman y Madsen, 2010). Las causas de esta problemática varían, y van desde las diferentes probabilidades de encontrar machos y hembras a la dificultad de asignarle sexo a los individuos juveniles y que, alguno de los dos sexos no se reproduzca de manera anual (Alho *et al.*, 2008). La PS en algunas especies está desviada hacia los machos, debido a que las hembras tienen menor tasa de supervivencia que éstos en un período de un año (Elmberg, 1990; Friedl y Klump, 1997), aunque otros autores plantean que los machos son los que sufren mayor depredación al estar expuestos mayor cantidad de tiempo a esta presión selectiva (Duellman y Trueb, 1986; Wells, 2007). En los sitios de reproducción pueden encontrarse mayor cantidad de machos que de hembras, ya que estos vocalizan para atraerlas y copular mediante la producción de llamadas de anuncio (Gerhardt y Hubert, 2002; Wells, 2007).

Se encontraron un total de 36 artículos con referencias sobre la PS de seis familias de anuros utilizando las palabras clave Proporción Sexual, Anuros, Bufonidae, Hylidae, Ranidae, Machos, Hembras, Reproducción. De estos, cinco contienen información general, y el resto aportan datos concretos de estudios realizados para evaluar este parámetro en diferentes especies. La mayor cantidad de estos (16 artículos) ocurrieron en la familia Bufonidae, seguidos por seis para Hylidae, mientras que solo ocho se enfocaron en tres familias. En el Tabla 2 se presentan los datos de las PS encontradas en 24 especies de anfibios anuros distribuidas en seis familias, con sistemas de apareamiento poligámicos, de poligamia tipo Lek y tipo Scramble. Están, además, algunos datos de poblaciones de anuros en las que se determinó la PSO a la par del sistema de apareamiento (Tabla 2). La PSO representa el rango en valores medios para la temporada de reproducción de las diferentes especies para ambos tipos de poliginia. Se muestran además los valores (si existen) del nivel de la poliginia: la cantidad de hembras que cada macho fue capaz de formar amplexo.

Tabla 2. Proporción sexual operativa (PSO) de anuros con poliginia tipo Lek y con poliginia tipo Scramble. Para cada especie se muestra el nivel de poliginia y se muestreó una población en la temporada reproductiva siendo todos los individuos marcados. La PSO se determinó de manera inconstante en dependencia del método utilizado por los autores. Modificado de Sullivan *et al.* (1995).

Taxón	PSO	Nivel de Poliginia (parejas/macho)	Fuente
Bufonidae			
<i>Anaxyrus americanus</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.33)**	0-3	Howard (1988), Sullivan (1992)
<i>Anaxyrus boreas</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.35)**	-	Olson <i>et al.</i> (1986)
<i>Bufo bufo</i>	Cerca del equilibrio (\bar{X} = 0.45)**	0-2	Loman y Madsen (2010)*, Hoglund y Sterberg (1989)*
<i>Epidalea calamita</i>	Sesgada hacia ♀ (\bar{X} = 0.71)*	0-7	Arak (1988), Tejedo (1992)
<i>Anaxyrus canorus</i>	Sesgada hacia ♂*	0-3	Kagarise-Sherman (1980)
<i>Anaxyrus cognatus</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.05)**	-	Krupa (1989)
<i>Anaxyrus exsul</i>	Sesgada hacia ♂**	-	Sherman (1980)
<i>Sclerophrys gutturalis</i>	Sesgada hacia ♂**	0-6	Telford y Van Sickle (1989)
<i>Anaxyrus houstonensis</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.13)*	0-3	Jacobson (1989), Duarte <i>et al.</i> , (2011)
<i>Incilius valliceps</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.27)	0-4	Wagner y Sullivan (1992)
<i>Anaxyrus woodhousii</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.08)*	0-3	Sullivan (1989b)
<i>Trachycephalus typhonius</i>	Cerca del equilibrio (\bar{X} = 0.47)**	-	Wells (1979)
Hylidae			
<i>Hyla chrysoscelis</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.24)*	0-4	Ritke y Semlitsch (1991)*
<i>Hyla cinerea</i>	Sesgada hacia ♂*	0-7	Gerhardt <i>et al.</i> , (1982)
<i>Hyla gratiosa</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.25)*	0-17	Murphy (1994)
<i>Hyla versicolor</i>	Cerca del equilibrio (\bar{X} = 0.40)*	0-4	Sullivan y Hinshaw (1992)*
<i>Ololygon rubra</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.07)*	-	Bourne (1992)
<i>Pseudacris crucifer</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.13)*	-	Sullivan y Hinshaw (1990)
Ranidae			
<i>Liyhobates sylvaticus</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.15)**	-	Howard (1980)
<i>Rana temporaria</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.17)**	-	Arak (1983); Elmberg (1991)
Leptodactylidae			
<i>Physalaemus pustulosus</i>	Sesgada hacia ♂*	0-6	Ryan (1985)
Myobatrachidae			
<i>Uperoleia laevigata</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} =0.07)*	-	Robertson (1986, 1990)
Hyperoliidae			
<i>Hyperolius marmoratus</i>	Sesgada hacia ♂ (\bar{X} = 0.03)*	0-3	Telford (1985)*; Passmore <i>et al.</i> (1992)*

*- Poliginia Tipo Lek; **- Poliginia Tipo Scramble; +- Revisión bibliográfica

Existe diferenciación en las PSO encontradas en los sitios de reproducción para distintas especies de anuros. En todos los casos las PSO están sesgadas hacia los machos, aunque en *Incilius valliceps* y *Anaxyrus woodhousii* la PSO se encontró más sesgada hacia los machos que en el resto de los bufónidos estudiados. Por lo mismo se aprecia una marcada variación dentro de las familias Bufonidae (0.01-0.67) e Hylidae (0.04-0.82). *Bufo* (Anura: Bufonidae) presenta un período reproductivo de alrededor de dos o tres semanas y la PSO es de 2 machos por cada hembra aproximadamente (Kokko *et al.*, 2001). *Anaxyrus boreas* es un reproductor "explosivo" con un período de reproducción muy corto (Olson *et al.*, 1996). Al ser estudiadas tres poblaciones de esta especie la duración del período reproductivo en cada sitio fue de una a dos semanas y las PS de los adultos reproductivos se encontró sesgada hacia los machos (intervalo de 1.5-2.6 machos/hembra).

Lodé y Lesbarredés (2005) describen la PSO en *Rana dalmatina* (Anura: Ranidae) en dos sitios de reproducción en el primero 48 machos y 19 hembras, mientras en el segundo 68 machos y 40 hembras. En ambas charcas la PSO estuvo fuertemente desviada hacia los machos con picos al inicio y final de la temporada. La rana común *Rana temporaria* presenta una PSO cercana al equilibrio 1:1, que difiere de la PSO encontrada en *Lithobates sylvaticus* (sesgada hacia los machos) (Howard, 1980). En especies con un período reproductivo más largo, la PSO puede ser igual. Sin embargo, en *R. sylvatica*, la PSO esta desviada hacia los machos porque hay un número bajo de hembras que se encuentran receptivas al mismo tiempo. La maduración retardada de las hembras de esta especie da como resultado esta desviación hacia el sexo contrario en la PSO (Howard, 1980).

VI. DISCUSIÓN

6.1 Sistemas de apareamiento presentes en anfibios anuros y su relación con las teorías de la selección y la asignación sexual

La proporción de machos y hembras o PS en una población reproductora es el principal determinante de la estructura del sistema de apareamiento de esa población. Si un sexo está limitado, el éxito reproductivo del otro sexo se ve afectado. La competencia entre individuos del sexo más abundante por el acceso a los individuos del sexo menos abundante (limitado) puede ser intensa, casi siempre los machos compiten por las hembras. La determinación del sexo limitante no se puede hacer examinando la PS en una agrupación de adultos reproductivamente activos, ya que no todos los individuos aparecen en un evento de reproducción dado (Vitt y Caldwell, 2013).

Muchos factores influyen los sistemas de apareamiento en los anuros: estos incluyen el cuidado parental, la elección de la pareja, los patrones espaciales y temporales de dispersión del recurso a controlar, la disponibilidad espacial y temporal de los individuos activos reproductivamente, el comportamiento sexual de machos y hembras junto a sus tácticas que utilizan para la reproducción y numerosas restricciones ecológicas, filogenéticas y fisiológicas (Emlen y Oring, 1977; Wells, 2007; Vitt y Caldwell, 2013), y un determinante crítico del sistema de apareamiento en los anfibios es el modo de transferencia de la esperma (Vitt y Caldwell, 2013). Las características ecológicas y demográficas de las poblaciones pueden afectar los sistemas de apareamiento (Lott, 1991), y esto a su vez modifica el número de adultos reproductores.

La PSO se puede sesgar hacia uno u otro sexo si aumenta el número de competidores por el recurso pareja. Lo que predice que es más simple monopolizar a múltiples parejas cuando hay varios competidores del mismo sexo tratando de hacer exactamente lo mismo. Es probable que sea más difícil para un solo macho dominante monopolizar a cada hembra que llega cuando se agregan competidores. Un sesgo hacia los machos puede dificultar la monopolización de las hembras (Klug

et al., 2010), y también a las hembras les resulta más difícil discriminar entre los rasgos de los machos cuando se encuentran a un mayor número de éstos que las están atrayendo (Hutchinson; 2005).

Los machos invierten menor cantidad de energía en la descendencia que las hembras, por lo que la selección sexual los beneficia más a medida que la PS está más sesgada hacia ellos (Arnold y Duvall, 1994). En los anfibios con fertilización externa y ovoposición conocida, la PSO es estimada fácilmente (Sullivan *et al.*, 1995) y en muchos estudios es sinónimo de la PSO, ya que las hembras se presentan en los sitios de cría y todas las hembras y machos se contabilizan como parte de la PSO (Sullivan *et al.*, 1995). La mayor parte de las especies de anuros “explosivos” no presentan PSO cercanas al equilibrio, aunque este parámetro si esta menos sesgado hacia los machos que en las especies de ranas y sapos con periodos reproductivos más prolongados (Sullivan, 1989).

La PS en los adultos puede ayudar a explicar la variación en un número de parámetros conductuales y ambientales como los tiempos relativos de llegada de los machos y hembras que migran grandes distancias (Kokko *et al.*, 2006). En *Scaphiopus couchii* (Anura: Scaphiopodidae), una rana que habita los desiertos del suroeste de Estados Unidos y el norte de México y que tiene un periodo reproductivo extremadamente corto (1-2 noches al año), la PSO varía de 0.27-0.68 en seis sitios muestreados (Woodward, 1984). No todas las especies de anuros tienen su PS desviada hacia los machos. Pröhl (2002) estudió este parámetro en *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae) en dos áreas boscosas diferentes durante 2 años. En 1996, encontró 26 hembras y 18 machos en el sitio 1, mientras que en sitio 2 hubo 64 hembras y 14 machos. Durante el año 1997, localizó 20 hembras y 10 machos en el sitio 1 y 64 hembras y 13 machos en el sitio 2. La PS no se desvió del equilibrio 1:1 al ser analizada mensualmente en el sitio 1 durante los años 1996 y 1997 (0.54 ± 0.06 y 0.55 ± 0.08 respectivamente). En el sitio 2 la proporción sexual se mantuvo sesgada hacia las hembras al ser analizada de la misma forma para los dos años y en la mayoría de los meses (0.31 ± 0.06 en 1996 y 0.24 ± 0.04 en 1997) (Pröhl, 2002).

6.2 La proporción sexual y sus variantes entre diferentes taxa de vertebrados

La más importante fuente de datos sobre la proporción sexual en los vertebrados han sido los mamíferos poligínicos, especialmente los ungulados (Sheldon y West 2004). Poco se conoce sobre las especies monógamas, especialmente de las que viven mucho tiempo, en las que las variaciones en la PS parecen estar relacionadas con el esfuerzo reproductivo y la edad de los padres, o con la mortalidad intraespecífica y que difiere en ambos sexos (Weimerskirch *et al.*, 2005). En mamíferos de vida corta como los ungulados, no está claro si existe una variación en la PS de la progenie y la edad de los padres (Hewison *et al.*, 2002). Así como en los mamíferos, en las aves la condición maternal parece ser un importante factor que subyace e influencia la PS (Nager *et al.*, 1999). Es más común encontrar PS sesgadas hacia las hembras en poblaciones de mamíferos (Donald, 2007). Estudios en la heredabilidad de la proporción sexual de la descendencia en mamíferos indican que, la determinación azarosa del sexo puede ser considerada una mejor explicación para las PS balanceadas que se encuentran en la descendencia que el modelo de Darwin/Fisher (Toro *et al.*, 2006).

En las Aves, las PS primaria y secundaria definidas por Mayr (1939) como las PS de los huevos y de los polluelos respectivamente, presentan una variación significativa del equilibrio 1:1 si el sexo de cada individuo fue determinado exclusivamente por determinación sexual cromosómica. En una población del albatros *Diomedea exulans* (Procellariiformes: Diomedidae) en 1999 de 1371 individuos, el 65% eran machos y el resto hembras, estando fuertemente sesgada la PS hacia los machos (Weimerskirch *et al.*, 2005). Pero, al analizar la variación de este parámetro con la edad de los padres en la misma población encontraron que, la PS al momento del nacimiento varía con la edad, llegándose a producir más hembras a medida que las madres presentan una mayor edad, por lo que la PS en esta especie se encontró relacionada a la edad de las progenitoras madres (Weimerskirch *et al.*, 2005). El zorzal de los Taita que habita en Kenia, *Turdus helleri* (Passeriformes: Turdidae) muestra PS sesgadas hacia los machos en las zonas de distribución donde está en contacto con presencia de asentamientos humanos y

perturbaciones asociadas a esto, pero en áreas conservadas, esta proporción sexual muestra un sesgo menor hacia los machos (Lens *et al.*, 1998).

Los cambios en las proporciones sexuales de una población pueden brindar datos sobre el estado de conservación de esta y la influencia negativa de las actividades humanas. Algunas especies de tortugas de agua dulce muestran PS sesgadas hacia los machos ya que existe un incremento de la mortalidad de las hembras al verse atropelladas durante el movimiento hacia los sitios de cría (Gibbs y Steen, 2005). La iguana *Cyclura c. inornata* (Squamata: Iguanidae), que habita en las islas Bahamas, puede cambiar la PS de sus poblaciones. Smiths y Iverson (2006) muestrearon las poblaciones de dos cayos (islas pequeñas) desde el año 1982 hasta el 2003 y encontraron que la población del Cayo Leaf cambio dramáticamente su PS de estar sesgada hacia los machos a encontrarse cerca del equilibrio en los últimos años del estudio, mientras que en el cayo U la población mostró un patrón similar, estando menos sesgada hacia los machos desde un comienzo.

Respecto a los peces, *Menidia menidia* (Atheriniformes: Atherinopsidae) es una pequeña especie de la costa atlántica de los Estados Unidos y Canadá, cuya determinación sexual está dada por la temperatura y los genes determinantes del sexo en un período específico del desarrollo larval (Conover y Kynard, 1981). Un experimento llevado a cabo por Conover y Van Voorhees (1990) determinó que, durante el paso de ocho generaciones, cinco poblaciones de larvas colectadas en diferentes regiones y con diferentes PS al inicio del experimento llegaron al equilibrio 1:1. Tres de estas poblaciones antes de la cuarta generación ya habían alcanzado este equilibrio. Estos resultados se explican por el efecto de la selección dependiente de la frecuencia en la evolución de la proporción sexual, ya que la determinación sexual por el ambiente fue un factor controlado durante el experimento (Conover y Van Voorhees, 1990). Para los anfibios cabe destacar que, si existe determinación sexual por el ambiente, y en sitios donde se reproducen los anfibios y presentan contaminantes la PS cambia hacia uno u otro sexo, dependiendo del contaminante. Por lo que se esperaría que, al hacer un

experimento con características similares en alguna especie de anfibio, los resultados sean análogos.

6.3 Factores que modifican la proporción sexual operativa (PSO) en anuros y su relación con el ambiente

Un conjunto de factores puede variar la PS de una población de anfibios: la temperatura, contaminantes de origen químico y la depredación selectiva sobre uno de los dos sexos. Un sesgo importante sobre la PS de una población ocurre por el efecto del ambiente. La temperatura y los contaminantes presentes pueden desviar la PS de la población fuera del equilibrio 1:1 (Hayes, 1998). Durante el desarrollo embrionario, la asignación del sexo es el proceso mediante el cual las especies que se reproducen sexualmente controlan la proporción de machos y hembras de una población (Charnov, 1982). Esta decisión involucra mecanismos variados como el sistema de apareamiento y la inversión de energía de los padres en el cuidado parental y, además, cómo los individuos en las especies con sexos separados varían la proporción entre machos y hembras de su descendencia (Charnov, 1982).

La competencia entre los genes puede cambiar la PS de una población, pero esto no necesariamente conlleva un beneficio para estos individuos para con su ambiente (Orr, 2005). Existe una relación entre la calidad del ambiente y la PSO en varios grupos animales (Charnov, 1982) (Figura 1). Al ser las hembras el sexo más caro de producir (energéticamente hablando), desviarán la PSO del equilibrio en ambientes de mayor calidad, o la PSO se encontrará cerca del equilibrio. Mientras que los machos serán mayoría en ambientes más degradados (Charnov, 1982; West *et al.*, 2002) o hábitats que no reúnan las condiciones óptimas para que se establezca la tercera estrategia de la proporción sexual.

Hay consenso en que estos factores irruptores están contribuyendo de manera decisiva al declive a nivel mundial de los anfibios (Carey y Bryant, 1995). El interés por entender como factores ambientales, como los compuestos químicos irruptores del sistema endocrino, logran alterar la PS en los anfibios ha ido en aumento (Bögi *et al.*, 2002). Se conoce que la PS cambia durante la diferenciación

sexual si durante esta etapa son tratados los individuos con hormonas esteroideas durante el desarrollo larval (Bögi *et al.*, 2002). El estrógeno de origen sintético 17 α -ethinylestradiol (EE2), un anticonceptivo oral de amplio uso, es capaz de cambiar la PS en la especie *Rana pipiens*, feminizando el fenotipo de individuos machos (Hogan *et al.*, 2008). Anormalidades en el desarrollo gonadal y una alteración de la PS son ejemplos de la manifestación física de la acción de los trastornos hormonales durante la metamorfosis (Hogan *et al.*, 2008). Harris *et al.*, (2000) encontraron que un 100% de los individuos expuestos a altas concentraciones de mancozeb (0.08 mg/L) y endosulfan (2.35 mg/L) resultaron en hembras en la especie *Rana pipiens*.

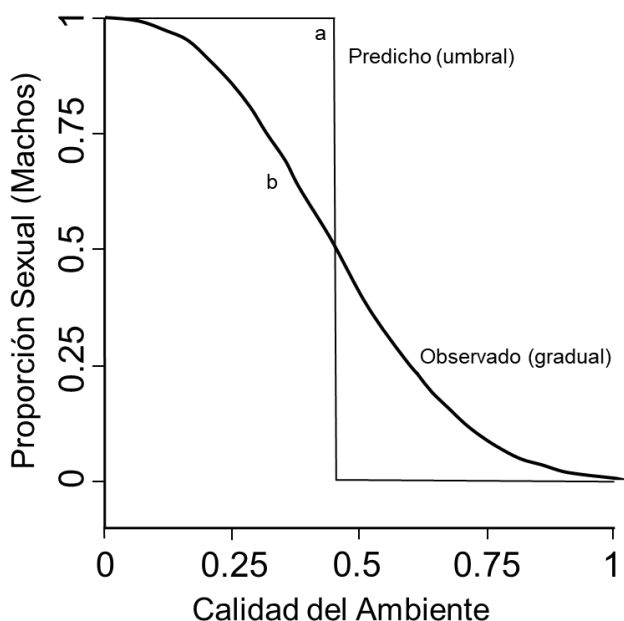


Fig. 1. Relación entre la PSO y la calidad del ambiente. La situación típica de ajuste de la relación sexual en respuesta a la variación en la calidad ambiental (umbral) para el patrón predicho (a: umbral) y observado (b: gradual). La predicción teórica generalmente es la producción de solo un sexo: por encima del umbral se producen hembras, por debajo machos. (Modificado de West *et al.*, 2002).

Los químicos usados en la agricultura constituyen una de las causas potenciales del decline de al menos un tercio de las especies de anfibios a nivel mundial, actuando simultáneamente junto a otros factores como la destrucción y

modificación del hábitat, las enfermedades emergentes y el cambio climático (Relyea y Mills, 2001). La salud de las poblaciones naturales de los anfibios muestra una relación negativa en cuanto a su proximidad a las tierras de cultivo (Bishop *et al.*, 1999; Davidson, 2004) y muchas de las malformaciones encontradas en estas poblaciones son reportadas en áreas de cultivo donde muchos pesticidas y fertilizantes se aplican de manera extensiva (Ouellet *et al.*, 1997; Taylor *et al.*, 2005). Estos químicos provocan otros problemas: Orton *et al.*, (2006) describen un efecto sinérgico entre el nitrato y el atrazin sobre la PS de los anfibios que son expuestos a estos químicos.

La temperatura también afecta la PS en los anfibios. Las larvas de varias especies se masculinizan a altas temperaturas, lo contrario ocurre si estas temperaturas descienden durante la fase larval dando como resultado una distorsión en la PS antes o después de la metamorfosis (Mann *et al.*, 2009). La temperatura varía más si el hábitat de los anfibios se encuentra rodeado de paisajes agrícolas, como granjas, represas y canales de irrigación y drenaje. Estos cambios someten a los anfibios a estrés por temperatura, particularmente durante los meses de verano que coinciden con el momento de aplicación de los pesticidas y el desarrollo larval de los anuros (Boone *et al.*, 2001). El aumento en la temperatura puede reducir la toxicidad de algunos pesticidas como consecuencia del incremento de la tasa metabólica, y subsecuentemente un incremento en la tasa de excreción y desintoxicación, no está claro que estos químicos sean menos tóxicos cuando son expuestos a altas temperaturas (Mann *et al.*, 2009). El régimen de temperaturas experimentado por los anfibios durante su desarrollo puede además afectar su capacidad para hacer frente a otros factores de estrés tanto naturales como de origen antropogénico (Mann *et al.*, 2009). Un desarrollo embrionario a bajas temperaturas tiene implicaciones duraderas en el crecimiento y el enfrentamiento a la depredación o a otros agentes estresores de origen químico (Broomhall, 2004).

VII. CONCLUSIONES

Los anfibios anuros presentan una enorme diversidad de modos reproductivos. Los sistemas de apareamiento también varían siendo el más común la poliginia, en la que los machos compiten fuertemente por el acceso a las hembras. La PSO se puede utilizar como una manera de predecir el tipo de sistema de apareamiento en los anuros. Este parámetro es fundamental para el estudio de la dinámica de poblaciones en estos animales y varía en dependencia del cuidado parental, de condiciones ecológicas y fisiológicas propias de la especie y ambientales. La PSO funciona como medida de la intensidad de la selección sexual de machos y hembras.

Así mismo, la PSO es muy útil para caracterizar poblaciones en experimentos, manipular las circunstancias y observar comportamientos en especies particulares. Por lo tanto, la información obtenida en estimaciones pasadas y presentes de la PSO y las distribuciones espaciales y temporales de adultos reproductores pueden tener una aplicación evolutiva. La PSO es fuertemente influenciada por los cambios ambientales, tales como presencia de contaminantes químicos, el aumento en las temperaturas y radiación UV en los sitios de reproducción y cría. Son necesarios una mayor cantidad de estudios sobre este parámetro en las poblaciones de anfibios en general, para poder dilucidar las preguntas que aún quedan sin respuesta y la manera en la que este parámetro influencia las dinámicas poblacionales de estos animales.

VIII. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Alho, J. S., Herczeg, G., y Merilä, J. (2008). Female-biased sex ratios in subarctic common frogs. *Journal of Zoology*, 275(1), 57-63.
- Alonso B., R., García, L. Y., Del Castillo-Domínguez, S., y Torres-Martínez, E. L. (2015). Clutches, nest attendance, and hatching in a rock-cave-dwelling frog, *Eleutherodactylus (Syrrophus) zeus*, from Cuba. *Journal of Cave & Karst Studies*, 77 (2).
- Ahnesjö, I., Kvarnemo, C., y Merilaita, S. (2001). Using potential reproductive rates to predict mating competition among individuals qualified to mate. *Behavioral Ecology*, 12 (4), 397-401.
- Arak, A. (1983). Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. *Mate choice*, 181-210.
- Arak, A. (1988). Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22 (5), 317-327.
- Arnold, S. J., y Duvall, D. (1994). Animal mating systems: a synthesis based on selection theory. *The American Naturalist*, 143(2), 317-348.
- Backwell, P. R., y Passmore, N. I. (1990). Polyandry in the leaf-folding frog, *Arixalus delicatus*. *Herpetologica*, 7-10.
- Beebee, T. J., y Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125(3), 271-285.
- Bishop, C.A., Mahony, N.A., Struger, J., Ng, P. y Pettit, K.E., (1999). Anuran development, density and diversity in relation to agricultural activity in the Holland River watershed, Ontario, Canada (1990-1992). *Environmental Monitoring and Assessment* 57, 21-43.
- Black, J. M. (Ed.). (1996). *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, UK.
- Blaustein, A. R., y Kiesecker, J. M. (2002). Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology letters*, 5(4), 597-608.
- Bögi, C., Levy, G., Lutz, I. y Kloas, W., (2002). Functional genomics and sexual differentiation in amphibians. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 133, 559-570.
- Böhme, W., y Ziegler, T. (2009). A review of Iguanian and Anguimorph lizard genitalia (Squamata: Chamaeleonidae; Varanoidea, Shinisauridae, Xenosauridae, Anguidae) and their phylogenetic significance: comparisons with molecular data sets. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 189-202.
- Boone, M. D., Bridges, C. M., y Rothermel, B. B. (2001). Growth and development of larval green frogs (*Rana clamitans*) exposed to multiple doses of an insecticide. *Oecologia*, 129(4), 518-524.

- Bourne, G. R. (1992). Lekking behavior in the neotropical frog *Ololygon rubra*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 31 (3), 173-180.
- Broomhall, S. D. (2004). Egg temperature modifies predator avoidance and the effects of the insecticide endosulfan on tadpoles of an Australian frog. *Journal of Applied Ecology*, 41(1), 105-113.
- Broquet, T., Jaquierey, J. y Perrin, N. (2009). Opportunity for sexual selection and effective population size in the lek-breeding European treefrog (*Hyla arborea*). *Evolution* 63, 674-683.
- Bull, C. M. (2000). Monogamy in lizards. *Behavioural Processes*, 51(1-3), 7-20.
- Bull, J. J., y Shine, R. (1979). Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *The American Naturalist*, 114(2), 296-303.
- Byrne, P. G. y Roberts, J. D. (2000). Does multiple paternity improve fitness of the frog *Crinia georgiana*? *Evolution* 54, 968-973.
- Byrne, P. G. y Roberts, J. D. (2004). Intrasexual selection and group spawning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). *Behav. Ecol.* 15, 872-882.
- Caldwell, J. P., y Oliveira, V. R. L. de (1999). Determinants of biparental care in the spotted poison frog, *Dendrobates vanzolinii* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* 1999: 565-75.
- Carey, C., y Bryant, C. J. (1995). Possible interrelations among environmental toxicants, amphibian development, and decline of amphibian populations. *Environmental Health Perspectives*, 103 (Suppl 4), 13.
- Charnov, E. L. (1982). The theory of sex allocation. *Monographs in Population Biology* 18, 1-355.
- Conover, D. O., y Kynard, B. E. (1981). Environmental sex determination: interaction of temperature and genotype in a fish. *Science*, 213 (4507), 577-579.
- Conover, D. O., y Van Voorhees, D. A. (1990). Evolution of a balanced sex ratio by frequency-dependent selection in a fish. *Science*, 250 (4987), 1556-1558.
- Crump, M. L. (1988). Aggression in harlequin frogs: male-male competition and a possible conflict of interest between the sexes. *Animal Behaviour*, 36(4), 1064-1077.
- Darwin, C. (1871). The descent of man. *The Great Books of the Western World*, 49, 320.
- Davidson, C. (2004). Declining downwind: amphibian population declines in California and historical pesticide use. *Ecological Applications*, 14(6), 1892-1902.
- Davies, N. B., y Halliday, T. R. (1979). Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Animal Behaviour*, 27, 1253-1267.
- Díaz, L. M. y Cádiz, A. (2008). Guía taxonómica de los anfibios de Cuba. *ABC Taxa*. 4: 1-294. Royal Belgian Institute of Natural Sciences.

- Donald, P. F. (2007). Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149 (4), 671-692.
- Duellman, W. E. (1992). Reproductive strategies of frogs. *Scientific American*, 267(1), 80-87.
- Duellman, W. E., y Trueb, L. (1986). *Biology of amphibians*. JHU press.
- Duarte, A., Brown, D. J., y Forstner, M. R. (2011). Estimating abundance of the endangered Houston toad on a primary recovery site. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 2(2), 207-215.
- Edwards, A. W. F. (2000). Carl Düsing (1884) on the regulation of the sex-ratio. *Theoretical Population Biology*, 58(3), 255-257.
- 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.
- Elmberg, J. (1991). Factors affecting male yearly mating success in the common frog, *Rana temporaria*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28 (2), 125-131.
- Emerson, S. B. y Boyd, S. K. (1999). Mating Vocalizations of Female Frogs: Control and Evolutionary Mechanisms. *Brain. Behav. Evol.* 53 (4): 187-197.
- Emlen, S. T., (1976). Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1, 283-313.
- Emlen, S.T., Oring, L. W., (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197, 215-223.
- Enders, M. M. (1993). The effect of male size and operational sex ratio on male mating success in the common spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Animal Behaviour*, 46 (5), 835-846.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press Oxford Google Scholar.
- Forbes, M. R., McCurdy, D. G., Lui, K., Mautner, S. I., y Boates, J. S. (2006). Evidence for seasonal mate limitation in populations of an intertidal amphipod, *Corophium volutator* (Pallas). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60, 87-95.
- Forrest, T. G. (1994). From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *Am. Zool.* 34 (6): 644-54.
- Frankham, R. (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research*, 66(2), 95-107.
- Frías-Alvarez, P., Zúniga-Vega, J. J., y Flores-Villela, O. (2010). A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation*, 19(13), 3699-3742.

- Friedl, T. W. P. y Klump, G. M. (1997). Some aspects of population biology in the European treefrog, *Hyla arborea*. *Herpetologica* 53, 32-330.
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Sunderland. MA: Sinauer.
- Gerhardt, H. C. (1982). Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): implications for mate choice. *American Zoologist*, 22 (3), 581-595.
- Gerhardt, H. C. y Huber, F. (2002): Acoustic communication in insects and frogs: Common problems y diverse solutions. Chicago: University of Chicago Press.
- Gibbs, J. p. y Steen, D. A. (2005). Trends in sex ratios of turtles in the United States: implications of road mortality. *Conserv. Biol.* 19: 552-556.
- Gowaty, P. A., (1996). Battles of the sexes and origins of monogamy. In: Black, J. M. (Ed.), *Partnerships in Birds: The Study of Monogamy*. Oxford University Press, Oxford, pp. 21-52.
- Grandison, A. G. (1980). Aspects of breeding morphology in *Mertensophryne micranotis* (Anura: Bufonidae): secondary sexual characters, eggs and tadpole. British Museum of Natural History.
- Harris, M. L., Chora, L., Bishop, C. A., y Bogart, J. P. (2000). Species- and age-related differences in susceptibility to pesticide exposure for two amphibians, *Rana pipiens* and *Bufo americanus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 64, 263-270.
- Hayes, T. B. (1998). Sex determination and primary sex differentiation in amphibians: genetic and developmental mechanisms. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 281 (5), 373-399.
- Hewison, A. M., Gaillard, J. M., Blanchard, P., y Festa-Bianchet, M. (2002). Maternal age is not a predominant determinant of progeny sex ratio variation in ungulates. *Oikos*, 98(2), 334-339.
- Hogan, N. S., Duarte, P., Wade, M. G., Lean, D. R., y Trudeau, V. L. (2008). Estrogenic exposure affects metamorphosis and alters sex ratios in the northern leopard frog (*Rana pipiens*): identifying critically vulnerable periods of development. *General and comparative endocrinology*, 156(3), 515-523.
- Höglund, J., y Säterberg, L. (1989). Sexual selection in common toads: correlates with age and body size. *Journal of Evolutionary Biology*, 2(5), 367-372.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H., y Kuzmin, S. L. (2000). Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404 (6779), 752.
- Howard, R. D. (1978). The Influence of Male-Defended Oviposition Sites on Early Embryo Mortality in Bullfrogs. *Ecology*, 59 (4), 789-798.
- Howard, R. D. (1980). Mating behaviour and mating success in woodfrogs *Rana sylvatica*. *Animal Behaviour*, 28 (3), 705-716.

- Howard, R. D. (1988). Sexual selection on male body size and mating behaviour in American toads, *Bufo americanus*. *Animal behaviour*, 36 (6), 1796-1808.
- Howard, R. D., y Kluge, A. G. (1985). Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution*, 39(2), 260-277.
- Hutchinson, J. M. C. (2005). Is more choice always desirable? Evidence and arguments from leks, food selection, and environmental enrichment. *Biol. Rev.*, 80, 73-92.
- Jacobson, N. L. (1989). Breeding dynamics of the Houston toad. *Southwestern Naturalist* 34:374-380.
- Jones, A. G., Adams, C. R. y Arnold, S. J. (2002). Topping off: a mechanism of first-male sperm precedence in a vertebrate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 2078-2081.
- Kagarise-Sherman, C. (1980). A comparison of the natural history and mating system of two anurans: Yosemite toads (*Bufo canorus*) and black toads (*Bufo exsul*) (Doctoral dissertation, University of Michigan).
- Klug, H., Lindström, K., y Kokko, H. (2010). Who to include in measures of sexual selection is no trivial matter. *Ecology Letters*, 13(9), 1094-1102.
- Kluge, A. G. (1981). The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog.
- Köhler, G. (2011). Amphibians of Central America (No. AC/597.809728 K6).
- Kokko, H., Jennions, M.D. y Brooks, R., (2006). Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37, 43-66.
- Kokko, H., Klug, H., y Jennions, M. D., (2012). Unifying cornerstones of sexual selection: operational sex ratio, Bateman gradient and the scope for competitive investment. *Ecology Letters* 15, 1340-1351.
- Krupa, J. J. (1989). Alternative mating tactics in the Great Plains toad. *Animal behaviour*, 37, 1035-1043.
- Kvarnemo, C. y Ahnesjö, I., (1996). The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology and Evolution* (11), 404-408.
- Kvarnemo, C., Moore, G. I., y Jones, A. G. (2007). Sexually selected females in the monogamous Western Australian seahorse. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274 (1609), 521-525.
- Lens, L., Galbusera, P., Brooks, T., Waiyaki, E., y Schenck, T. (1998). Highly skewed sex ratios in the critically endangered Taita thrush as revealed by CHD genes. *Biodivers. Conserv.* 7: 869-873.
- Lodé, T., Holveck, M. J. y Lesbarréres, D. (2005). Asynchronous arrival pattern, operational sex ratio and occurrence of multiple paternities in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*. *Biol. J. Linn. Soc.* 86, 191-200.

- Loman, J., y Madsen, T. (2010). Sex ratio of breeding Common toads (*Bufo bufo*): influence of survival and skipped breeding. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), 509-524.
- Lott, D. F. (1991). Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates (Vol. 2). Cambridge University Press.
- Lukas, D., y Clutton-Brock, T. H. (2013). The evolution of social monogamy in mammals. *Science*, 341(6145), 526-530.
- Lynch, J. D., 1973. The transition from archaic to advanced frogs. In: Vial, J.L. (Ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, pp. 133-182.
- Mann, R. M., Hyne, R. V., Choung, C. B., y Wilson, S. P. (2009). Amphibians and agricultural chemicals: review of the risks in a complex environment. *Environmental pollution*, 157(11), 2903-2927.
- Murphy, C. G. (1992). The mating system of the barking treefrog (*Hyla gratiosa*). Cornell University, January.
- Murphy, C. G. (1994). Chorus Tenure of Male Barking Treefrogs, *Hyla gratiosa*. *Animal Behavior*. (48), 763-777.
- Nager, R. G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D. C. y Dawson, R. (1999). Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 570-573.
- Noble, G. K., y Putnam, P. G. (1931). Observations on the life history of *Ascaphus truei* Stejneger. *Copeia*, 1931(3), 97-101.
- Nyman, A., Kvarnemo, C., y Svenson, O., (2006). The capacity for additional matings does not affect male mating competition in the sand goby. *Animal Behaviour* 71, 865-870.
- Olson, D. H., Blaustein, A. R., y O'Hara, R. K. (1986). Mating pattern variability among western toad (*Bufo boreas*) populations. *Oecologia*, 70 (3), 351-356.
- Orr, H. A. (2005). The genetic theory of adaptation: a brief history. *Nature Reviews Genetics*, 6(2), 119.
- Orton, F., Carr, J. A., y Handy, R. D. (2006). Effects of nitrate and atrazine on larval development and sexual differentiation in the northern leopard frog *Rana pipiens*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 25(1), 65-71.
- Ouellet, M., Bonin, J., Rodrigues, J., Des Granges, J. L., y Lair, S. (1997). Hindlimb deformities (ectromelia, ectrodactyly) in free-living anurans from agricultural habitats. *Journal of wildlife diseases*, 33(1), 95-104.
- Passmore, N. I., Bishop, P. J., y Caithness, N. (1992). Calling behaviour influences mating success in male painted reed frogs, *Hyperolius marmoratus*. *Ethology*, 92(3), 227-241.

- Pechmann, J. H., y Wilbur, H. M. (1994). Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica*, 65-84.
- Portig, W. H. (1965). Central American rainfall. *Geographical Review*, 55, 68-90.
- Pröhl, H. (2005). Territorial behavior in dendrobatid frogs. *Journal of Herpetology*, 39(3), 354-365.
- Pröhl, H. (2006). Clutch loss affects the operational sex ratio in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 310-315.
- Reading, C. J., y Clarke, R. T. (1983). Male breeding behaviour and mate acquisition in the common toad, *Bufo bufo*. *Journal of Zoology*, 201(2), 237-246.
- Relyea, R. A., y Mills, N. (2001). Predator-induced stress makes the pesticide carbaryl more deadly to gray treefrog tadpoles (*Hyla versicolor*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(5), 2491-2496.
- Richards, D. G., y Wiley, R. H. (1980). Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *The American Naturalist*, 115(3), 381-399.
- Ritke, M. E., y Semlitsch, R. D. (1991). Mating behavior and determinants of male mating success in the gray treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Canadian Journal of Zoology*, 69 (1), 246-250.
- Robertson, J. G. (1986). Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, 34 (3), 773-784.
- Robertson, J. G. (1990). Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevigata*. *Animal Behaviour*, 39 (4), 639-645.
- Rodrigues, D. J., Uetanabaro, M., y Lopes, F. S. (2007). Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, central Brazil. *Journal of Natural History*, 41(29-32), 1841-1851.
- Ryan, M. J. (1985). Energetic efficiency of vocalization by the frog *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Experimental Biology*, 116 (1), 47-52.
- Schlaepfer, M. A., y Figueroa-Sandí, R. (1998). Female reciprocal calling in a Costa Rican leaf-litter frog, *Eleutherodactylus podiciferus*. *Copeia* 1998 (4): 1076-1080.
- Sever, D. M., Moriarty, E. C., Rania, L. C., y Hamlett, W. C. (2001). Sperm storage in the oviduct of the internal fertilizing frog *Ascaphus truei*. *Journal of Morphology*, 248(1), 1-21.
- Shuster, S. M. (2016). Operational Sex Ratio. In: Kliman, R.M. (ed.), *Encyclopedia of evolutionary biology*. Vol. 3, pp. 167-174. Oxford: Academic Press.
- Shuster, S. M. y Wade, M. J., (2003). *Mating Systems and Strategies*. Princeton, N. J.: Princeton University Press.

- Simmons, L. W., y Kvarnemo, C., (2006). Costs of breeding and their effects on the direction of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273 (1585), 465-470.
- Sinsch, U. (1988). Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Oecologia*, 76(3), 399-407.
- Smith, G. R., e Iverson, J. B. (2006). Changes in sex ratio over time in the endangered iguana *Cyclura cyclura inornata*. *Canadian journal of zoology*, 84 (10), 1522-1527.
- Stuart, S. N. (Ed.). (2008). Threatened amphibians of the world. Lynx Editions.
- Sullivan, B. K. (1989a). Desert environments and the structure of anuran mating systems. *Journal of Arid Environments*. 17: 175-183.
- Sullivan, B. K. (1989b). Mating system variation in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*). *Ethology*, 83 (1), 60-68.
- Sullivan, B. K. (1992). Sexual selection and calling behavior in the American toad (*Bufo americanus*). *Copeia*, Vol. 1992, No. 1, pp 1-7.
- Sullivan, B. K., Ryan, M. J., y Verrell, P. A. (1995). Female choice and mating system structure. *Amphibian biology*, 2, 469-517.
- Sullivan, B. K., y Hinshaw, S. H. (1990). Variation in advertisement calls and male calling behavior in the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Copeia*, (4), 1146-1150.
- Sullivan, B. K., y Hinshaw, S. H. (1992). Female choice and selection on male calling behavior in the grey treefrog *Hyla versicolor*. *Animal Behaviour*, 44(4), 733-744.
- Summers, K. (1992). Dart-poison Frogs and the Control of Sexual Selection. *Ethology*, 91(2), 89-107.
- Taylor, B., Skelly, D., Demarchis, L. K., Slade, M. D., Galusha, D., y Rabinowitz, P. M. (2005). Proximity to pollution sources and risk of amphibian limb malformation. *Environmental Health Perspectives*, 113 (11), 1497.
- Tejedo, M. (1992). Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natter jack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Zoology*, 228 (4), 545-555.
- Telford, S. R. (1985). Mechanisms and evolution of inter-male spacing in the painted red frog (*Hyperolius marmoratus*). *Animal Behaviour*, 33 (4), 1353-1361.
- Telford, S. R., y Van Sickle, J. (1989). Sexual selection in an African toad (*Bufo gutturalis*): the roles of morphology, amplexus displacement and chorus participation. *Behaviour*, 110 (1), 62-75.
- Toft, C. A. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45(1), 131-141.
- Toledo, L. F., Martins, I. A., Bruschi, D. P., Passos, M. A., Alexandre, C. y Haddad, C. F. B. (2014). The anuran calling repertoire in the light of social context. *Act. Ethol.* 18 (2): 87-99.

- Toro, M. A., Fernandez, A., García-Cortés, L. A., Rodríguez, J., y Silió, L. (2006). Sex ratio variation in Iberian pigs. *Genetics*, 173(2), pp 911-917.
- Vieites, D. R., Nieto-Roman, S., Barluenga, M., Palanca, A., Vences, M. y Meyer, A. (2004). Post-mating clutch piracy in an amphibian. *Nature* 431, 305-308.
- Vitt, L. J., y Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
- Wagner Jr., W. E., y Sullivan, B. K. (1992). Chorus organization in the Gulf Coast toad (*Bufo valliceps*): male and female behavior and the opportunity for sexual selection. *Copeia*, 647-658.
- Wang, Y., Wang, R., Li, Y., y Ma, Z. S. (2016). Sex ratio elasticity influences the selection of sex ratio strategy. *Scientific Reports*, 6, 39807.
- Weimerskirch, H., Lallemand, J., y Martin, J. (2005). Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*, 74 (2), 285-291
- Wells, K. D., (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666-693.
- Wells, K. D. (1979). Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, *Bufo typhonius*. *Biotropica*, 301-307.
- Wells, K. D., y Taigen, T. L. (1989). Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology y Sociobiology*, 25 (1), 13-22.
- Wells, K. D. (2010). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- West, S. A., Reece, S. E., y Sheldon, B. C. (2002). Sex ratios. *Heredity*, 88 (2), 117.
- Woodward, B. (1984). Operational sex ratios and sex biased mortality in *Scaphiopus* (Pelobatidae). *The Southwestern Naturalist*, 29 (2), 232-233.
- Woodward, B. D. (1984). Arrival to and location of *Bufo woodhousei* in the breeding pond: effect on the operational sex ratio. *Oecologia*, 62(2), 240-244.
- Yamamoto, T., y Edo, K. (2006). Factors influencing the breeding activity in male masou: salmon, *Oncorhynchus masou*. The relationship with body size. *Environmental Biology of Fishes* 75, 375-383.

CAPÍTULO 2

PROPORCIÓN SEXUAL OPERATIVA DE *DENDROPSOPHUS MICROCEPHALUS* (ANURA: HYLIDAE: DENDROPSOPHINAE) Y SU RELACIÓN CON LA CALIDAD DEL HÁBITAT EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS

I. INTRODUCCIÓN

Los taxones de animales vertebrados están desapareciendo a tasas desproporcionadamente altas, y los anfibios son el grupo con la mayor proporción de especies en peligro de extinción (Stuart *et al.*, 2004; Beebee y Griffiths, 2005; Stuart, 2008). La lista roja de la UICN de especies en riesgo de extinción identifica a una de cada tres especies de anfibios del mundo a punto de desaparecer (Baillie *et al.*, 2004; Stuart, 2008; Vié *et al.*, 2009).

El planeta está enfrentando la extinción masiva más importante de su historia en 65 millones de años (Lawton y May, 1995; Balmford *et al.*, 2003). La pérdida de la biodiversidad se ha convertido en un problema y se está incrementando a un ritmo alarmante a nivel global (Pimm *et al.*, 1995; Naeem *et al.*, 2012). Las tasas actuales de extinción global para animales y plantas se estiman hasta 1000 veces más altas que la tasa de fondo en el registro fósil (Wilson, 1999; Baillie *et al.*, 2004, Vié *et al.*, 2009). Los ecosistemas terrestres son los más afectados, siendo el cambio de uso de suelo y la urbanización las amenazas principales a la supervivencia de las especies (Sala *et al.*, 2000, McKinney, 2006; Grimm *et al.*, 2008). Los efectos de la influencia humana en los ecosistemas son a veces más impactantes que los disturbios ocasionados por la naturaleza (Levy-Tacher y Rivera, 2005). Estos cambios drásticos llevan a una pérdida directa de los hábitats naturales y seminaturales a través de la construcción de estructuras ajenas a estos (Steele y Heffernan, 2014).

El incremento de las frecuencias de estas perturbaciones y de su intensidad, causadas por el uso del suelo para la agricultura conlleva a una invasión de especies vegetales exóticas mejor adaptadas a las nuevas condiciones que la vegetación nativa (Quintana-Ascencio *et al.*, 1996). Más aún, la urbanización altera de manera dramática las áreas adyacentes (Holtmann *et al.*, 2017). Por lo tanto, el tamaño de los parches remanentes de estos hábitats decrece mientras aumenta la fragmentación (Donnelly y Marzluff, 2006). Esto puede llevar a la extinción local de especies si las tasas de mortalidad son muy altas en la vegetación nativa (Levy-Tacher y Rivera, 2005), con la consecuente pérdida de especies animales asociadas a la vegetación.

La estructura y configuración del paisaje, rodeando a un parche de vegetación, pueden afectar la facilidad de movimiento entre los fragmentos (Fahrig y Merriam, 1994) de diferentes especies de animales. Algunas investigaciones se han enfocado en procesos que ocurren a escala de parches, como por ejemplo los efectos de borde. Esto ha llevado a asumir que los efectos a este nivel son más significativos que otros factores, al existir una relación positiva entre el tamaño del parche y la proporción de la cobertura vegetal en el paisaje (Gustafson y Parker, 1992).

Distintas investigaciones se han desarrollado para describir y evaluar las características de la vegetación en cuanto a sus características espectrales (Cobos *et al.*, 2016). Diversos autores han caracterizado la estructura, diversidad y composición de los bosques a través del comportamiento espectral de la vegetación (Agrawal *et al.*, 2003; Feeley *et al.*, 2005; Adam *et al.*, 2009; Mansour *et al.*, 2012; Gitelson *et al.*, 2015). Los índices de vegetación permiten conocer este comportamiento espectral con base en la relación de valores de reflectividad entre las bandas rojo e infrarrojo (rojo-620 a 750 nm; infrarrojo-750 nm en adelante) (Gilbert *et al.*, 1997). Además, estos índices brindan información relacionada con la vegetación y minimiza la influencia de las perturbaciones debidas a las condiciones atmosféricas, la orientación y otros factores extraños al suelo (Tun-Dzul *et al.*, 2008).

El Índice normalizado de diferencia de vegetación (NDVI, por sus siglas en inglés) (Rouse *et al.*, 1974) es uno de los más usados para estudiar la cobertura vegetal (Vercher *et al.*, 2004). El NDVI está correlacionado con la biomasa de las plantas, esta es una de las estimaciones disponibles más directas de productividad del ecosistema (Cramer *et al.*, 1999). Se ha usado para analizar la relación de la riqueza de especies de aves y mariposas con la productividad de la vegetación (Seto *et al.*, 2004) y en la correlación de la temperatura atmosférica con los cambios de verdor de la vegetación (Jia y Epstein, 2003), para evaluar y monitorear la cobertura global de la vegetación (Hansen *et al.*, 2013; van Lierop *et al.*, 2015) y se puede usar como un estimador de la heterogeneidad de la vegetación (Rocchini *et al.*, 2004) que, junto a la productividad primaria, es útil en la predicción de patrones de riqueza de especies de plantas (Mittelbach *et al.*, 2001; Benayas y Scheiner, 2002). Aunque muchos de estos estudios se han realizado a gran escala, los análisis regionales e incluso locales son una realidad en el presente (Cobos *et al.*, 2016) debido a la disponibilidad de imágenes con mayor resolución.

Por otra parte, la aparente vulnerabilidad de los anfibios (Pechmann *et al.*, 1991; Houlahan *et al.*, 2000; Kiesecker *et al.*, 2001; Baillie *et al.*, 2004), puede deberse a un diverso y complejo número de factores. Presentan relativamente poca vagilidad (Sinsch, 1990; Gibbs, 1998; de Maynadier y Hunter, 2000). Son vulnerables a la muerte al transitar por terrenos inhóspitos como carreteras y caminos (Fahrig *et al.*, 1995; Carr y Fahrig, 2001). Presentan una estrecha tolerancia a distintos hábitats (Semlitsch, 2000) y son muy vulnerables a la presencia y propagación de patógenos, especies invasoras, la contaminación del ambiente con agroquímicos, el aumento de la radiación ultravioleta y los efectos del cambio climático (Hecnar, 1995; Pounds *et al.*, 1999; Broomhall *et al.*, 2000, Kiesecker *et al.*, 2001; Blaustein *et al.*, 2000; Bridges y Semlitsch, 2000; Davidson *et al.*, 2001; Stuart *et al.*, 2004). Estas características propias de los anfibios se ven magnificadas por los efectos de la fragmentación del hábitat (Bowne y Bowers, 2004), los parámetros poblacionales cambian, como la tasa de crecimiento, por citar un ejemplo (Carr *et al.*, 2002). Además, se exacerban el efecto de borde del hábitat y las consecuencias de la pérdida y degradación de éste (Houlahan y Findlay, 2003).

Algunos autores han analizado la relación existente entre la proporción sexual y el ambiente (Charnov, 1982). Un problema importante es que en los casos en que se espera que la proporción de sexos de la descendencia se ajuste en respuesta a las condiciones ambientales, el patrón observado es a menudo un cambio gradual en la respuesta a la calidad ambiental, mientras que la teoría predice un cambio de umbral de todos los machos a todas las crías hembras en un valor crítico de la variable ambiental (West *et al.*, 2002). Sin embargo, a la fecha se han realizado relativamente pocos estudios a nivel de paisaje sobre la densidad y el movimiento de los anfibios (Houlahan *et al.*, 2000; McGarigal y Cushman, 2002). Así mismo, se han encontrado relaciones positivas entre las poblaciones de anfibios y la superficie de bosque en el paisaje circundante (Trenham y Shaffer, 2005), así como relaciones negativas con el desarrollo urbano (Delis *et al.*, 1996) y las carreteras (Fahrig *et al.*, 1995; Carr *et al.*, 2002). Los estudios sobre los efectos de la composición del paisaje han encontrado relaciones entre la cobertura forestal y la presencia de anfibios en escalas espaciales que van desde 100 m a más de 3000 m de radio (Hecnar y M'Closkey, 1997; Knutson *et al.*, 1999; Lehtinen *et al.*, 1999; Guerry y Hunter, 2002; Houlahan *et al.*, 2000; Trenham y Shaffer, 2005).

Las inferencias confiables sobre los efectos del área del hábitat requieren atención sobre las características ecológicas específicas de la especie y sus interacciones con las condiciones ambientales en un rango variable de escalas espaciales (Cushman, 2006). La caracterización del hábitat por especies específicas es esencial para evaluar los efectos de la pérdida de hábitat en las poblaciones. Algunas poblaciones de anfibios han sido beneficiadas por la construcción humana de estanques y humedales en áreas donde los lugares de reproducción estaban limitados anteriormente, como los ambientes áridos (Cushman, 2006). Por lo tanto, es necesario vincular explícitamente las relaciones entre la calidad del hábitat y las proporciones sexuales de las especies, si se pretende producir inferencias confiables sobre el tema.

La posible relación entre la Proporción Sexual Operativa (PSO) de *Dendropsophus microcephalus* y la calidad del hábitat en la Selva Lacandona,

Chiapas aún no ha sido estudiada. Esta región representa solo el 0.16% del territorio mexicano, pero comprende a su vez, un alto nivel de endemismo y la presencia de especies únicas de la región (Carabias *et al.*, 2015). *D. microcephalus* no se encuentra amenazada (IUCN, 2008) y sus poblaciones parecen estar en aumento, lo que hace un buen candidato para probar la hipótesis de Fisher (1930), que expone que en la naturaleza existe un equilibrio en la proporción sexual de 1:1, determinado por la acción de la selección; es decir, por cada macho hay una hembra de la misma especie. Existe una relación entre la calidad del ambiente y la PSO en varios grupos animales (Charnov, 1982). Las hembras son más costosas de producir en comparación con los machos, por lo que serán mayoría en ambientes óptimos. Lo contrario ocurrirá en ambientes degradados: los machos serán mayoría (Charnov, 1982).

Dendropsophus microcephalus (Cope, 1886) es una especie de tamaño pequeño (28 mm) que habita el continente americano en una extensa región que va desde Brasil hasta México (Duellman, 2001; McCranie y Wilson, 2002; Bolaños *et al.*, 2008; Bolaños *et al.*, 2011; Bolívar-G *et al.*, 2009). Con tres subespecies: *Dendropsophus m. underwoodi*, *D. m. microcephalus* y *D. m. misera*, se presenta en una gran variedad de hábitats (Bolaños *et al.*, 2008) y zonas perturbadas por la actividad humana (Duellman, 1970) desde altitudes menores a 350 msnm en México hasta los 1200 msnm en Nicaragua (Duellman, 2001). Esta es una especie común y frecuente en algunas localidades y sus llamadas son fáciles de escuchar, pues los machos vocalizan durante la temporada de lluvias agrupados en coros en charcas temporales donde se reproducen (Barrio-Amorós, 1998; Campbell, 1998; Savage, 2002). Se encuentra bajo la categoría de preocupación menor de la UICN según Bolaños *et al.* (2008), lo que, unido a todo lo anterior, brinda la posibilidad de realizar estudios sobre la ecología de poblaciones y experimentos acústicos (Schwartz, 1986) sin afectar de manera significativa la estructura de sus poblaciones.

Teniendo en cuenta que *Dendropsophus microcephalus* es una especie de la que no existe ninguna información sobre su proporción sexual (Schwartz, com. pers.) y su relación con la calidad del hábitat, y que se reproduce en estanques,

lagunas y charcas temporales en zonas que presentan perturbaciones por actividades agrícolas y forestales (Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012), esta investigación plantea como interrogante fundamental:

¿La actividad humana y la alteración del hábitat pueden desviar la PSO de la población de *Dendropsophus microcephalus* del equilibrio 1:1 (**un macho: una hembra**) en sus áreas de reproducción en La Selva Lacandona?

Para responder dicha interrogante se plantea como hipótesis de esta investigación que:

“La calidad del hábitat en las áreas de reproducción de *Dendropsophus microcephalus* de la Selva Lacandona se relaciona positivamente con la proporción sexual. En hábitats de mayor calidad se espera una proporción sexual operativa de 1:1, mientras que, en los hábitats de menor calidad, se esperan sesgos en la proporción sexual hacia los machos.”

II. OBJETIVOS

Para contribuir a responder tal interrogante se planteó como objetivo general:

Identificar la relación entre la proporción sexual operativa de *D. microcephalus* en poblaciones naturales y la calidad del hábitat en tres comunidades de la Selva Lacandona.

Los objetivos específicos son:

- I. Determinar la proporción sexual operativa de *D. microcephalus* en los sitios de reproducción de la especie con diferente calidad del hábitat.
- II. Establecer el valor del Índice normalizado de diferencia de vegetación para cada uno de los sitios de reproducción del área de estudio, así como las clases de vegetación y uso de suelo en los sitios de reproducción de *D. microcephalus*.
- III. Estimar el Índice de Calidad Visual del Hábitat de los sitios de reproducción del área de estudio a partir de variables medidas en cada uno de éstos.
- IV. Describir la posible relación entre la proporción sexual operativa y la calidad del hábitat natural de *D. microcephalus*, a través del Índice de Calidad Visual del Hábitat, y los índices y métricas calculados a nivel de paisaje.

III. MARCO TEÓRICO

3.1 Área de estudio

La región de la Selva Lacandona (SL), ubicada en el sureste de México dentro del estado de Chiapas, aún conserva una de las más grandes áreas de selva tropical de toda Centroamérica (de Jong *et al.*, 2000; Carabias *et al.*, 2015) con cerca de 13,000 km² (Figura 1). La SL ha sido afectada por actividades humanas recientes e históricas (Martínez-Ramos, 2006) y junto con Guatemala y Belice constituyen una de las más grandes áreas de bosque tropical en el Neotrópico (Herrera-MacBryde y Medellín, 1997). Representa solo el 0.16% de la superficie total del país (Medellín, 1996), pero comprende más del 25% de su diversidad total [hasta 120 especies de plantas en 0.1 ha (Dirzo y López, 2009)].



Figura 1. La Selva Lacandona en el Estado de Chiapas, México.

México presenta el 14% de los 2,000 géneros de plantas endémicas del mundo, encontrándose en la SL 4,314 especies de plantas vasculares (19% de la diversidad de México) (Martínez *et al.*, 1994). El área presenta una gran heterogeneidad edáfica y topográfica (Siebe *et al.*, 1995). Según González-García (1993) se estima existen aproximadamente 340 especies de aves migratorias y residentes, el 30% de las especies mexicanas; 800 especies de mariposas diurnas (36% del total para el país) (De la Maza y De la Maza, 1991). Cruz-Lara *et al.*, (2004) estima que 117 especies de mamíferos habitan la SL, lo que constituye 27% de las especies terrestres de México.

La cobertura de la SL ha disminuido un 66% en las últimas cuatro décadas como resultado de la tala del bosque para el uso agrícola de la tierra (Carabias *et al.*, 2015) en gran parte debido al impulso de la ganadería que el gobierno mexicano propició en los años 50 del siglo XX (Aguilar y Mora, 1992). Sin embargo, en 1978 el gobierno mexicano decretó el establecimiento de la Reserva Integral de la Biosfera "Montes Azules" (RIBMA) con 331,200 ha, teniendo como objetivo la preservación de la biodiversidad y las funciones y servicios ecosistémicos propios de este. En 1993 el 10% de la superficie de la RIBMA había sido desmontada descontroladamente (Henríquez, 1993) y en la actualidad se sigue talando el bosque para la utilización de la tierra en actividades agrícolas y de ganadería.

3.2 Clima, geología, hidrología y vegetación del área de estudio

El clima de la región es cálido-húmedo con una precipitación anual promedio mayor a 2,000 mm y una temperatura promedio anual de 24.7° C. La estación seca (<500 mm) dura de marzo a junio y la estación lluviosa (1500-1800) de julio a octubre (Pennington y Sarukhán, 2005). Hay predominio de calizas cretácicas y rocas sedimentarias plegadas. Los tipos de suelos existentes son Litosol, Nitosol, Luvisol, Cambisol y Rendzinas. Estos suelos se encuentran por encima del material calcáreo, son similares a la arcilla y están poco desarrollados. En la geografía de la región destacan las sierras La Cojolita, Cruz de Plata, La Colmena y El Tornillo.

La vegetación de la región presenta una alta heterogeneidad. De acuerdo con la clasificación de los habitantes de la SL hay dos tipos de vegetación madura, "monte alto" y "chaparral ". El bosque de monte alto corresponde a la selva alta perennifolia (40 m a 60 m de altura) (INEGI, 2014). En contraste, el chaparral es un tipo similar de vegetación, pero con árboles de menor tamaño (20 m a 30 m de altura) y con abundantes especies trepadoras. El chaparral ocurre en parches de hasta cinco hectáreas dentro del bosque de monte alto, en áreas con inundaciones, cerca de ríos y en suelos con alto contenido de materia orgánica (Levy y Aguirre, 1999). De acuerdo a la clasificación de la CONABIO se presentan en la región las formaciones vegetales Selva Alta Perennifolia, Selva Mediana Subcaducifolia, Bosques de Pinos y Encinos, Vegetación Riparia y de Sabana (CONABIO, 2019). La vegetación secundaria más frecuente son los acahuales que cubren grandes extensiones. La SL está definida en su límite noreste por el río Usumacinta, en su parte alta divide el municipio de Ocosingo con la República de Guatemala y forma parte del sistema hidrológico más caudaloso de México y Centroamérica. El otro sistema hidrológico presente en la región es el formado por el Río Lacantún y sus tributarios, una cuenca muy importante de captación de las elevadas precipitaciones de la región y, por lo tanto, actúa como zona de recarga de acuíferos subterráneos que alimentan al sistema fluvial más caudaloso del país (CONABIO, 2019).

3.3 La especie de estudio: *Dendropsophus microcephalus* Cope, 1886

La rana de árbol amarilla, *Dendropsophus microcephalus* (Cope, 1886) (Hylidae: Dendrosophinae) es un anuro de pequeño a mediano tamaño (18-27 mm de LHC en los machos; 24-30.6 mm de LHC en las hembras) de hábitos nocturnos y arbóreos (Duellman, 1970; Duellman, 2001; Savage, 2002) (Figura 2).



Figura 2. *Dendropsophus microcephalus* Cope, 1886. **A.** Macho adulto vocalizando desde una rama. **B.** Macho adulto en el haz de una hoja. **C** y **D.** Amplexos de dos parejas de adultos, sobre una hoja y sobre suelo en la orilla de una charca respectivamente. Fotografías: Yibril Massip (**A**); Gamaliel Romero (**B, C** y **D**).

Los caracteres diagnósticos principales para la identificación morfológica de *D. microcephalus* son: 1.- La forma aplanada de la cabeza con un hocico corto y redondeado; 2.- Los ojos contienen pupilas elípticas y horizontales (McCranie y Wilson, 2002); 3.- Los muslos presentan una línea marrón, y el resto una coloración amarilla distribuida uniformemente (Cope, 1886); 4.- El dorso puede ser amarillo canela o claro con marcas marrones, rojas y canelas variando en dependencia del momento del día en el que se observe (Duellman, 1970), pudiendo desarrollar metacrosis, o cambio de color (Duellman, 2001); 5.- Una estrecha línea lateral de color marrón se extiende desde las narinas hasta la región sacra o la ingle, bordeada en su parte superior por una delgada línea blanca. Especímenes colectados en México y Guatemala, presentan la línea marrón lateral solo hasta la región sacra,

mientras que, en individuos de Costa Rica, esta misma línea se extiende hasta la región de la ingle (Duellman, 2001); y 6.- Un patrón dorsal en forma de X en su espalda conformado por dos barras longitudinales conectadas una con la otra, pero este carácter puede aparecer o desaparecer en dependencia de las poblaciones de la especie (Duellman, 2001). El vientre es blanco. Los machos que están activos reproductivamente presentan un saco vocal de color amarillo (Duellman, 2001).

Su localidad tipo fue descrita como “a lo largo de un arroyo en la localidad de Chiriquí” (Cope, 1886), en el extremo occidental de Panamá. Tres subespecies se encuentran a lo largo de una enorme distribución natural (Duellman, 2001). *Dendropsophus m. underwoodi* se distribuye desde las tierras bajas del Atlántico desde el sur de Veracruz y el norte de Oaxaca en México, aunque se presenta tan al norte como el estado de Jalisco (Cruz-Sáenz *et al.*, 2009), en el sur y hacia el este de las tierras bajas de Guatemala central, el sureste de Honduras, Nicaragua y el noroeste de Costa Rica (Duellman 2001; Bolaños *et al.*, 2008; Bolívar-G *et al.*, 2009). Según McCranie y Wilson (2002) la rana se puede encontrar en cualquier área de Honduras, incluyendo las islas Bay, en el Caribe. Además, *D. m. microcephalus* se encuentra en las tierras bajas del Pacífico en el sureste de Costa Rica y hacia el este en dirección Panamá y Colombia (Duellman 2001; Bolaños *et al.*, 2008; Bolívar-G *et al.*, 2009, Bolaños *et al.*, 2011). La subespecie *D. m. misera* habita en el territorio colombiano y en Venezuela, con una vasta distribución a lo largo del río Orinoco (Barrio-Amorós, 1998), llegando a ocupar la isla de Trinidad en el Caribe Oriental y también la parte occidental de Brasil y Perú (Barrio-Amorós, 1998; Duellman, 2001; Bolaños *et al.*, 2008). *D. m. microcephalus* habita por debajo de los 560 msnm en Colombia (Duellman, 2001). Mientras que *D. m. underwoodi* no se encuentra a altitudes mayores de los 350 msnm en México y Guatemala, es posible encontrarla a mayores altitudes en las regiones más al sur: a 830 msnm en Montaña de Guaimaca, Honduras; a 960 msnm en Finca Tepeyac, Nicaragua, y a 1200 msnm en Finca Venecia, Nicaragua. En Costa Rica se encuentra a 780 msnm en la localidad de Silencio (Duellman, 2001).

La especie se encuentra bajo la categoría de preocupación menor de la UICN según Bolaños *et al.* (2008). Las poblaciones de esta especie parecen estar creciendo y tener grandes números poblacionales, siendo localizadas en muchas ocasiones cerca de áreas protegidas (Bolaños *et al.*, 2008). Ha sido reportada en áreas perturbadas (Duellman, 1970, Bolaños *et al.*, 2008) y tiene tolerancia a una gran variedad de hábitats, aunque no ha sido observada en bosques primarios, y se puede ver cerca de carreteras y construcciones humanas, (Savage, 2002; Bolívar-G *et al.*, 2009). En estos lugares, habita las tierras bajas y abiertas de sabanas naturales o tierras de pastoreo, ocurriendo sobre charcas temporales o efímeras (Savage, 2002; Barrio-Amorós, 1998). Los individuos se pueden encontrar perchando en la vegetación aledaña a las lagunas y charcas temporales en las que se reproduce (Savage, 2002). Es poco probable encontrarlos sobre el suelo seco, o sobre vegetación flotante o en las hojas y tallos de los márgenes externos de las charcas (Fonseca-Pérez, *et al.*, 2017). Se pueden observar en hábitats que reflejan algún grado de perturbación antrópica, como restos de selva húmeda, siendo comunes en estos (Leenders, 2001; Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012). En las islas Bay del Caribe Hondureño, *D. m. microcephalus*, habita alrededor de bosques caducifolios, ciénagas y marismas.

La conducta reproductiva y las características acústicas de las llamadas de *Dendropsophus microcephalus* han sido estudiada por muchos autores (Schwartz, 1986; 1987; Schwartz y Wells, 1985; Wells y Taigen, 1989; Duellman, 2001, Tárano, 2010). Durante la temporada reproductiva los machos vocalizan desde la vegetación que emerge en aguas poco profundas (Tárano, 2010). Los machos se juntan en grandes grupos cerca de las áreas de reproducción y desde allí, comienzan sus llamadas de anuncio desde los pastos y juncos en el borde del agua, o perchando desde la vegetación emergente. El amplexus es axilar, y las áreas que prefieren para reproducirse son pozas temporales, zanjas someras en las orillas de las carreteras y zonas inundables. Los huevos son puestos en la superficie del agua o cerca de ella, donde son sujetados a las hojas de la vegetación acuática (Duellman, 2001), y son mantenidos fijos y unidos en una masa transparente y compacta de huevos.

La llamada de anuncio se caracteriza por un sonido parecido al que produce un insecto: “creek-eeek-eeek-eeek”, y se caracteriza por una sola nota principal con una duración de 0.05-0.15 s, seguida de varias notas más cortas y pareadas, cada una de ellas con una duración de 0.06-0.11 s (Duellman, 2001). La energía de las llamadas se encuentra en dos frecuencias, la primera, cerca de los 3kHz (2941 Hz), y la segunda, cerca de los 6 kHz (5773 Hz). Las notas introductorias de la llamada de anuncio tienen una duración media de 84 ms (34-104), y una repetición media de los pulsos de 235 por segundo (214-274) (Schwartz y Wells, 1985).

En la temporada de lluvias, los machos usualmente se encuentran en grandes coros de cientos de individuos. En la temporada de seca, solo unos pocos ejemplares se reúnen y vocalizan desde los restos de cuerpos de agua (Campbell, 1998). En ambientes ruidosos, el receptor debe detectar las señales acústicas con un fondo con interferencias, y luego, identificar las que son co-específicas de las hetero-específicas (Gerhardt y Hubert, 2002). Las llamadas de los machos responden otras de machos co-específicos y de otras especies, siempre en grupo. Estos intentan evitar que las notas y llamadas se solapen, porque afecta su habilidad para distinguir parejas potenciales y previenen, de esa manera poder escuchar y distinguir las llamadas de otros machos en su cercanía (Schwartz, 1987). Según Schwartz y Wells (1985) los machos responden a coros distantes, y estos aumentan la tasa de repetición de las llamadas cuando las hembras se encuentran cerca.

Aunque se presume que esta especie no se ve amenazada en la actualidad por las actividades humanas, Kaiser *et al.* (2011) describen que el ruido provocado por humanos puede afectar la actividad reproductiva de *D. microcephalus*. El tiempo en el que los machos perchan en las charcas y participan en los coros, se ve disminuido. Así mismo, como las hembras llegan a los sitios de reproducción tarde en la noche, el incremento de ruidos exógenos limita la cantidad de tiempo en la que los machos y hembras se encuentran en las charcas, lo que puede resultar en un decline local de las poblaciones de *D. microcephalus* (Kaiser *et al.*, 2011).

Muchas de las señales acústicas producidas por anuros son llamadas de largo alcance. Una característica importante de estas llamadas de anuncio es que su estructura temporal y espectral puede cambiar fuertemente durante su propagación a través del ambiente (Forrest, 1994). Schwartz (1993) describe que la magnitud de la interferencia acústica en los coros, provocada por la complejidad acústica en estos, provoca ajustes en la temporalidad de las notas producidas por los machos. Los machos agregan notas secundarias a sus llamadas en respuesta a las llamadas de los otros machos cercanos (Schwartz y Wells, 1985). Los machos de *D. microcephalus* continuamente cambian la duración de sus llamadas en respuesta a las interrupciones que provienen de otros machos dentro del coro. Por lo tanto, los machos continuamente evitan las interferencias acústicas con otros machos que son capaces de degradar de manera efectiva la estructura temporal de sus llamadas (Schwartz, 1993), intentando no hacer coincidir sus llamadas con las de otros machos que también cantan, y acortar o alargar la duración de sus llamadas. La distancia a la cual una señal acústica es audible depende de la potencia de salida de la fuente que la produce, y del ruido del ambiente y la habilidad del receptor para extraer información de la señal que se está transmitiendo (Forrest, 1994). Así, los machos aumentan las probabilidades de atraer a parejas potenciales, siendo las hembras atraídas por las llamadas de los machos que no son degradadas por interferencias con otras llamadas (Schwartz, 1993). La competencia entre los machos por las hembras es intensa en los coros de *D. microcephalus* y la proporción sexual operativa está sesgada hacia los machos (obsv. pers. Schwartz, 1993), aunque ningún conteo cuantitativo se llevó a cabo durante ese estudio (com. pers. Schwartz, 2017).

Según Duellman (2001), los renacuajos de *Dendropsophus microcephalus* colectados en la localidad de Esparta, Costa Rica, tienen en promedio, una longitud del cuerpo de 9.2mm y longitud total de 28mm. La posición de los ojos es dorso lateral y el hocico es puntiagudo. Su cuerpo es más ancho que grueso y la boca presenta un pico bastante fino y aserrado, sin dientes. El dorso del cuerpo es se alarga sobre el cuerpo, dorso es de color amarillo, con la parte posterior de la cola

de color naranja, la parte ventral es blanca y las larvas presentan una línea marrón desde el hocico hasta el ojo (Campbell, 1998).

3.4 El índice normalizado de diferencia de vegetación (NDVI)

El NDVI es una herramienta útil para evaluar las áreas con mayor cobertura vegetal, así como para determinar su productividad primaria. El cálculo del NDVI produce una medida cuantitativa cuyos valores fluctúan entre -1 y 1. Estos valores se utilizan para la identificación de los diferentes componentes de la imagen como el agua, el suelo y las diferentes formaciones vegetales. Por ejemplo, la cobertura vegetal en buen estado de conservación presenta un valor espectral de NDVI entre 0.51 y 0.65 \pm 0.04 (Turrini y Knop, 2016). Algunos autores muestran una clasificación de las categorías de vegetación presentes en la naturaleza, estudiando la dinámica temporal de la vegetación secundaria a nivel local en el Amazonas usando el NDVI (Adams *et al.*, 1995; Alves y Skole, 1996; Steininger, 1996).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Diseño del muestreo y sitios de reproducción

Los individuos de *D. microcephalus* fueron recolectados en ocho zonas de muestreo durante el período hidrológico húmedo (julio-octubre) correspondiente al año 2018. Las áreas de estudio se escogieron con base en los criterios de: (i) presencia de la especie, (ii) la distancia mínima de 1 kilómetro entre ellas y la configuración de las charcas en cada una de las tres comunidades dentro de la Selva Lacandona que fueron visitadas: Nueva Palestina, Lacanjá Chansayab y Frontera Corozal.

Se calculó el número de muestra (n) esperado para una población de tamaño desconocido, según la ecuación (Eq. 1):

$$n = \frac{(Z_a)^2 \times p \times q}{e^2} \quad (1)$$

Donde Z_a es un parámetro estadístico dependiente del nivel de confianza y está tabulado, p es la probabilidad de que ocurra el evento que deseamos estudiar o determinar, q es la probabilidad de que no ocurra el evento y, por último, e es el error asociado. La n a muestrear es de 384 individuos con un 0.95% de confianza y un 0.05% de error.

Las poblaciones estudiadas de *D. microcephalus*, habitan las zonas aledañas a las comunidades de Nueva Palestina (0685325 mE /1860167 mN), Lacanjá Chansayab (0699437 mE /1854197 mN) y Frontera Corozal (0725525 mE /1860260 mN) en el municipio de Ocosingo, Chiapas, México. Estas comunidades presentan diferentes estados fisiogeográficos y de preservación de la vegetación, siendo Lacanjá Chansayab, la que muestra un mejor estado de conservación con vegetación de Selva Alta Perennifolia (INEGI, 2014), la comunidad de Nueva Palestina se encuentra rodeada por zonas de uso agrícola y de ganadería extensiva presentando las clases de vegetación Pastizal Cultivado, Agricultura Temporal Anual y Agricultura Temporal Anual y Permanente, mientras que en Frontera Corozal existe una combinación de áreas con presencia de Vegetación Secundaria

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

Arbórea de Selva Alta Perennifolia, Selva Mediana Subperennifolia, áreas de ganadería y cultivos (INEGI, 2014). En las comunidades de Nueva Palestina y Frontera Corozal, se muestrearon tres sitios de reproducción por cada comunidad (NP 1, NP 2, NP 3 y LC 1, LC 2 y LC 3 respectivamente) (Figura 3 y Figura 4).

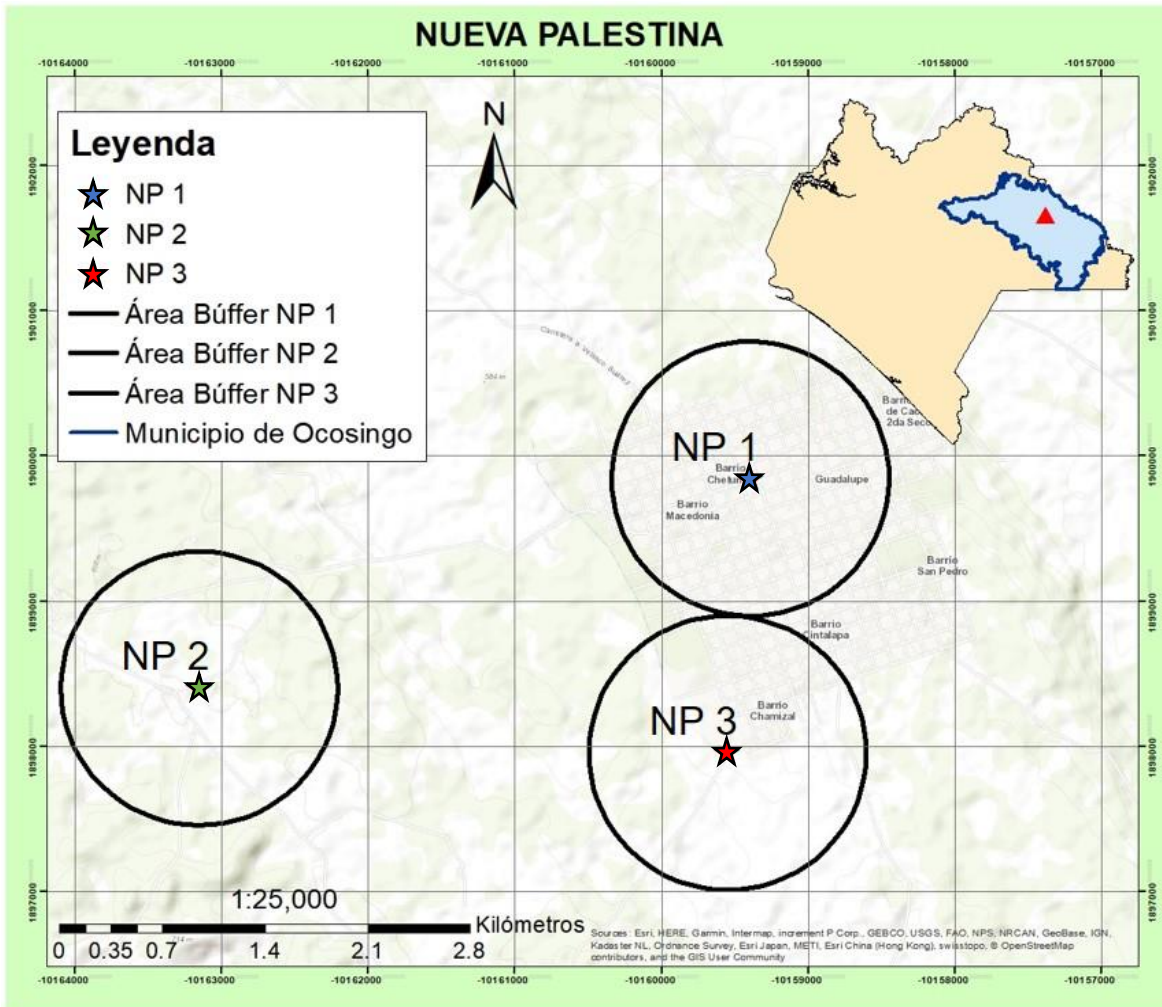


Figura 3. Sitios de reproducción NP 1, NP 2 y NP 3 muestreados en la comunidad de Nueva Palestina en el Municipio de Ocosingo, Chiapas, México. Las áreas buffer presentan un radio de 900 m. Los sitios de reproducción están a una distancia mínima de 1 km entre cada uno.

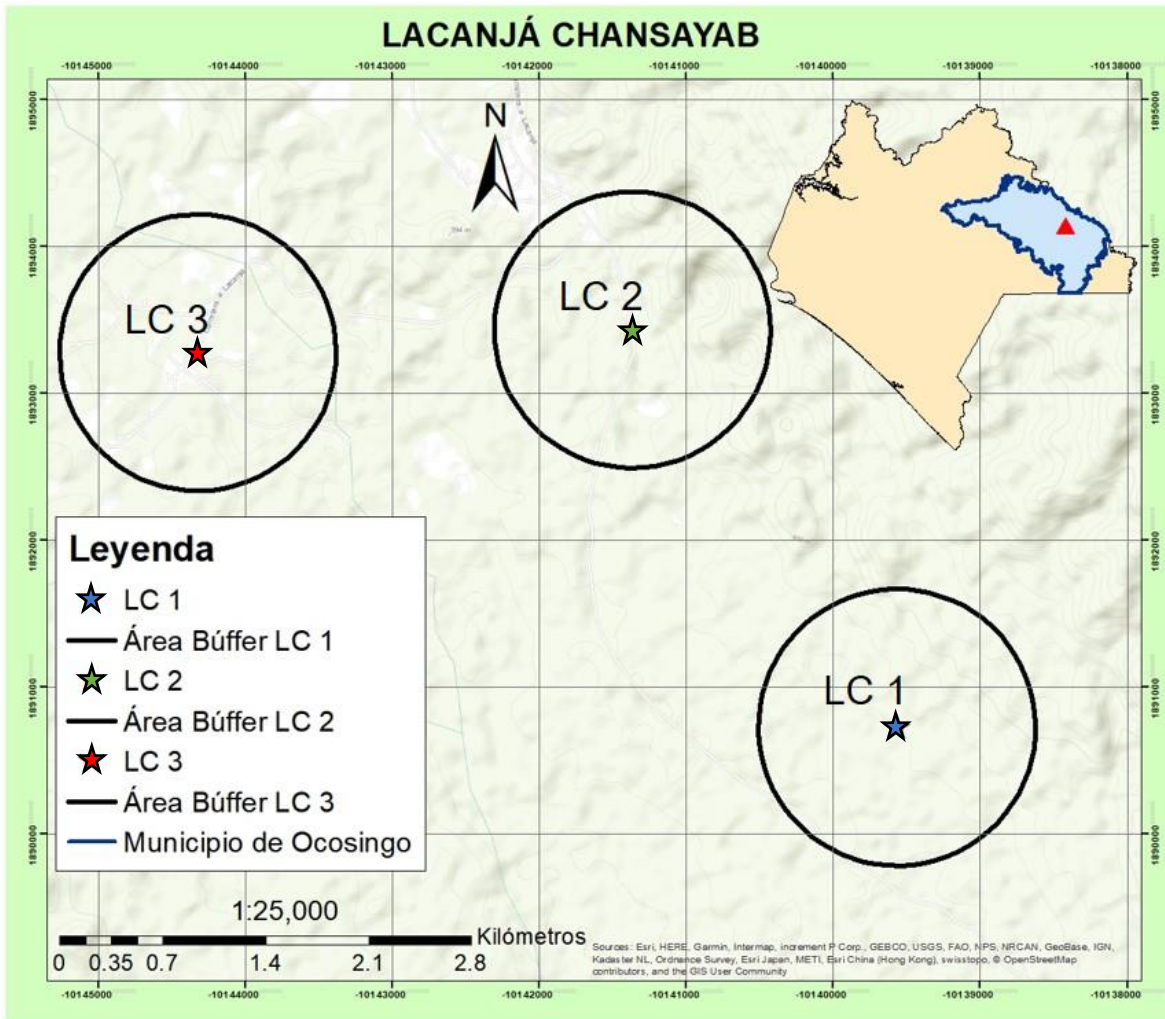


Figura 4. Sitios de reproducción LC 1, LC 2 y LC 3 muestreados en la comunidad de Lacanjá Chansayab en el Municipio de Ocosingo, Chiapas, México. Las áreas buffer presentan un radio de 900 m. Los sitios de reproducción están a una distancia mínima de 1 km entre cada uno.

En la comunidad de Frontera Corozal, por las características del área solo se pudieron establecer dos sitios de muestreo FC 1 y FC2, que incluyen varias charcas pequeñas: en FC 1 se encontraron las charcas FC 1.1, FC 1.2, FC 1.3. En FC 2 están contenidas las charcas FC 2.1, FC 2.2, FC 2.3, FC 2.4 y FC 2.5 (Figura 5). Se muestreó en las noches comprendidas entre el 14 y el 19 de julio de 2018 y entre el 13 y el 18 del mes de octubre del mismo año, durante dos expediciones

realizadas a la Selva Lacandona, para un total de 45 horas distribuidas en cinco noches por sitio de reproducción.

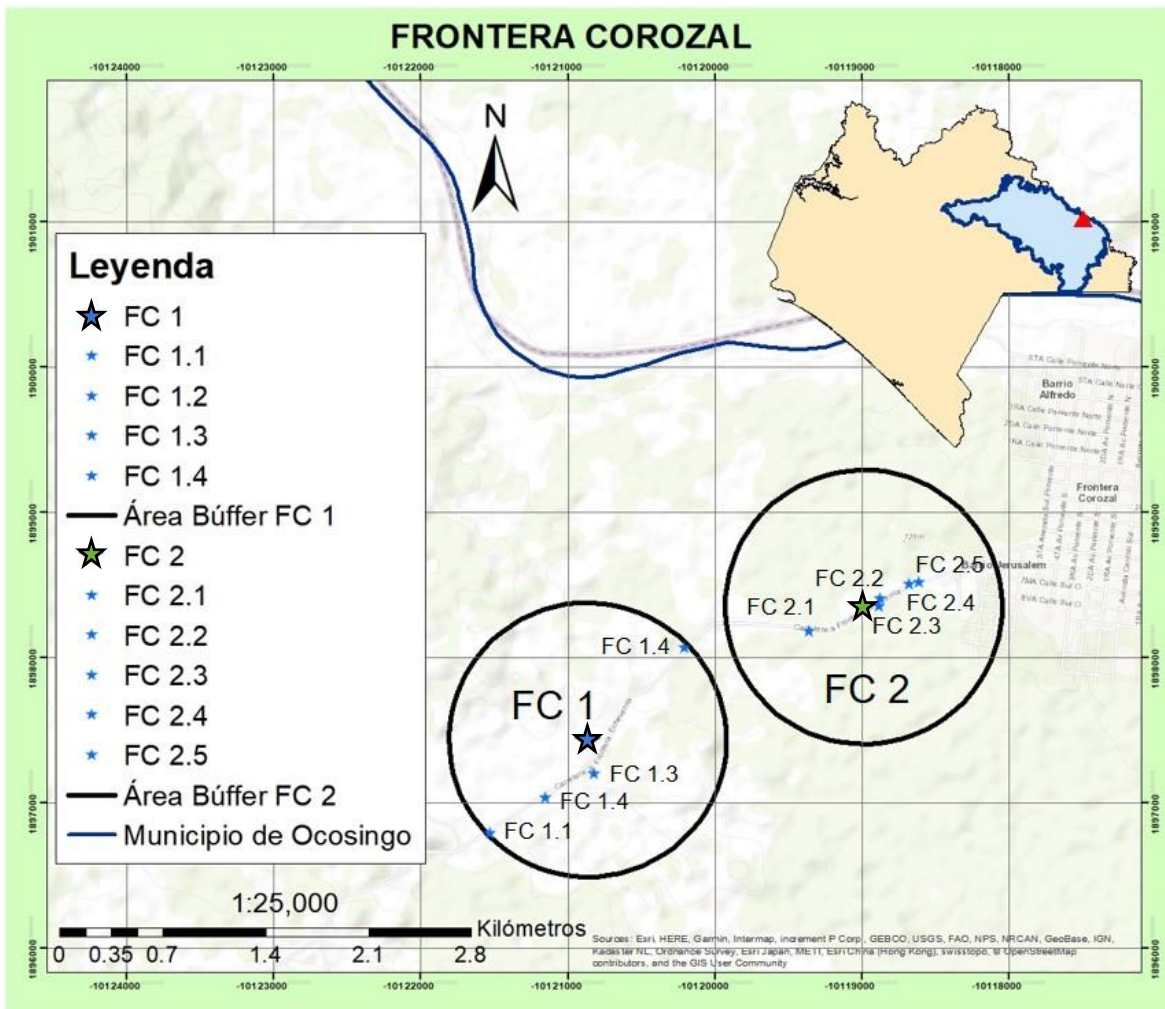


Figura 5. Sitios de reproducción FC 1 y FC 2 muestreados en la comunidad de Frontera Corozal en el Municipio de Ocosingo, Chiapas, México. Por cada uno de los dos sitios se visitaron cuatro (FC 1.1, FC 1.2, FC 1.3 Y FC 1.4) y cinco (FC 2.1, FC 2.2, FC 2.3, FC 2.4 y FC 2.5) charcas respectivamente. Las áreas buffer presentan un radio de 900 m. Los sitios de reproducción están a una distancia mínima de 1 km entre cada uno.

Las colectas se realizaron en los sitios de reproducción ubicando los individuos que estaban vocalizando sobre la vegetación dentro, en el exterior o acercándose a las charcas entre las 8:00 pm y 12:30 am. Estos sitios son preferidos por *D. microcephalus* para su reproducción por las características de antropización

que presentan (Duellman, 2001; Kaiser *et al.*, 2011). Todos los animales colectados se liberaron en charcas diferentes a las de colecta, con características similares a estas y a una distancia mayor a 1.5 km. Evitando así la pseudoreplicación de la información obtenida y la muerte innecesaria de los individuos de *D. microcephalus*. No se sacrificó ningún espécimen durante esta investigación.

4.4 Morfometría

La disponibilidad de comida afecta el tamaño del cuerpo de los individuos a la hora de la reproducción (Blueweiss *et al.*, 1978) y este parámetro está relacionado con algunos factores ambientales (Berven y Chadra, 1988). Para comprobar el efecto de la calidad del hábitat sobre los individuos se midieron un total de 10 variables morfométricas (Figura 6) teniendo en cuenta las propuestas por Napoli (2005), utilizando un Vernier Digital Steren© HER-411 (error de $\pm 0,01$ mm). Mediante un examen preliminar, a la mayoría de los animales colectados se les asignó sexo *a priori* al momento de su captura. Este se confirmó después por la presencia de caracteres morfológicos propios de cada sexo como la talla, la presencia de saco vocal en machos y huevos en la cavidad abdominal en hembras. No se incluyeron individuos juveniles en este estudio. Se midieron la Humedad Relativa (HR) y la Temperatura Ambiente (TA) de los microhábitats de los individuos con un termohigrómetro UNIT-T® UT333 (error de $\pm 5\%$ HR y $\pm 1^\circ\text{C}$ TA). Los individuos se pesaron luego con una báscula digital Acculab PP 401 (error de $\pm 0,1$ g). Todas las variables morfométricas (Tabla 1) fueron tomadas por una sola persona en el lado derecho de cada espécimen, a excepción de las variables medidas sobre el dorso del animal. Todos los animales fueron manipulados usando guantes estériles diferentes por cada individuo para evitar la propagación de enfermedades entre estos. Los datos se anotaron en planillas de campo y fueron posteriormente digitalizados.

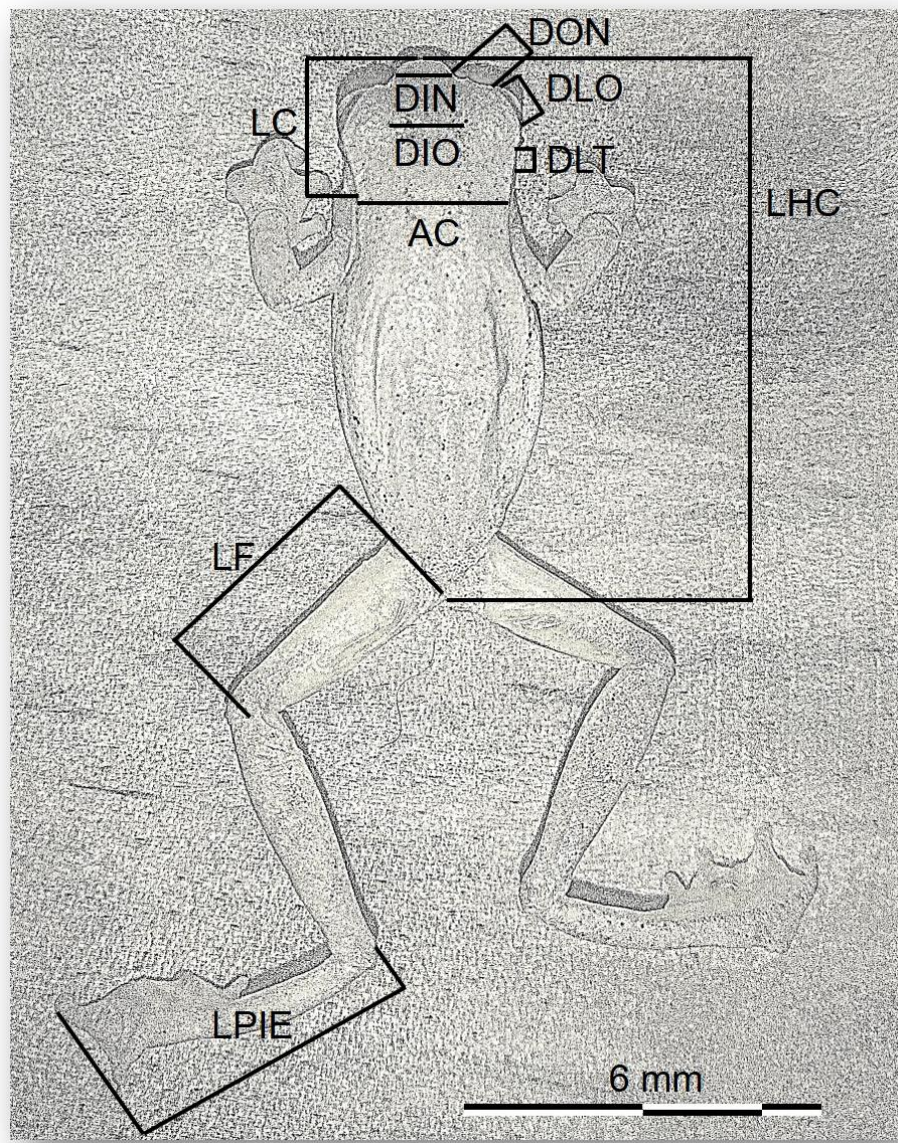


Figura 6. Las variables morfométricas (10) medidas en individuos adultos de *Dendropsophus microcephalus* (N = 371) en las tres localidades de la Selva Lacandona, Chiapas México. Abreviaturas de las variables aparecen explicadas en la Tabla1.

Tabla 1. Variables morfométricas (10) medidas en individuos adultos de *Dendropsophus microcephalus* (N=371) en ocho sitios de reproducción, incluidos en tres localidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México durante la temporada hidrológica húmeda del año 2018.

Variable morfológica	Siglas	Descripción
Longitud hocico-cloaca	LHC	Longitud máxima desde la punta del hocico hasta el hueso Urostilo.
Ancho de la cabeza	AC	Medida dorsalmente como el ancho de un extremo a otro del ángulo que forman la unión del maxilar y la mandíbula.
Longitud de la cabeza	LC	Longitud tomada desde la punta del hocico hasta el ángulo que forman las mandíbulas.
Distancia inter-orbital	DIO	Medida dorsalmente entre los límites internos del centro de los párpados superiores.
Distancia inter-narinas	DIN	Medida dorsalmente entre las márgenes internas de las narinas.
Diámetro longitudinal de la órbita del ojo	DLO	Medido horizontalmente entre el borde anterior y posterior del ojo.
Distancia ojo-narinas	DON	Distancia entre el margen posterior de la narina y el margen anterior del ojo.
Diámetro longitudinal de la membrana timpánica	DLT	Medido horizontalmente entre el borde anterior y posterior de la membrana timpánica.
Longitud del fémur	LF	Medida del centro de la abertura cloacal hasta la articulación tibio-femoral, con el miembro flexionado (longitud del muslo).
Longitud del pie	LPIE	Medida con el miembro flexionado entre la articulación tibiotarsal y la punta del 4 dedo del pie.

4.5 Análisis a nivel del paisaje

Se definió como el “paisaje” que rodea las charcas como el área dentro de un círculo de 900 m de radio, con centro en la charca. Este círculo es relevante desde el punto de vista biológico porque la mayoría de los estimados de migración de anuros varían

desde 250 m hasta 900 m (Sinsch, 1990; Waldick *et al.* 1999). Siendo *D. microcephalus* una especie de pequeño tamaño, es poco probable que puedan migrar a distancias mayores a 1 km en la misma temporada reproductiva. Se usaron dos imágenes Landsat 8 OLI (Operational Land Imager) TIRS (Thermal Infrared Sensor) descargadas del sitio <https://earthexplorer.usgs.gov>, pertenecientes al Servicio Geológico de los Estados Unidos de Norteamérica (USGS). Las imágenes correspondieron a los meses de abril y mayo de los años 2015 y 2018, durante la temporada hidrológica seca (path 21, row 48 y path 20, row 49), con una resolución de 30 metros. Se analizaron las imágenes durante un período de tres años para determinar si las PSO encontradas en los sitios de reproducción están influenciadas por las características pasadas o recientes de estos. Estas imágenes fueron seleccionadas de manera que contuvieran menos del 10% de contenido de nubes en la imagen espectral. Se calculó el NDVI usando las bandas 4 (Rojo) y 5 (IR cercano), mediante la ecuación correspondiente (Eq. 2).

$$NDVI = \frac{(IR\ cercano - Rojo)}{(IR\ cercano + Rojo)} \quad (2)$$

4.6 Análisis a nivel local

Basado en Nessimian *et al.* (2008), se construyó el Índice de Calidad Visual del Hábitat (ICVH). Se establecieron 26 características presentes en los sitios de reproducción que describen las condiciones ambientales de cada uno de estos lugares y constituyen una evaluación visual del estado de conservación de éstos. Cada una de las seis categorías (*C*) se compone de 3 a 6 elementos (*En*) (Eq. 3), ordenados en relación a los aspectos del estado de conservación o degradación del hábitat (Tabla 2, Anexo 1). A cada uno le fue asignada una puntuación: los elementos de conservación óptimos presentan el puntaje más alto, mientras que los que denotan baja calidad presentan los puntajes más bajos. Se aseguró que cada elemento de las categorías presenta el mismo puntaje, siendo estandarizados en relación al número máximo de elementos (*Em*) (Eq. 3).

$$C = \frac{En}{Em} \quad (3)$$

Tabla 2. El índice de calidad visual del hábitat con sus categorías, elementos y puntaje. En el **Anexo 1** se muestra la descripción detallada de los elementos para cada categoría.

Categoría	Nombre	Elementos	Puntuación
C1	Formación Vegetal del Sitio de Reproducción (SR)	A	6
		B	5
		C	4
		D	3
		E	2
		F	1
C2	Características de la Vegetación Circundante al SR	A	3
		B	2
		C	1
C3	Características del SR	A	4
		B	3
		C	2
C4	Contaminación del SR	D	1
		A	5
		B	4
		C	3
		D	2
C5	Antropización y agroquímicos en el SR	E	1
		A	4
		B	3
		C	2
C6	Biota acompañante en el SR	D	1
		A	4
		B	3
		C	2
		D	1

El índice final (*ICVH*) (Eq. 4) es el valor medio de las categorías (C_i) dividido entre el número (n) de estas, y presenta valores entre 0 y 1, estando directamente relacionado con la integridad de las condiciones del hábitat (Nessimian *et al.*, 2008).

$$ICVH = \frac{\sum_{i=1}^n C_i}{n} \quad (4)$$

4.7 Análisis estadístico

4.7.1 Análisis de datos morfométricos

Para el procesamiento estadístico de los datos sobre la morfología de los individuos se empleó el programa Statistic 8.0 (StatSoft, Inc. 2007). Se determinaron estadísticos descriptivos de tendencia central y de dispersión (media: \bar{X} , desviación estándar: De) y los valores mínimos y máximos de las variables morfométricas. Con estos datos se calculó el coeficiente de variación ($CV = De / \bar{X} * 100$) de cada variable medida por individuo. Se compararon las tallas de los individuos con el ICVH mediante una correlación para corroborar su relación con este índice. Se probó normalidad y homogeneidad de varianza de los datos con la prueba estadística de Shapiro-Wilks. Los valores correspondientes a la LHC no mostraron normalidad por lo que para su análisis estadístico se utilizó un ANOVA de una vía.

4.7.2 Análisis de las imágenes Landsat 8

Se determinaron cinco clases para la vegetación y el suelo en los ocho sitios muestreados usando el software ArcGis 10.1, contenidas en un área buffer de 900 m de radio. Se utilizó el algoritmo Natural Breaks del ArcGis 10.1 para el establecimiento de estas. Los valores de NDVI asociados a las clases y son: 1.- Cuerpos de agua/ Nubosidad (-1-0.7), 2.- Suelo desnudo/Rocas (0.7-0.24), 3.- Cultivos/Herbazales (0.24-0.44), 4.- Vegetación Secundaria (0.44-0.53) y 5- Vegetación Primaria (>0.53). Las clases definidas en esta investigación incluyen las establecidas por el INEGI en el Mapa de Vegetación y Uso de Suelo (Serie VI, INEGI, 2014) y estas son: Agua (Cuerpos de agua/ Nubosidad), Urbano Construido (Suelo desnudo/Rocas), Pastizal Cultivado, Agricultura Temporal Anual y Agricultura Temporal Anual y Permanente (Cultivos/Herbazales), Vegetación Secundaria Arbórea de Selva Alta Perennifolia y Vegetación Secundaria Arbustiva de Bosque Mesófilo de Montaña (Vegetación Secundaria), Selva Mediana Subperennifolia y Selva Alta Perennifolia (Vegetación Primaria) (INEGI, 2014).

Según la definición de paisaje utilizada en este estudio, las imágenes correspondientes a los ocho sitios muestreados y a los años 2015 y 2018 se recortaron con áreas buffer de 900 m de radio. A cada una de las 16 imágenes clasificadas se les midieron 21 métricas e índices de paisaje utilizando la aplicación Patch Analyst 5 del propio ArcGis 10.1 (Tabla 3).

Tabla 3. Métricas e índices calculados a nivel de paisaje (26) obtenidas partir de las imágenes correspondientes a los sitios de reproducción, durante los años 2015 y 2018 usando Patch Analyst 5 del ArcGis 10.1.

Característica	Índice/ Métrica	Siglas
Métricas de Área	Área Total	AT
	Área de Clase	Carea
Métricas de Diversidad	Índice de Diversidad de Shannon	SDI
	Índice de Uniformidad de Shannon	SEI
Métricas de la Forma del Parche	Índice de Forma Media Ponderada de Área	AWMSI
	Índice de Forma Media	MSI
	Proporción del Área Perimetral Media (m/ha)	MPAR
	Dimensión Fractal Media del Parche	MPFD
	Dimensión Fractal del Área Ponderada del Parche	AWMPFD
Métricas de Borde	Borde Total (m)	TE
	Densidad de Borde (m/ha)	ED
	Borde Medio del Parche (m/parche)	MPE
Métricas de Tamaño	Tamaño Medio del Parche (ha)	MeanPS
	Número de Parches	NP
	Mediana del Tamaño del Parche (ha)	MedianPS
	Dimensión Fractal Media del Parche	PSCV
	Dimensión Fractal del Área Ponderada del Parche	PSSD
Métricas del Área Núcleo	Coficiente de Variación del Área Núcleo	CACV
	Área Núcleo Media (ha)	MCA
	Desviación Estándar del Área Núcleo (ha)	CASD
	Área Núcleo Total (ha)	TCA
	Índice del Área Núcleo Total	TCAI
	Índice de Área Núcleo	CAI
Métricas de Dispersión	Índice de Yuxtaposición de Interpersión	IJI
	Índice de Proximidad Media	MPI
	Distancia media del Vecino más cercano	MNND

Se analizó la normalidad de los datos y la homogeneidad de varianza mediante la prueba de Shapiro-Wilks. Los valores de las variables obtenidos de estos análisis fueron comparados entre sí por cada una de los ocho sitios de reproducción y entre los años 2015 y 2018 usando un ANOVA de una vía.

4.7.3 Análisis de la proporción sexual operativa (PSO) e índices calculados

La PSO se determinó a través de un cociente siendo $\#_{\text{♀}} / \#_{\text{♂}} + \#_{\text{♀}}$ contando a todos los individuos adultos listos para la reproducción que se recolectaron (Eq. 5) y está calculada con respecto a las hembras.

$$PSO = \frac{\#h}{\#m + \#h} \quad (5)$$

Se analizó la normalidad de las PSO en los ocho sitios de muestreo mediante la prueba de normalidad Shapiro-Wilks. Se comparó la PSO de cada uno de los ocho sitios de reproducción muestreados con el ICVH calculado para estos mediante una regresión lineal simple. Se analizó la correlación entre estas variables e índices medidos al nivel de paisaje y la PSO mediante un análisis de correlación de Spearman, utilizando el programa Statistic 8.0 (StatSoft, Inc. 2007). Todos los gráficos fueron construidos utilizando Statistic 8.0 y R.

V. RESULTADOS

5.1 Las proporciones sexuales operativas en los sitios de reproducción

Se midieron 371 individuos de *D. microcephalus* en los ocho sitios de reproducción, 298 machos y 73 hembras. En la Tabla 4 se muestra el número de individuos de ambos sexos recolectados por sitio de reproducción en los dos eventos de muestreo comprendidos en este estudio. De acuerdo al número de muestra esperado (384) consideramos que el número de muestra de esta investigación (371) es representativo. Las PSO mostraron un comportamiento normal entre los ocho sitios de muestreo ($W= 0.847$, $p= 0.089$, $N= 8$).

Tabla 4. Individuos machos y hembras de *Dendropsophus microcephalus* ($n=371$) recolectados y las proporciones sexuales operativas en los ocho sitios de reproducción de la especie estudiados en la Selva Lacandona, Chiapas, México durante el año 2018.

Sitio de Reproducción	Sexo		PSO	
	Machos (n)	Hembras (n)		
Frontera Corozal 1	FC 1	26	1	0.037
Frontera Corozal 2	FC 2	64	3	0.044
Lacanjá Chansayab 1	LC 1	30	8	0.21
Lacanjá Chansayab 2	LC 2	27	9	0.25
Lacanjá Chansayab 3	LC 3	36	36	0.5
Nueva Palestina 1	NP 1	30	1	0.033
Nueva Palestina 2	NP 2	50	7	0.105
Nueva Palestina 3	NP 3	35	8	0.186
T O T A L		298	73	-

Los sitios con menor número de machos son FC 1 y LC 2 con 26 y 27 respectivamente, mientras que FC 2 y NP 2 presentaron la mayor cantidad de machos con 64 y 50 respectivamente. En el resto de los sitios (LC 1, LC 3, NP 1 y NP3) el número de machos varió entre 30-36. Solo se encontró una hembra en los sitios FC 1 y NP 1, mientras que en FC 2 solo se recolectaron 3 hembras. El número máximo de hembras fue 36 en Lacanjá Chansayab 3. En el resto de los sitios de reproducción ese número varió entre 7-9. Las proporciones sexuales operativas (PSO) encontradas en los sitios de reproducción se muestran en la Tabla 4. En NP 1, FC 1 y FC 2 se encontraron las PSO más bajas de todas (0.033, 0.037 y 0.044

respectivamente). NP 2 y NP 3 presentaron valores de PSO mayores a 0.1 (0.105 y 0.186 respectivamente). En los tres sitios de reproducción de Lacanjá Chansayab se encontraron los valores de PSO más elevados de todos: 0.21 y 0.25 para los sitios LC 1 y LC 2, mientras que en Lacanjá Chansayab 3 se encontró una PSO de 0.5, en el equilibrio de 1 macho: 1 hembra.

5.2 Análisis de la variabilidad morfométrica intraespecífica

La variabilidad morfométrica observada en una muestra de 371 ejemplares adultos recolectados en este estudio, y, a partir del análisis de 10 variables medidas en la cabeza, el cuerpo y la membrana timpánica y el Peso y la Altura a la que se encontraron los individuos se muestra en las Tablas 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12 y 13. Se colectaron ejemplares machos desde los 19.2mm hasta los 29.1mm de Longitud Hocico-Cloaca (LHC) en LC 3 y LC 2 respectivamente, mientras que en las hembras la talla varió desde los 21.7 mm (NP 3) hasta los 30.6 mm (LC 1 y LC 3). De la totalidad de las variables analizadas, la Altura fue la variable que mayor coeficiente de variación mostró para ambos sexos (mínimo de 56.96% para los machos y 35.38% para las hembras). Las de mayor CV (> 10%) para los machos por sitio de reproducción son: DIN (FC 1, FC 2, LC 1, LC 2, LC 3, NP 1, NP 2 y NP 3), DLT (FC 1, FC 2, LC 1, LC 2, LC 3, NP 1, y NP 3), DON (FC 1, FC 2, LC 2, NP 1, NP 2 y NP 3), DIO (FC 2, LC 1, LC 3, NP 1, NP 2 y NP 3), DLO (LC 1, LC 2, LC 3, NP 1, NP 2 y NP 3), AC (FC 1, LC 1 y NP 3), LC (NP 3, NP 2 y LC 1), LF (NP 1 y NP 3) y LHC (NP 2). El Peso de los machos de igual manera presentó CV en siete de los ocho sitios de reproducción (todos menos LC 1). Para las hembras las variables con mayor CV se listan en el orden descendente: DIN (FC 2, LC 2, LC 3, NP 2 y NP 3), DIO (FC 2, LC 3, NP 2 y NP 3), DON (FC 2, LC 3, NP 2 y NP 3), DLO (NP 2, LC 3 y LC 2), DLT (LC 3, NP 3 y NP 2), LPIE (NP 3 y LC 1), LF (NP 3 y LC 1), LC (NP 3), AC (NP 3) y LHC (LC 1). El Peso de las hembras varió considerablemente en cinco de los seis sitios de reproducción posibles (FC 2, LC 2, LC 3, NP 2 y NP 3), en siete de los ocho sitios de reproducción (Todos menos LC 1). La Distancia Interorbital fue la de mayor CV para los machos (52.47%) mientras que en las hembras fue el Diámetro Longitudinal de la Membrana Timpánica (27.96% en NP 3) después de la

LHC (29.6% en LC 1). Al analizar la distribución de los valores de la LHC (media e intervalos de confianza) para machos y hembras entre los sitios de reproducción se encontraron diferencias altamente significativas ($F(7, 290)$; $p=0.001$) y muy significativas ($F(7, 68)$; $p=0.009$) respectivamente (Figura 7). En los sitios NP 1 y FC 1 solo se encontró una hembra en los dos eventos de muestreo. La talla de los machos varió considerablemente en los sitios LC 2 y LC 3, mientras que en los sitios FC 1 y NP 3 sucedió lo contrario. Para las hembras la talla varió en mayor medida en los sitios LC 3 y NP 3, mientras que en los sitios LC 1 y NP 2 la variación fue mínima, encontrándose tamaños más homogéneos para las hembras (Figura 7). La comunidad de Lacanjá Chansayab presentó los machos y hembras más pesados y largos (1.9 g y 28mm LHC y 2.2 g y 30.6 mm LHC para un macho y una hembra respectivamente).

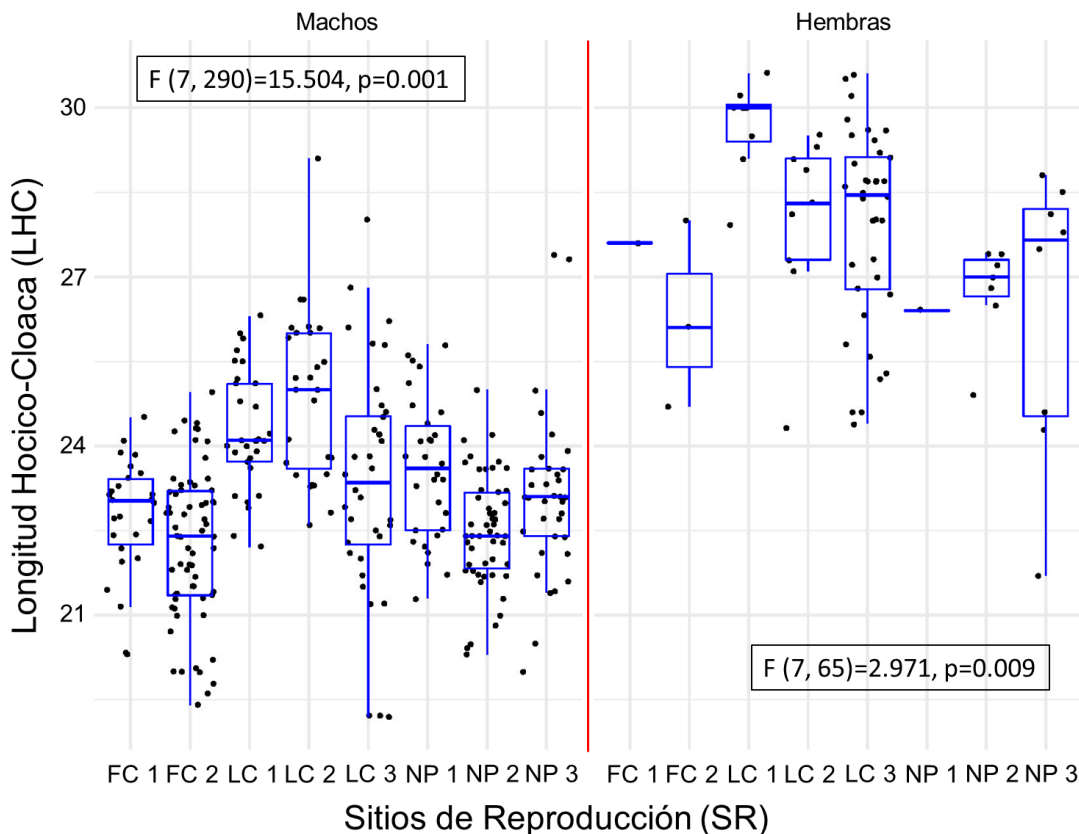


Figura 7. Medias e intervalos de confianza de la Longitud Hocico-Cloaca (LHC) entre los ocho sitios de reproducción para machos ($n = 298$) y hembras ($n = 73$) de *Dendropsophus microcephalus* en la Selva Lacandona, Chiapas, México, durante la temporada hidrológica húmeda del año 2018.

5.3 Análisis de la PSO y su relación con el paisaje

5.3.1 Índices y métricas del paisaje en los sitios de reproducción

En el **Anexo 2** se muestran una serie de ocho tablas con los datos de las 16 variables y los 10 índices calculados para el nivel de Paisaje y las clases incluidas en los ocho sitios de reproducción, entre los años 2015 y 2018. Una serie de ocho figuras que presentan los cambios en el suelo y la vegetación en cada uno de los sitios de reproducción entre los años 2015 y 2018, partiendo de las clases obtenidas para el suelo y la vegetación basándose en las Imágenes LandSat 8.

El análisis por cada grupo de las métricas e índices calculados para los sitios de reproducción arrojó que el Área Total es de 283.3 hectáreas (ha) para cada uno de los ocho sitios. En FC 1 se observa una disminución de la clase 5 y un aumento de los cultivos y herbazales (clase 3) y de la Vegetación Secundaria (clase 4) (Anexo 2, Figura 1). Se encontró una pérdida del área de la clase 5 (C5) hacia el 2018 y una ganancia del área de la clase 4 (C4) y clase 3 (C3) (Anexo 2, Tabla 1). Tanto el SDI como el SEI no variaron de manera apreciable entre 2015 y 2018. En cuanto a las Métricas de Forma el MPAR registró cambios en la clase 2 (C2). TE aumentó para C3 y C4 de manera sustancial, y decreció para C5, ED siguió este mismo comportamiento. El tamaño medio del parche (MeanPS) aumentó considerablemente para la C4 y disminuyó para la C5, el NP aumentó para la C3 y C4 y decreció para C5. El Área Núcleo Total (TCA) aumentó su tamaño para la C5 y la C4, y se comportó de manera negativa para la C5. El MPI aumentó para todas las clases y decreció para la C5. La Distancia al Vecino más cercano aumentó para la C2 y decreció para el resto. En FC 2 el Carea disminuyó para C2, C4 y C5 y aumentó para la C3 (Anexo 2, Tabla 2). El SDI disminuyó hacia el año 2018. TE creció para todas las clases, y decreció para C5, ED siguió este mismo comportamiento. El tamaño medio del parche (MeanPS) aumentó considerablemente para la C3 y disminuyó para las C4 y C5, el NP decreció para las C3 y C5 y creció para la C4. El Área Núcleo Total (TCA) aumentó su tamaño de manera sustancial para la C3 y decreció en la C4 y C5. El MPI aumentó en la C3 y

la C4 entre el 2015 y 2018 y decreció para las clases C2 y C5. La distancia al vecino más cercano (MNND) aumentó para la C2 de manera sustancial, mientras que para el resto de las clases este cambio fue menos brusco.

En los tres sitios de reproducción de Lacanjá Chansayab se encuentran variaciones menores en los valores de los índices y métricas para las clases presentes. En la localidad de Lacanjá Chansayab 1 solo ocurren tres clases de vegetación, mientras que en el resto de los sitios de reproducción si se encuentran las cuatro clases de suelo y vegetación (Anexo 2, Figura 3). El área de las clases disminuyó para la C5 en 26 ha, y aumentó en 10 ha aproximadamente para las clases C3 y C4. Tanto el SDI como el SEI no variaron de manera apreciable en el período de tiempo analizado. Las Métricas de Forma no mostraron cambios apreciables, aunque el MPAR registró cambios crecientes en C4 y C5 y decreció en C2. TE aumentó para C2 en 10k m, para C3 en 14k m y C4 en 4k m. ED también creció de manera importante para las tres clases. El tamaño medio del parche (MeanPS) decreció de manera apreciable para la C5, el NP aumentó para la C3 3^{1/2} veces aproximadamente. El Área Núcleo Total (TCA) aumentó su tamaño para la C3 y la C4, y decreció para la C5. El MPI creció para todas las clases, en la C5 en el doble de su valor inicial. La Distancia al Vecino más cercano aumentó para la C2 y decreció para el resto. En LC 2, el área de las clases creció solo para la C5, y decreció en el resto (Anexo 2, Tabla 4). El SDI aumentó en 1/3 su valor mientras que el SEI se incrementó en 1/5 parte de su valor entre los cuatro años del análisis.

El índice AWMSI solo decreció para la clase 4. El MPAR registró cambios crecientes e importantes en la clase C2. TE disminuyó en las clases C2, C3 y C4, y aumentó para C5. ED disminuyó para C3 y C4 y creció para C2 y C5. El tamaño medio del parche (MeanPS) decreció para todas las clases excepto para la C5, el NP aumentó para la clase C4 y decreció para el resto. El Área Núcleo Total (TCA) aumentó su tamaño para la C5 y la C4, y decreció para la C3, la C2 no presentó valores de esta métrica para el año 2018. El MPI disminuyó para la C2, C3 y C4 y creció tres veces más para la C5 en el año 2018 aumentó para todas las clases, en la C5 en el doble de su valor inicial. La Distancia al Vecino más cercano decreció

sustancialmente en la C2 en el año 2018. En Lacanjá Chansayab 3 no hubo cambios apreciables para el área de las clases entre los dos años analizados (Anexo 2, Tabla 3, Figura 3). El MPAR aumentó solo para la C2, y disminuyó para el resto. El Borde Tota (TE) aumentó en casi 4 veces para la C5 hacia el año 2018. ED se acrecentó significativamente para la clase C5. La variación en el Área Núcleo Total no fue significativa para las clases. El MNND disminuyó para la clase de suelo desnudo o rocas. LC3 es el área de estudio donde menos variaron las métricas e índices medidos a nivel de paisaje, proporcionalmente hablando.

En las tres localidades de Nueva Palestina se presentaron las cuatro clases correspondientes al suelo y la vegetación (Anexo 2, Figura 6, Figura 7) en NP 3 hacia el año 2018 se presentó la clase 1 (C1) correspondiente a cuerpos de agua (Anexo 2, Figura 8). El área de las clases para NP 1 disminuyó para las clases C2, C3 y C5, y aumentó para C4. Ni el SDI ni el SEI variaron de manera significativa en cuatro años. El AWMSI disminuyó considerablemente para la clase C4 y C5, aunque el MPAR registró cambios crecientes en las clases C2, C3 y C5 y decreció en la C4. TE decreció para las cuatro clases. ED también decreció de manera importante para las cuatro clases, en especial C3 y C5. El tamaño medio del parche (MeanPS) decreció de manera apreciable para la C3 y la C5, el NP disminuyó de manera importante para las clases C2 y C5. El Área Núcleo Total (TCA) no varió de manera importante para las cuatro clases. El MPI aumentó para todas las clases, en la C5 en el doble de su valor inicial. La Distancia al Vecino más cercano aumentó para la C2 y decreció para el resto. En Nueva Palestina 2 el escenario que se presentó entre los cuatro años fue similar. El área de las clases subió sólo para la C4. El SDI y el SEI no variaron de manera significativa en cuatro años. El MPAR registró cambios crecientes en las clases C2, C4 y C5 y decreció en la C3. TE y DE decrecieron para las cuatro clases. MeanPS no cambió significativamente para las cuatro clases, el NP disminuyó para C2 y C5. El Área Núcleo Total (TCA) varió en la C3 de manera creciente. El MPI disminuyó para la clase C2. La Distancia al Vecino más cercano aumentó para todas las clases excepto C2. En el sitio de reproducción Nueva Palestina 3 la C1 presentó un área de 5.37 ha, C5 disminuyó su área y la C4 la aumentó (Anexo 2, Tabla 8, Figura 8). El SDI exhibió un aumento

en su valor. El MPAR decreció para las clases C2, C3 y C5, aumentando significativamente para la C1 y en menor medida en la C4. TE aumento para C2 y C4, reduciéndose para C3 y C5. ED creció para todas las categorías. El Np creció para todas las clases excepto para C2. La TCA se incrementó para las clases C2 y C4, y decreció para C3 y C5. El MPI se duplicó en la C3, creció en menor medida para la C2 y la C4, y disminuyó en la C5.

5.3.2 Índices, métricas y PSO a nivel de paisaje

La PSO no encontró correlaciones fuertes con la mayoría de las métricas e índices medidos a nivel de Paisaje entre los años 2015 y 2018, al compararse estas como una sola clase, la variable que más se correlaciona con la PSO para el año 2015 es MNND ($r= 0.613$, $p= 0.058$) (Anexo 3, Figura 1), mientras que en el año 2018 un mayor número de métricas e índices se correlacionaron de manera no significativa con la PSO: IJI ($r= 0.634$, $p= 0.057$), MNND ($r= 0.634$, $p= 0.054$) y TE ($r= 0.658$, $p= 0.061$) (Anexo 3, Figura 2). Al analizar la relación de la PSO por cada una de las clases de suelo y vegetación para los ocho sitios de reproducción para el año 2015 se encontró que, para la C2, MPAR y MPFD son las únicas dos métricas que se correlacionan de manera importante con la PSO ($r= 0.781$, $p= 0.038$ y $r= 0.775$ $p= 0.041$; respectivamente) (Figura 8). Para las métricas e índices con comportamiento no paramétrico se encontraron correlacionadas con la PSO de manera negativa: Carea ($r= -0.7207$ $p= 0.067$), MPE ($r= -0.701$, $p= 0.068$), MPS ($r= -0.865$, $p= 0.012$), PSSD ($r= -0.8108$, $p= 0.027$) MCA ($r= -0.865$, $p= 0.012$). CASD ($r= -0.873$, $p= 0.011$), TCA ($r= -0.721$, $p= 0.007$) y TCAI ($r= -0.865$, $p= 0.012$) (Anexo 3, Figura 3). Para la C3 y la C4 ninguna métrica o índice se correlacionó con la PSO (Anexo 3, Figura 5) (Anexo 3, Figura 7). Para la clase 5 correspondiente a la Vegetación Primaria, solo el MPI y CASD encontraron una relación positiva pero no significativa con la PSO ($r= 0.586$, $p= 0.075$ y $r= 0.598$ $p= 0.071$ respectivamente) (Anexo 3, Figura 9), mientras que las métricas e índices con comportamiento no paramétrico se encontró que Carea, TCA y NP se correlacionaron de manera positiva y negativa con la PSO ($r= 0.7186$, $p= 0.0446$; $r= 0.7186$ $p= 0.0446$ y $r= -0.7186$, $p= 0.0446$ respectivamente).

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

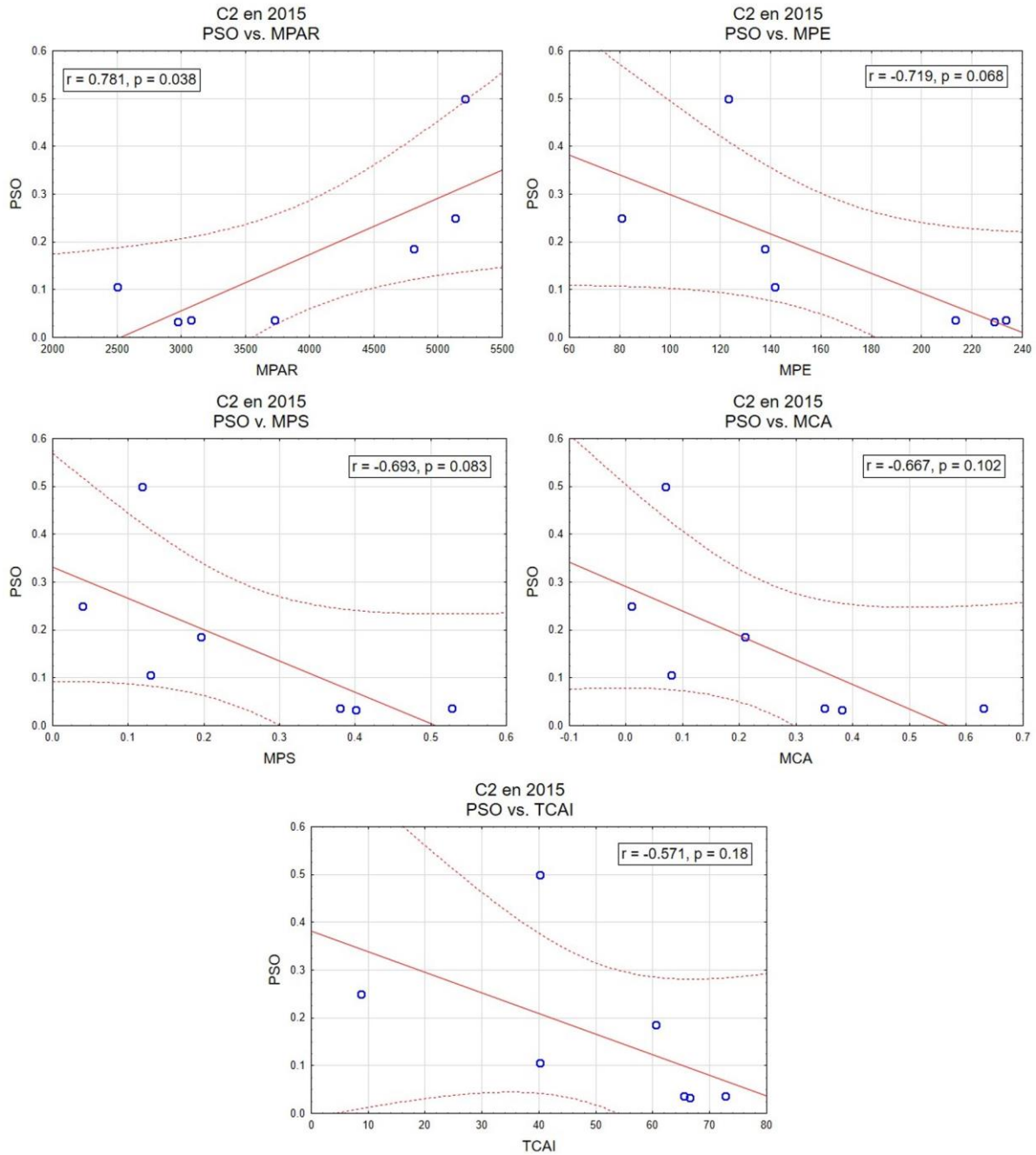


Figura 8. La relación entre la proporción sexual operativa (PSO) de *D. microcephalus* y varias métricas e índices del paisaje para la Clase 2 (C2) en el año 2015. Se presentan solo las correlaciones de la PSO con las variables que presentaron normalidad. MPAR: Proporción del Área Perimetral Media (m/ha), MPE: Borde Medio del Parche (m/parche), MPS: Tamaño Medio del Parche (ha), MCA: Área Núcleo Media (ha), TCAI: Índice del Área Núcleo Total.

Al repetir este análisis para el año 2018 se encontró que, para la C2, MPAR se correlacionó con la PSO de manera importante ($r= 0.60$, $p= 0.07$) (Figura 9). Para la C3 ninguna métrica o índice mostró relación con la PSO (Anexo 3, Figura 6), mientras que en la C4 sólo la densidad de borde (ED) mostró una correlación no significativa ($r= 0.572$, $p= 0.076$) (Figura 9).

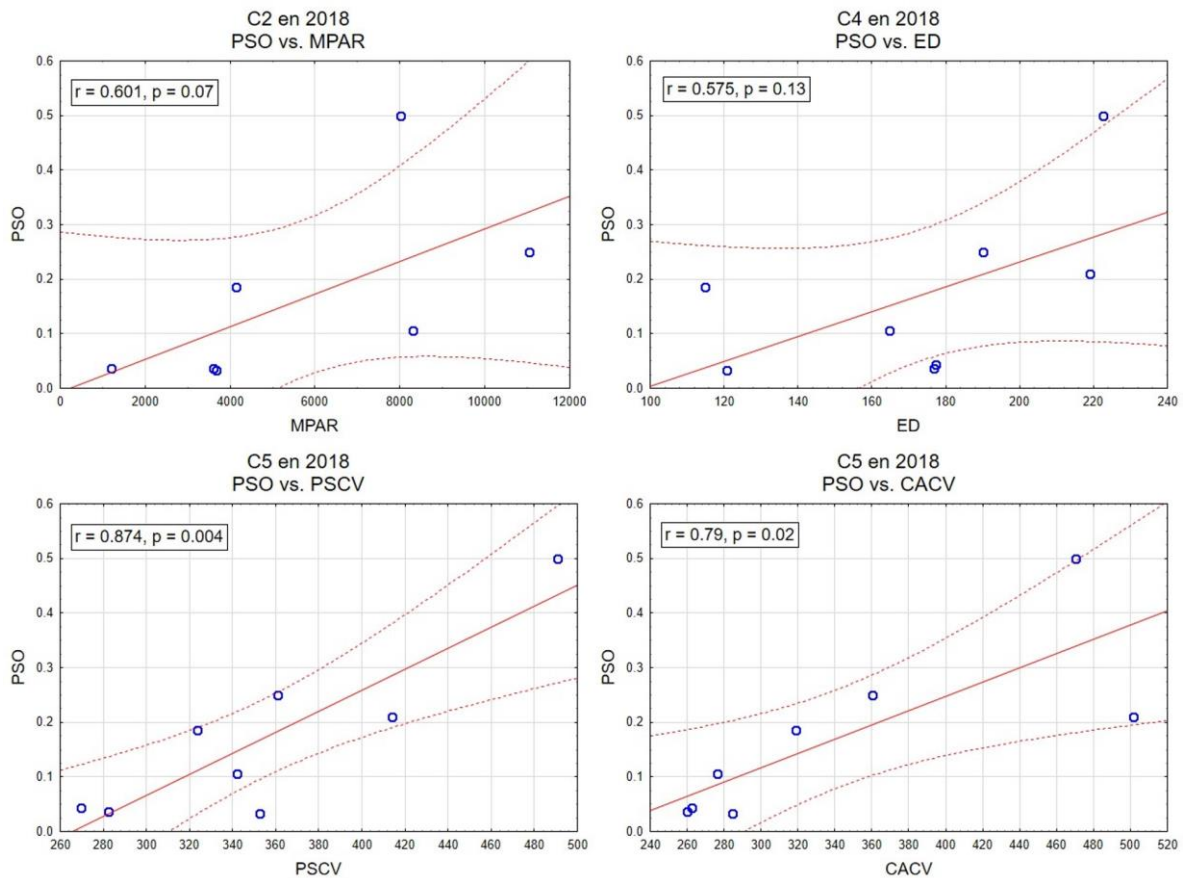


Figura 9. La relación entre la PSO y varias métricas e índices del paisaje para la Clase 2 (C2), la Clase 4 (C4) y la Clase 5 (C5) en el año 2018. Se presentan solo las correlaciones de la PSO con las variables que presentaron normalidad. MPAR: Proporción del Área Perimetral Media (m/ha), ED: Densidad de Borde (m/ha), PSCV: Dimensión Fractal Media del Parche, CACV: Coeficiente de Variación del Área Núcleo.

La situación cambió al analizar la relación de la PSO con los índices y métricas para la clase 5 correspondiente a la Vegetación Primaria: PSCV ($r= 0.877$, $p= 0.004$), CACV ($r= 0.79$, $p= 0.02$) (Figura 9); mientras que las métricas e índices con comportamiento no paramétrico mostraron una correlación fuerte con la PSO son

AWMSI ($r= 0.922$, $p= 0.003$), MSI ($r= 0.826$, $p= 0.041$), MPE ($r= 0.898$, $p= 0.05$), MeansPE ($r= 0.898$, $p= 0.043$), IJI ($r= 0.754$, $p=0.048$) y PSSD ($r= 0.898$, $p= 0,045$) (Anexo 3, Figura 10).

5.4 Análisis de la PSO a nivel local

5.4.1 Los sitios de reproducción y el índice de calidad visual del hábitat

La composición visual de los ocho sitios de reproducción es completamente diferente, por lo que los valores obtenidos para cada uno de esos sitios en el ICVH están consecuentemente relacionados con las características observadas en esos entornos. En FC 2, se encontró a un individuo macho de 24.6 mm LHC y 0.6 g de peso con evidencia de la presencia de la enfermedad causada por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) (Longcore *et al.*, 1999), el cual presentó ulceración y vasodilatación de la extremidad posterior derecha, en su parte inguinal (Figura 10). Este individuo presentó algunos síntomas propios de la enfermedad como ulceración y erosión del estrato córneo de la piel y ausencia de comportamiento de escape.

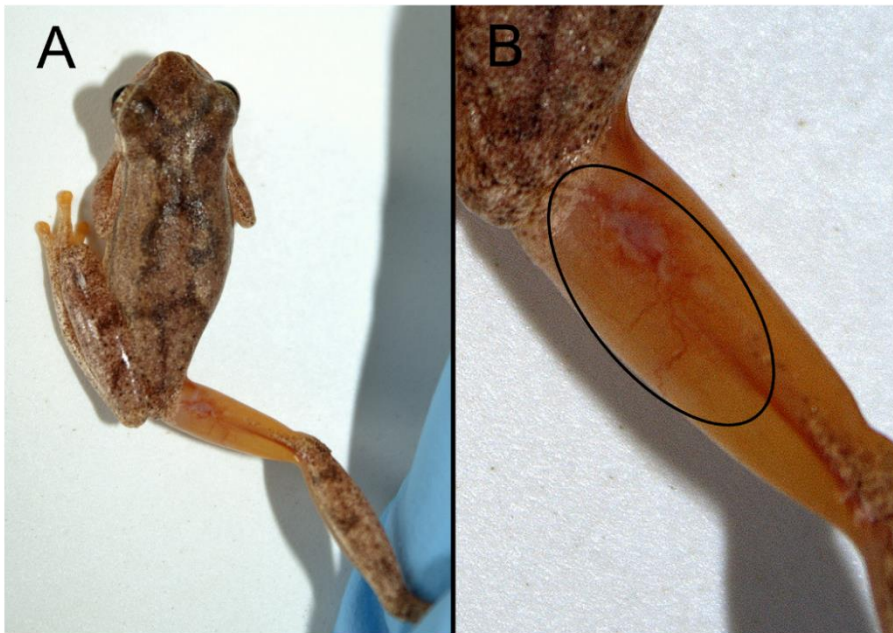


Figura 10. Macho adulto de 24.6 mm LHC y 0.6 g de *Dendropsophus microcephalus* recolectado en el sitio de reproducción FC 2 con evidencias de infección por *Batrachochytrium dendrobatidis*. A: Macho con su extremidad posterior derecha extendida. B: Ulceración y vasodilatación de la piel provocada por la infección. Fotografías: Yibril Massip.

Los valores del ICVH de cada uno de los sitios de reproducción por cada elemento dentro de las categorías se muestran en la Tabla 5. Se destaca que los sitios FC 2 y NP 1 presentaron los valores más bajos (0.38), FC 1, NP 2 y NP 3 obtuvieron valores entre 0.46-0.54, mientras que los máximos valores de calidad visual se presentaron en LC 1, LC 2 y LC 3 con 0.92, 0.84 y 0.81 respectivamente de un máximo posible de 1. La mayoría de los sitios de reproducción muestreados (5) son charcas temporales de tamaño mediano a grande, que llegan a inundarse y a aumentar su volumen considerablemente con las lluvias. El sitio LC 3 es una pequeña laguna. Solo en las localidades de Frontera Corozal 1 y 2, se presentaron pequeñas charcas individuales muy cercanas entre sí. La recolecta se realizó bajo las fases lunares de Luna creciente y Cuarto Creciente, con un porcentaje de iluminación natural que varió del 6% al 50% en ambos eventos de colecta, por lo que este hecho, unido al esfuerzo de muestreo posibilitó que a medida que avanzó el muestreo se colectaran cada vez menos animales en cada uno de las charcas visitadas.

Tanto en FC 1 como en FC 2 se observaron varios botes de plástico vacíos flotando en las charcas o tirados en sus alrededores, correspondientes al herbicida Paraquat 200®, cuyos ingredientes activos la sal dilcoruro de sodio y 1'-dimetil-4,4' del ión bipyridinio al 72.4 % de concentración podrían estar disueltos y acumulados por la acción de las lluvias en las charcas donde se reproduce *Dendropsophus microcephalus* en Frontera Corozal.

Tabla 5. Valores del índice de calidad visual del hábitat por cada elemento dentro de las seis categorías para cada uno de los sitios de reproducción FC 1, FC 2, LC 1, LC 2, LC 3, NP 1, NP 2 y NP 3 en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Categoría	Elementos	Puntaje	FC	FC	LC	LC	LC	NP	NP	NP
			1	2	1	2	3	1	2	3
C1	A	6	-	-	0.23	0.23	-	-	-	-
	B	5	-	-	-	-	0.19	-	-	-
	C	4	-	0.15	-	-	-	-	-	-
	D	3	0.11	-	-	-	-	-	-	-
	E	2	-	-	-	-	-	-	0.07	0.07
	F	1	-	-	-	-	-	0.03	-	-
C2	A	3	-	-	0.11	0.11	-	-	-	-
	B	2	0.07	0.07	-	-	-	-	-	-
	C	1	-	-	-	-	0.03	0.03	0.03	0.03
C3	A	4	-	-	0.15	-	0.15	-	-	-
	B	3	-	-	-	0.11	-	-	-	-
	C	2	-	-	-	-	-	-	0.07	0.07
	D	1	0.03	0.03	-	-	-	0.03	-	-
C4	A	5	-	-	0.19	0.19	0.19	-	0.19	0.19
	B	4	-	-	-	-	-	-	-	-
	C	3	0.11	-	-	-	-	-	-	-
	D	2	-	-	-	-	-	-	-	-
	E	1	-	0.03	-	-	-	-	-	-
C5	A	4	-	-	-	-	-	-	-	-
	B	3	-	-	0.11	0.11	0.11	-	-	-
	C	2	-	-	-	-	-	-	0.07	0.07
	D	1	0.03	0.03	-	-	-	-	-	-
C6	A	4	-	-	-	-	-	-	-	-
	B	3	-	-	0.11	0.11	0.11	-	-	-
	C	2	0.07	-	-	-	-	-	0.07	0.07
	D	1	-	0.03	-	-	-	-	-	-
Total			0.46	0.38	0.92	0.84	0.81	0.38	0.5	0.54

5.4.2 Proporción sexual operativa y el índice de calidad visual del hábitat.

La PSO encontrada en los ocho sitios de reproducción de *Dedropsophus microcephalus* en la Selva Lacandona muestra una correlación positiva con el Índice de Calidad Visual del Hábitat ($r= 0.76$, $p= 0.03$). Los sitios con menor PSO y peor puntuación del ICVH son NP 1 y FC 2 respectivamente (Tabla 6).

Tabla 6. Las proporciones sexuales operativas y los valores del índice de calidad visual del hábitat encontrados en este estudio en ocho sitios de reproducción de la especie en la Selva Lacandona, Chiapas, México, en los meses de la temporada hidrológica húmeda del año 2018.

Sitio de Reproducción		PSO	ICVH
Frontera Corozal 1	FC 1	0.037	0.46
Frontera Corozal 2	FC 2	0.044	0.38
Lacanjá Chansayab 1	LC 1	0.21	0.92
Lacanjá Chansayab 2	LC 2	0.25	0.84
Lacanjá Chansayab 3	LC 3	0.5	0.81
Nueva Palestina 1	NP 1	0.033	0.38
Nueva Palestina 2	NP 2	0.105	0.5
Nueva Palestina 3	NP 3	0.186	0.54

Los sitios FC1, NP 2 y NP 3 mostraron valores ascendentes de PSO y del ICVH. LC 3 muestra un valor de PSO de 0.5 y ICVH de 0.81 y se encuentra fuera del intervalo de confianza de la regresión, el resto de los sitios en Lacanjá Chansayab presenta PSO mayores que los cuatro restantes sitios y los mayores valores de ICVH (0.84 y 0.92) (Tabla 15) (Figura 11). La correlación entre la PSO y el ICVH aumenta si se excluyen del análisis los dos sitios más conservados LC 1 y LC 2 ($r= 0.98$, $p= 0.001$; Figura 12) y es inversa si solo se toman en cuenta a los tres sitios dentro de Lacanjá Chansayab ($r= -0.83$, $p= 0.375$; Figura 13).

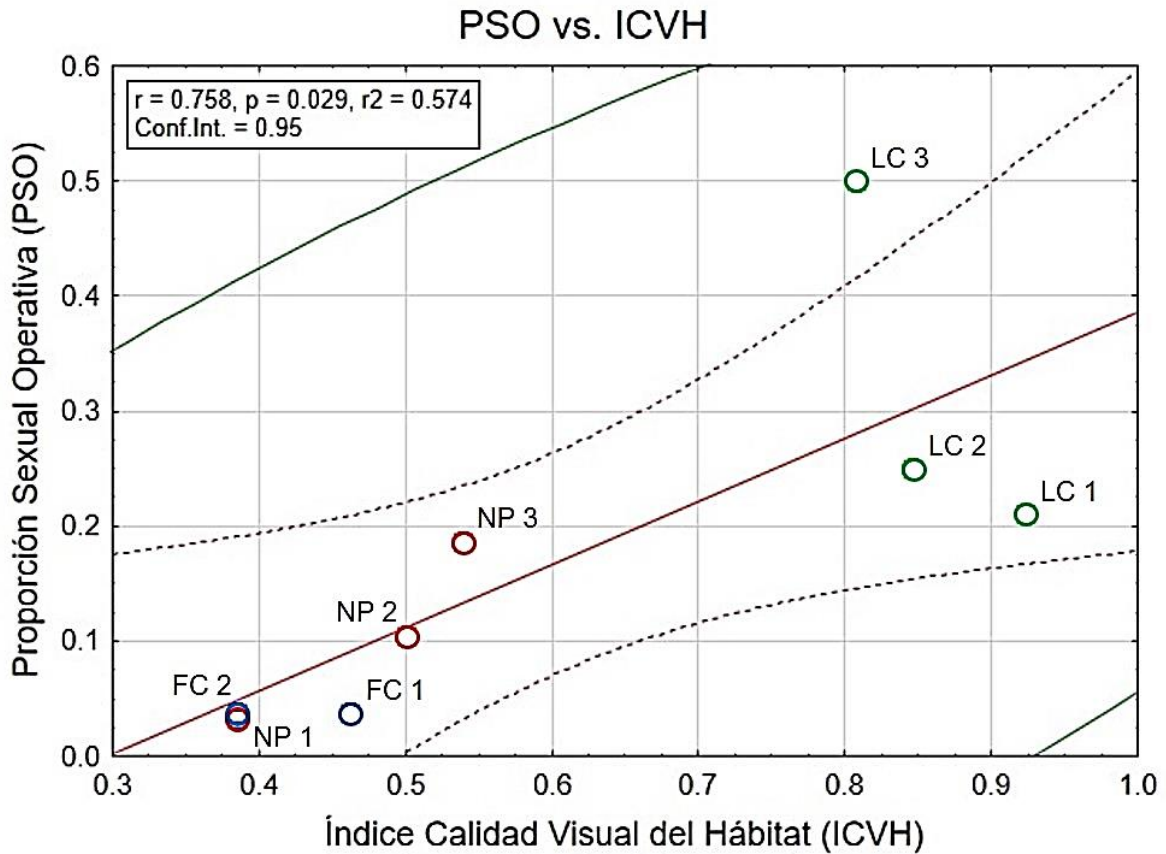


Figura 11. Relación entre la PSO y el ICVH en los ocho sitios de reproducción muestreados en la Selva Lacandona, Chiapas, México, durante la temporada hidrológica húmeda del año 2018. De izquierda a derecha en azul FC 2 y FC 1, en rojo NP 1, NP 2 y NP3, y en verde LC 3, LC 2 y LC 1. ($r = 0.758$, $p = 0.029$, $r^2 = 0.574$, Conf. Int. = 0.95).

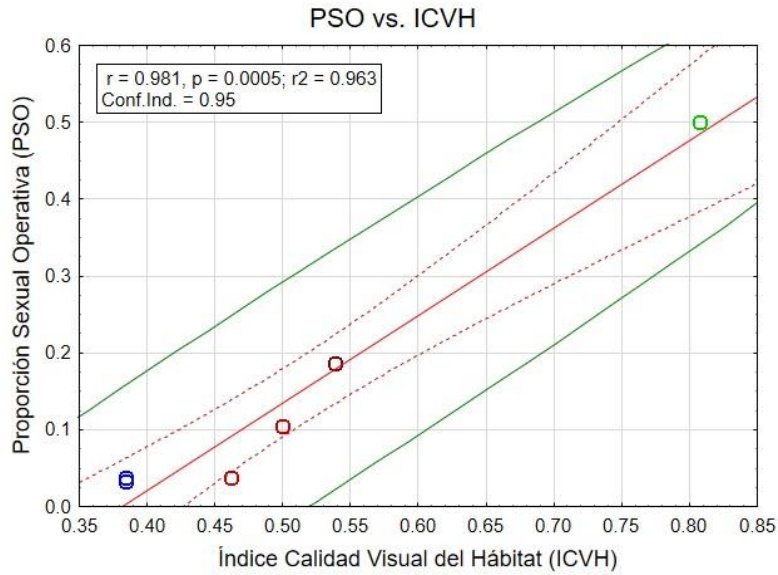


Figura 12. Relación entre la PSO y el ICVH en los ocho sitios de reproducción muestreados en la Selva Lacandona, Chiapas, México, durante la temporada hidrológica húmeda del año 2018. De izquierda a derecha en azul NP 1 y FC 2, en rojo FC 1, NP 2 y NP3, y en verde LC 3 ($r = 0.981, p < 0.001, r^2 = 0.963, \text{Conf. Int.} = 0.95$).

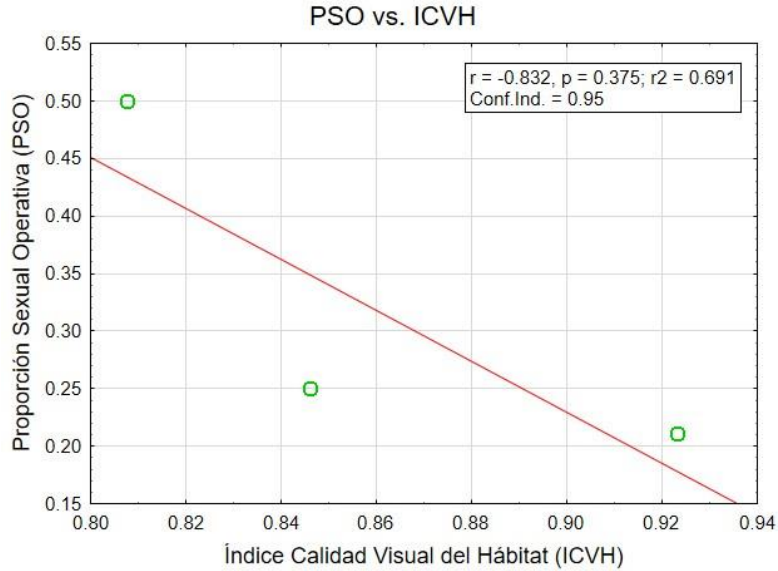


Figura 13. Relación entre la PSO y el ICVH en los ocho sitios de reproducción muestreados en la Selva Lacandona, Chiapas, México, durante la temporada hidrológica húmeda del año 2018. De izquierda a derecha en verde LC 3, LC 2 y LC 1 ($r = 0.981, p < 0.001, r^2 = 0.963, \text{Conf. Int.} = 0.95$).

VI. DISCUSIÓN

6.1 Diferencias en la proporción sexual operativa de *Dendropsophus microcephalus* en los sitios de reproducción de la Selva Lacandona

De los ocho sitios de reproducción muestreados, las poblaciones más numerosas se encontraron en las localidades de Lacanjá Chansayab 3 (72 Individuos), Frontera Corozal 2 (67 individuos) y Nueva Palestina 2 (57 individuos), mientras que en el resto de las localidades el número de individuos colectados no pasó de 45. Esto coincide con lo descrito por Bolaños *et al.* (2008) que explica que las poblaciones de *D. microcephalus* suelen ser numerosas, y que éstas se encuentran en las cercanías de áreas protegidas y presentan elevados números poblacionales (Duellman, 2001). El primer muestreo ocurrió entre el 14 y el 19 de julio en plena temporada reproductiva y fueron recolectados el 84.1% del total de los individuos de este estudio, mientras que el resto de los machos y hembras se capturaron en el segundo evento de muestreo (octubre). Solo una pareja se encontró en amplexo al final de la temporada reproductiva, lo que indica que a finales de septiembre y durante las dos primeras semanas de octubre el número de parejas de *Dendropsophus microcephalus* que se reproducen va disminuyendo, como también describe Muñoz-Guerrero *et al.* (2007).

Las diferencias entre las proporciones sexuales operativas en los ocho sitios de reproducción en la Selva Lacandona son notables. Los valores de la PSO en los sitios NP 1 (0.33), FC 1 (0.37) y FC 2 (0.44) (Tabla 5) son semejantes a los descritos para otras especies de anuros de la familia Bufonidae: *Incilius valliceps* (PSO de 0.02 para una población en los años 1986 y 1987) (Wagner y Sullivan, 1992) y *Anaxyrus woodhousii* (PSO de 0.02, 0.05 y 0.06 para tres poblaciones durante 32, 17 y 15 noches de muestreo respectivamente) (Sullivan, 1989). *Hyperolius marmoratus* (Hyperoliidae) presenta valores de PSO similares a los encontrados en NP 1 y FC 1 (PSO= 0.03 según Telford, 1985 y Passmore *et al.*, 1992). Una PSO tan sesgada hacia los machos, encontrada en NP 1 podría estar explicada por las características del sitio de reproducción, ya que la charca se encuentra rodeada de

una zona urbana extensa, estando la charca aislada de zonas con cobertura vegetal de importancia. Sin embargo, en este sitio contabilizamos hasta siete especies de anuros de las familias Bufonidae, Ranidae e Hylidae y una de serpientes (Familia Colubridae), siendo importante destacar que en ningún otro sitio de reproducción se encontró tal diversidad de la herpetofauna local.

En 1974 se les otorgaron derechos comunales y agrarios de manera formal a 1452 nuevos comuneros de origen Tzeltal y Chol, y después de reubicarse a dos nuevos centros de población (Nueva Palestina y Frontera Corozal) en 1976, fueron admitidos como comuneros en la Comunidad Lacandona en 1979 (Trench y Köhler, 2004). Por lo que, desde hace aproximadamente 43 años la tasa de urbanización de la comunidad de Nueva Palestina ha ido en aumento. Además, la vegetación original y las características de esta zona han sido alteradas de manera repentina por la actividad humana. Mientras que los organismos que allí realizan la elección de hábitat para su reproducción, aún no se han podido adaptar a este hábitat transformado, permanecen remanentes algunas características específicas como la distribución de la vegetación de la charca o la disponibilidad de agua, por lo que siguen reproduciéndose en este sitio. Por tanto, considero que el sitio de reproducción NP 1 es una clásica muestra de trampa ecológica y evolutiva (Gates y Gysel, 1978; Schlaepfer *et al.*, 2002)

Las proporciones sexuales operativas de FC 1 y FC 2 son similares a la de NP 1. En FC 1 solo una hembra fue identificada, en amplexus con un macho. A pesar de esto, un número importante de machos se encontraron perchando y vocalizando desde ramas en el borde de la charca (15). La situación en FC 2 no es muy distinta de la encontrada en FC 1, aunque si se colectó un número mayor de hembras, tampoco fue posible observar más de tres amplexos. Estas PSO se asemejan a la descrita para *Scinax ruber* (Hylidae) por Bourne (1992) (PSO de $\bar{X}=0.07$) y Sullivan y Hinshaw (1992) para *Dryophytes versicolor* (Hylidae) (PSO de 0.04 para el año 1988).

Es de notar el bajo éxito reproductivo (MS) para los machos en estos dos sitios (MS en FC 1= 0.038 y MS en FC 2= 0.046). Una situación similar fue encontrada en NP 2 y NP 3: 0.11 y 0.19 respectivamente. Howard (1980) encontró una PSO media de 0.15 para *Lithobates sylvaticus* (Ranidae), mientras que en *Rana temporaria* Arak (1983) y Elmberg (1991) reportan una variación de la PSO de 0.16-0.21 (PSO media de 0.18). *Anaxyrus houstonensis* (Bufonidae) también presenta valores similares a los encontrados para *Dendropsophus microcephalus* en NP 1 y NP 2 (PSO= 0.13 según Duarte *et al.*, 2011). *Anaxyrus canorus*, *A. exsul* y *Sclerophrys gutturalis* (Bufonidae) también presentan valores de PSO sesgados hacia los machos, aunque con estos oscilan de una temporada reproductiva a otra. En Lacanjá Chansayab se la PSO se encontró más cerca del equilibrio de un macho por cada hembra, al ser comparadas con el resto de los sitios. En LC 1 se encontró una hembra casi cada tres machos (MS de 0.26) y PSO de 0.21, mientras que en LC 2 en MS fue ligeramente mayor (0.33). Similar a lo descrito por Ritke y Semlitsch (1991) para *Dryophytes chrysoscelis* (Hylidae) (PSO= 0.24). El sitio de reproducción LC 3 mostró una PSO en el equilibrio: un macho por cada hembra, con un MS de los machos de 0.5. Superan este equilibrio los datos aportados por Arak (1988) para *Bufo calamita* en el que la PSO reportada es de 0.75, fuertemente sesgada hacia las hembras. Cercanos al equilibrio están las PSO de *Bufo bufo* (Loman y Madsen, 2010) y *Trachycephalus typhonius* (Wells, 1979) con PSO de 0.45 y 0.47 respectivamente.

El entendimiento de las proporciones sexuales primaria y operativa de las poblaciones naturales requiere un marco teórico adecuado, así como un profundo conocimiento de la ecología, comportamiento y biología poblacional de los organismos involucrados (Shaw y Mohler, 1953; Charnov, 1982; Krebs y Davies, 1993). Las PSO sesgadas hacia los machos, en las que una pequeña proporción de hembras son receptivas en un momento dado, crean la posibilidad de que un pequeño número de machos monopolice la mayoría de los apareamientos, como ocurre en los anuros con períodos de reproducción prolongados. Por lo tanto, en las PSO con esta característica la poliginia se ve incrementada y mientras la PSO se

torna cada vez más sesgada hacia los machos, la oportunidad de que la selección sexual influya en la evolución de un rasgo debería aumentar.

Según Savage (2002) los individuos de *D. microcephalus* se pueden encontrar perchando en la vegetación aledaña a las lagunas y charcas temporales en las que la reproducción ocurre. El hecho de que pocas hembras fueran encontradas en muchos de charcas muestreadas podría estar favorecido por las características de la reproducción en *Dendropsophus microcephalus*. Las hembras podrían estar llegando desde las zonas aledañas a las charcas de manera asincrónica durante toda la temporada de lluvias, la baja disponibilidad de hembras en algunas de las poblaciones muestreadas, entre otros factores. A pesar de que la PSO de *D. microcephalus* para la temporada de lluvias del año 2018 mostró una enorme variación (0.033-0.50), varios autores han descrito que este parámetro es muy versátil a lo dentro de la temporada reproductiva y a lo largo de varios eventos para las familias Bufonidae, Ranidae e Hylidae (Arak, 1988; Robertson, 1990; Tejedo, 1992; Wagner y Sullivan, 1992). El número absoluto de hembras arribando a los sitios de reproducción puede estar correlacionado con el tamaño del coro de machos, pero esta relación no se cumple necesariamente (Arak, 1988; Dyson *et al.*, 1992; Bastos y Haddad, 1996; Wogel *et al.*, 2006). Este podría ser una de las causantes para la cantidad de hembras encontradas en FC 1, FC 2, NP 2 y NP 3.

Algunas posibles explicaciones para esta relación entre el número de machos y hembras en los coros son: (1) un mayor número de machos cantando, los hace en conjunto, más audibles a las hembras (Wells, 1977). Pero una mayor cantidad de objetos que produzcan una disminución de la calidad de estas señales acústicas alrededor de estos sitios podría influir en que, a pesar de la cantidad de machos cantores, las hembras no se acerquen en masa a estos sitios (Gerhardt y Huber, 2002). (2) las hembras pueden preferir una mayor agregación de machos, ya que esto les permite tener una mayor disponibilidad de opciones para escoger y reproducirse (Ryan *et al.*, 1981). Sin embargo, esta selección puede verse contrariada por la presencia de machos satélites en los coros de algunos anuros (Chang *et al.*, 2018) y así ocurre específicamente en las agregaciones de *D.*

microcephalus (Obs. Pers.). Y (3) el movimiento hacia estos sitios de reproducción está condicionado por diversas señales climáticas y esto influye a machos y hembras de igual manera (Arak, 1988; Sinsch, 1988; Murphy, 2003).

6.2. La variación morfométrica intraespecífica de *Dendropsophus microcephalus* en la Selva Lacandona

Las ocho poblaciones analizadas mostraron diferencias significativas al ser analizada la LHC entre y dentro de cada sexo ($F(7, 290)$; $p=0.001$ en machos y ($F(7, 68)$; $p=0.009$ para las hembras). Los anfibios presentan una limitada capacidad de dispersión y filopatría (Seppä y Laurila, 1999; Lampert *et al.*, 2003). Por esto, algunas poblaciones separadas geográficamente pueden presentar diferencias intraespecíficas en sus estructuras morfológicas, particularmente en el tamaño corporal. Por ejemplo, la membrana timpánica en la mayoría de las especies de anuros es del mismo tamaño en ambos sexos, o ligeramente mayor en las hembras (Duellman y Trueb, 1986), lo que coincide con lo reportado en nuestros datos para *D. microcephalus*. Estas diferencias son generadas por una acumulación de diferencias genéticas y morfológicas debido a este aislamiento geográfico (Castellano *et al.*, 2000, Laugen *et al.*, 2002, Schäuble, 2004).

Al menos de manera teórica, la competencia intraespecífica por recursos limitados como el alimento y los sitios para reproducirse, suele ser más fuerte entre especies congénéricas coexistentes, debido a que ellas tienen características funcionales y morfológicas similares (Hauer y Stanford, 1986). De manera general, en los anfibios las hembras son mayores en talla que los machos en el 90 % de las especies (Shine, 1979; Shine, 1989; Katsikaros y Shine, 1997). En cinco de las ocho localidades, *D. microcephalus* se encontró en simpatría con otra especie de este género: *Dendropsophus ebraccatus*, así también con otras tres especies de la Familia Hylidae en todas las localidades. *D. ebraccatus* es una especie de mayor talla que *D. microcephalus*, los machos presentan una LHC= 25.9 mm (rango 23.1-29.3; $n=100$), mientras que en las hembras la LHC= 32.5 mm (rango 30.0-35.0 mm) (Duellman, 2001).

En este estudio, una hembra con LHC= 30.6 mm fue colectada en LC 1 lo que coincide con Duellman (2001) para la talla máxima de la especie, mientras que en LC 3, una hembra mostró una LHC= 30.7 mm, la mayor talla reportada para la *D. microcephalus* en México y Costa Rica (Duellman, 2001). Las especies de tamaño corporal pequeño ocupan microhábitats diferentes a los de las especies más grandes, así los tamaños corporales tienen una relación con el uso del microhábitat. Este hecho permite sugerir que el tamaño corporal favorece la segregación de especies, existiendo una mínima interacción entre las especies de tamaños corporales diferentes cuando estas son sincrónicas en tiempo de actividad y reproductivo durante la estación de lluvias (Muñoz-Guerrero *et al.*, 2007). *Hypsiboas cordobae* (Hylidae) muestra una variación morfológica importante a lo largo de su distribución en seis localidades de las provincias de Córdoba y San Luís, Argentina (Baraquet *et al.*, 2012), algo coincidente con nuestros datos.

Las diferencias entre la talla y el resto de las variables morfométricas encontradas para machos y hembras en este estudio podrían tener varias explicaciones. Los recursos a nivel trófico son repartidos por tamaño de presas o frecuencia de ingestión (Duré, 1999; Menéndez, 2001), siendo dos características también relacionadas con el tamaño corporal, por lo que la ingesta de presas más pequeñas, o la variación en la frecuencia de ingesta por parte de los machos de los diferentes sitios de reproducción pueden explicar las diferencias encontradas. Esto último se ha observado principalmente, cuando las especies son estacionales y están activas en tiempos similares. Las especies de hílidos se segregan por su modo reproductivo, la fenología reproductiva y las estrategias de apareamiento (Donnelly y Guyer, 1994), factores que inciden de manera directa con la disponibilidad de tiempo dedicado para la alimentación, y, por ende, en la talla de los individuos. El consumo energético para conseguir presas en especies grandes podría ser compensado con presas de tamaños más grandes, mientras que las especies pequeñas podrían tener que gastar más energía en la ingesta de presas más grandes (Pough *et al.*, 1998) y estar limitados a consumir presas pequeñas. Duellman (1967) y Bevier (1997) observaron que para las especies de hílidos neotropicales, el solapamiento en el uso del hábitat es minimizado por diferencias

en el uso particular de microhábitats en relación con el tamaño corporal. Duré (1999) y Menéndez (2001) encontraron que los individuos que tienen mayores tamaños corporales tienen cabezas y bocas más grandes, y por tanto pueden alimentarse de presas más grandes.

El tamaño de los machos y hembras es, además, un reflejo de la edad de estos (Castellano y Giacoma, 2000). En anfibios anuros, el tamaño corporal de los adultos depende de numerosos factores, incluyendo el tiempo de metamorfosis, la tasa crecimiento antes y después de la madurez, la edad de madurez y la longevidad (Rosso et al., 2004). Las tallas tan pequeñas encontradas en las localidades FC 2 (mínima LHC= 19.4 mm) y LC 3 (mínima LHC= 19.2 mm) podrían estar explicadas por el reclutamiento en estas dos poblaciones de varios (seis) individuos machos muy jóvenes, colectados al final de la temporada reproductiva. Las hembras de algunas especies de anuros entran de manera tardía a la madurez sexual. Las hembras ven retrasada su reproducción por lo que al estar menos expuestas durante la etapa reproductiva e invertir menor cantidad de energía en este proceso (Monnet y Cherry, 2002) pueden continuar creciendo indeterminadamente (Halliday y Verrel, 1988).

6.3 Comportamiento de los índices y métricas del paisaje en los sitios de reproducción y su relación con la PSO

Las métricas e índices calculados a partir de las zonas buffer en cada uno de los ocho sitios y para el intervalo de cuatro años (2015-2018) mostraron un comportamiento acorde a la tendencia de deforestación que sufre la Selva Lacandona (Ortiz-Espejel y Toledo, 1998). Las dos localidades de Frontera Corozal mostraron la mayor cantidad de cambios en el período analizado, con una notable disminución de la C5, un se mostró un aumento para las clases C3 y C4, con alta tendencia a la homogeneidad de los dos paisajes FC 1 y FC 2. La desaparición de los bosques y las selvas húmedas en los trópicos tiene fuertes implicaciones ecológicas: (i) la irreversible pérdida de la biodiversidad expresada en la extinción de especies y genes, (ii) la desaparición de recursos forestales reales o potenciales,

(iii) la destrucción de ambientes ribereños, (iv) el desajuste de los sistemas climáticos regionales y, (v) cambios globales del clima. Menos en NP 1 y LC 3, disminuyó el área de vegetación primaria para los seis sitios de reproducción en un área total de 283.3 ha, y aumentaron las de vegetación secundaria y de herbazales y cultivos (Anexo 2).

Es notable que el menor cambio registrado en cuatro años se encuentra en los tres sitios de reproducción de Lacanjá Chansayab, incluso se ocurrió un aumento en el Área Núcleo para las clases C4 y C5. La comunidad Lacanjá Chansayab es una de las pocas comunidades habitadas mayoritariamente por la etnia lacandona, y existe una fuerte tendencia a la protección de los bosques de Selva Húmeda por parte de esta etnia, basando su principal actividad económica en el aprovechamiento de los recursos naturales y el turismo asociado. Una notable diferencia es encontrada al comparar Lacanjá Chansayab con las dos zonas de estudio de la Comunidad de Nueva Palestina, habitada mayoritariamente por Tzeltales (NP 2 y NP 3) y las dos zonas encontradas en la Comunidad de Frontera Corozal (FC 1 y FC 2) donde hábitat principalmente Choles. En la Selva Lacandona, en asentamientos aislados que no presentan vías permanentes o directas de comunicación terrestre se presentan prácticas de producción muy básicas, dirigidas a la subsistencia cultivando la milpa. Además, hacen uso de recursos maderables y no maderables, obtenidos directamente de la selva. Sin embargo, la existencia de caminos de acceso que permiten la comercialización, estimula la producción para su venta de ciertos productos agrícolas, de ganado o de café, cada una de las cuales tiene diferentes efectos en la deforestación (Ortiz-Espejel y Toledo, 1998), como ocurrió en los años subsiguientes al establecimiento de los comuneros Tzeltales y Choles en sus respectivas zonas de influencia en la Lacandona.

La relación de las PSO encontradas en las charcas donde se reproduce *Dendropsophus microcephalus* con los índices y métricas medidas a nivel de paisaje fue mínima para el año 2015: solo la distancia media al vecino más cercano (MNND) mostró una tibia relación con la PSO ($r= 0.613$, $p= 0.058$), mientras que al analizar el conjunto del paisaje (todos los fragmentos y clases como un todo) y su relación

con la PSO para el año 2018 la situación cambió: el índice de yuxtaposición (IJI), el MNND y el borde total de los fragmentos (TE) mostraron una mejoría en la fortaleza de la correlación con PSO, pero tampoco fueron significativas ($r= 0.634$, $p= 0.057$; $r= 0.634$, $p= 0.054$ y $r= 0.658$, $p= 0.061$, respectivamente). Esto podría estar explicado por la naturaleza del análisis y el parámetro PSO en sí, ya que al tener en cuenta las zonas buffer como un todo no es capaz de resolver las relaciones que si son encontradas al cambiar el método y comparar las clases con la PSO.

En el año 2015, el análisis de correlación entre la PSO y las variables e índices por cada clase arrojó resultados contradictorios. Las dos métricas relacionadas con la forma de los parches MPAR y MPFD se correlacionan de manera significativa con la PSO en la C2 ($r= 0.781$, $p= 0.039$ y $r=0.778$, $p= 0.041$; respectivamente). El suelo desnudo/ rocas no constituye a mi entender una clase de vegetación y suelo que favorezca el incremento de la PSO. Las construcciones y las carreteras tienen un impacto negativo en los anfibios porque interfieren con la migración (Babbitt *et al.*, 2006; García-González *et al.*, 2012) y constituyen un obstáculo importante para estos (), como se constata en NP 1, FC 1 y FC 2, donde las charcas se encontraron dentro de una zona urbana y adyacentes a carreteras altamente transitadas de noche (Anexo 2, Figuras 1, 2 y 6). Esto coincide con lo encontrado por Murrieta-Galindo *et al.*, (2013), donde la mayor cantidad de las especies de anfibios fueron encontrados en sitios con baja densidad de carreteras. Además, estas barreras aíslan aún más a las especies endémicas, confinándolas aún más a su reducida distribución natural.

Para la vegetación primaria, solo el área de la clase (Carea), el área núcleo media (TCA) y el número de parches (NP) encontraron una clara correlación con la PSO ($r= 0.586$, $p= 0.075$ y $r= 0.598$ $p= 0.071$ respectivamente, Anexo 3). Esto se explica por la importancia que tiene la vegetación primaria los anfibios. La Selva Húmeda provee de refugio, alimento y es la vegetación en la que se encuentra *D. microcephalus* cuando no ocurre la reproducción. Por lo tanto, la case 5 juega un papel fundamental en el mantenimiento de las poblaciones de *D. microcephalus* durante todo el año, presumiblemente las hembras se mueven desde los

remanentes de selva húmeda que se encuentran en los alrededores de las charcas atraídas por los cantos de los machos en los coros nocturnos. La mayoría de las variables para el año 2015 mostraron una relación negativa con la PSO, lo que demuestra que este parámetro está más influenciado por los nacimientos ocurridos durante el 2015 y las temporadas reproductivas del 2016 y el 2017. Probablemente, los individuos adultos que se colectaron en el 2018 son los nacidos en estos eventos de reproducción anteriores.

El análisis de estas variables para el año 2018 por cada clase arrojó que la mayoría de las métricas e índices se correlacionaron de manera significativa con la PSO para la vegetación primaria. PSCV y CACV relacionadas con la forma del parche y el área núcleo se correlacionaron significativamente con la PSO ($r= 0.877$, $p= 0.0043$ y $r= 0.79$, $p= 0.019$ respectivamente). Mientras que las variables no paramétricas incluidas en las categorías de métricas de forma, borde y tamaño de los parches se correlacionaron de manera positiva con la PSO. Los anfibios son sensibles a la estructura de la vegetación, la calidad de los sitios de reproducción y la presencia de predadores (Semlitsch, 2003). A escala de paisaje, los anfibios son en extremo sensibles al uso de la tierra, la pérdida y fragmentación del hábitat, la cantidad, configuración y tamaño de los parches de vegetación y edificaciones de gran tamaño (urbanización) (Hartel *et al.*, 2010). Siguiendo esta lógica, las especies son altamente sensibles a la pérdida de su hábitat, y aunque *D. microcephalus* está bien adaptada a condiciones de perturbación, parece ser que en áreas urbanas y de cultivo donde se encuentran límites reales a su dispersión, sus poblaciones se encuentran en declive.

Una densa y prolongada red de charcas y hábitats seminaturales pueden ayudar a soportar poblaciones de anfibios (familias Ranidae, Hylidae y Bufonidae) (Jeliazkov *et al.*, 2014), pudiendo facilitar la dispersión (Hamer y Parris, 2011) de individuos e incrementando la disponibilidad de los sitios donde se pueden reproducir adecuadamente (Holtmann *et al.*, 2017). Las charcas estacionales tienen gran importancia para la reproducción de *D. microcephalus*, más en áreas donde ha sido modificado el hábitat y permanecen restos de vegetación primaria y/o

secundaria (FC 1, NP 2, y LC 2, LC 3) como explican Holtmann *et al.* (2017). Al nivel de paisaje, algunas poblaciones que ocupan sitios con alta densidad de charcas temporales y efímeras, podrían persistir durante la temporada seca. Esto por el hecho de que, si se encuentran cercanas unas a otras, los procesos de migración ayudarían a suplir con individuos juveniles que provengan de otras poblaciones (Stevens y Baguette, 2008) donde las PSO sean más óptimas. La determinación del umbral en el que las poblaciones de *D. microcephalus* están en peligro de desaparecer si parámetros como la PSO siguen en detrimento, es muy importante para futuros estudios, modelando estas dinámicas para otras especies en riesgo de extinción. Pero para esto, es necesario un mayor esfuerzo de muestreo y extender el número de sitios, intentando documentar de manera óptima la calidad de estos hábitats y el deterioro que la fragmentación y el uso de los suelos se ha impuesto en la Selva Lacandona.

6.4 La PSO a nivel local

6.5.1 Los sitios de reproducción y sus características

Los organismos a menudo usan señales indirectas en su entorno físico para guiar su elección de hábitat y lograr la reproducción y estas señales pueden reflejar la calidad potencial actual de ese hábitat específico, pero más a menudo habilitan a los individuos poder anticipar el estado futuro del hábitat (Schlaepfer *et al.*, 2002). Las charcas donde se colectaron los machos y hembras de *D. microcephalus* muestran diferentes características físicas, de vegetación y ambientales. En uno de ellos (NP 1) el paisaje está rodeado de construcciones urbanas como carreteras y edificaciones. NP 2 y NP 3 son charcas prominentes en las que abundan la vegetación de zonas inundadas, con presencia de árboles y arbustos aislados (NP 2) en los que la densidad de individuos de varias especies de hílidos es notable. LC 3 es el único SR que se parece de manera notable por sus características de vegetación a NP 2 y NP 3, pero es una charca mucho menor en sus dimensiones. LC 2 y LC 1 son pequeñas charcas rodeadas de manera exclusiva por Selva Alta. Y, por último, FC 1 y FC 2 son un conjunto de charcas pequeñas en las que la

vegetación originaria ha sido totalmente reemplazada por vegetación secundaria y arbustos, y están rodeadas por potreros y extensas zonas de cultivo de maíz *Zea mays* (Poacea) (Linneo, 1753).

Los sitios FC 1 y FC 2 mostraron una disminución importante del área de vegetación primaria, mientras que la vegetación secundaria, las zonas de cultivos/herbazales (FC 2) y la de suelo desnudo/rocas (FC 1) aumentaron considerablemente en los cuatro años analizados. A pesar de que la especie de estudio ha sido reportada para sitios con perturbación (Duellman, 1970; Bolaños *et al.*, 2008) y de tener, aparentemente, grandes números poblacionales (Bolaños *et al.*, 2008) considero que las poblaciones de los sitios FC 1 y FC 2 se encuentran en franco proceso de extinción: (i) muy pocos amplexos (cuatro), (ii) la baja presencia de puestas identificadas (casi nula en la totalidad de las charcas) y (iii) muy pocos renacuajos y juveniles en proceso de metamorfosis, son claras señales de que existe una muy baja tasa de reproducción en estos dos sitios. Todo esto puede estar propiciado por un fuerte aprovechamiento de los recursos forestales en la Comunidad de Frontera Corozal, documentado por Tejeda-Cruz y Márquez-Rosano (2006) y el uso de pesticidas y herbicidas en las zonas de cultivo colindantes a la comunidad fronteriza.

A pesar de que Fonseca-Pérez *et al.*, (2017) argumentan que es poco probable encontrar individuos en el margen externo de las charcas donde se reproducen, en esta investigación encontramos que en los ocho sitios de reproducción el 67% de los individuos machos y hembras fueron colectados en los bordes de las charcas. El área correspondiente a los herbazales y cultivos mostró un ligero incremento en LC 1, mientras que en LC 2 el área correspondiente a la vegetación secundaria mostró un avance significativo, esto sigue una tendencia, descrita por Ortiz-Espejel y Toledo (1998) para toda la Selva Lacandona. Sin embargo, en la charca de LC 3 las áreas correspondientes a las cinco clases de vegetación y suelo determinadas en este estudio se mantuvieron sin cambios apreciables para los cuatro años de análisis. Y a mi entender, este hecho, unido a lo reportado por Cabrera-Guzmán y Reynoso (2012), que explica que esta especie

es muy común en los restos de Selva Húmeda, y que es frecuente en áreas perturbadas por la acción humana (Duellman, 1970; Bolaños *et al.*, 2008) dan a entender que, en LC 3, un sitio de reproducción que se encuentra dentro de la Comunidad de Lacanjá Chansayab, se encuentran las condiciones idóneas para que esta población muestre una PSO de 0.5.

Bajo la categoría de preocupación menor de la UICN (Bolaños *et al.*, 2004, 2008), *D. microcephalus* muestra una enorme distribución natural a lo largo del continente suramericano, América Central y la parte sureste de México (Duellman, 2001). Aun así, expreso enorme preocupación por las poblaciones que se encuentran en los sitios de NP 1, FC 1 y FC 2. Las PSO allí encontradas, aún para una sola temporada reproductiva dan a entender que estas poblaciones muestran un franco deterioro, con una posible tendencia a la desaparición en estas zonas. Además, reportamos un individuo con claras señales visuales de enfermedad por *Batrachochytrium dendrobatidis* en FC 2, mientras que en LC 3, un número grande de los adultos reproductores presentó también evidencias de contagio por este patógeno, aunque es necesario en futuras investigaciones la confirmación de la presencia de zoosporas de este hongo. La emergencia de esta enfermedad altamente contagiosa en la Comunidad de Lacanjá Chansayab no debería pasar desapercibida y debe ser tomada a consideración. Después de la metamorfosis, los juveniles y adultos de los anuros se pueden congregan en grandes números (Blaustein *et al.*, 2005). Los adultos, además, se reúnen en los sitios de reproducción para lograr descendencia (Wells 1977), y estos eventos pueden aumentar la probabilidad de contagio y catalizarla. Lo que podría suceder en FC 3, donde encontramos la mejor PSO de los ocho sitios muestreados.

El cambio estructural de estas zonas ha ocurrido de manera reciente y abrupta posibilitando esta situación para una especie común, y pocos estudios han demostrado las afectaciones que pudieran tener las poblaciones de otras especies de anfibios en una de las zonas de mayor biodiversidad de Centro América (Dirzo y López, 2009). Al confiar en la estructura de la vegetación, un individuo puede elegir un sitio o territorio de reproducción mucho antes de la aparición de factores que

determinarán en última instancia la calidad de ese parche de hábitat, como la disponibilidad de alimentos o la cobertura vegetal. En general, estas decisiones o "preferencias" son adaptativas porque se basan en señales que, a lo largo del tiempo evolutivo, se correlacionan de manera confiable con la supervivencia y el éxito reproductivo (Williams y Nichols, 1984). Sin embargo, si un entorno cambia repentinamente, es posible que las señales normales ya no se correspondan con el resultado esperado y, por esto, las respuestas evolucionadas de los individuos ya no sean adaptativas (Tinbergen, 1958; Levins, 1968). Todo esto pudiera explicar por qué *D. microcephalus* sigue reproduciéndose en los sitios donde la tasa de reclutamiento de juveniles a la población adulta es evidentemente baja, y el éxito reproductivo escaso o nulo.

6.5.2 La relación entre la PSO y el ICVH de los sitios de reproducción de *Dendropsophus microcephalus* en la Selva Lacandona

El ICVH permite una aproximación acertada a las condiciones de cada uno de los sitios de reproducción estudiados. Adaptado de Nessimian et al. (2008) y construido a partir de información obtenida de variables analizadas *in situ*, constituye una valiosa herramienta para evaluar las características de estos hábitats. Los valores del ICVH de cada uno de los sitios de reproducción son variables y su aproximación a la realidad es bastante certera. La metodología descrita por Nessimian *et al.* (2008) está erigida para ambientes riparios.

No encontré referente de la aplicación de un Índice de Calidad Visual del Hábitat (ICVH) para comparar este parámetro con las proporciones sexuales. Nessimian *et al.*, (2008) hace un análisis de cómo la calidad de los ambientes riparios afecta las comunidades de insectos acuáticos en la Amazonía. El ICVH que construimos consta de seis categorías y 26 elementos distribuidos en cada una de estas. El ICVH tiene las siguientes deficiencias: (i) presenta una baja resolución en la categoría cuatro, al contener solo características visuales y no censar la cantidad de desechos sólidos que pueden estar enterrados, disueltos o fuera del alcance de la vista en el agua de las charcas y (ii) en la categoría cinco, la presencia de

animales domésticos es una apreciación que podemos evaluar solo cuando nos encontramos en el sitio, sin contar que podría existir libre tránsito de ganado y fauna feral en estas charcas.

Las charcas de NP 1 y FC 2 presentaron los valores mínimos (0.38) de los ocho sitios, sin embargo, NP 1 corresponde a un área urbana, mientras que FC 2 es un área de cultivos de maíz, cercana a un área urbana. En este caso el ICVH no es capaz de discriminar las diferencias entre estos dos sitios. Aun así, las diferencias en la PSO no son extremas (0.033 para NP 1 y 0.044 para FC 2). Para los sitios NP 2 y NP 3 los valores del ICVH son similares (0.5 y 0.54 respectivamente) y coinciden de manera acertada con la realidad: estas dos charcas están rodeadas de potreros y la vegetación primaria y secundaria es inexistente o de baja importancia, siendo sustituida por pastizales. En LC 1, LC 2 y LC 3 los valores del índice mostraron un máximo (0.92) y fueron decayendo (0.84 y 0.81) respectivamente. LC 1 es la charca con mayor densidad de vegetación primaria presente. En LC 2 prima la vegetación de Selva Alta, pero es una zona que contiene más presencia de vegetación secundaria y pastizales/cultivos en conjunto que LC 1, características que desvían su puntuación, acercándola a la de LC 3. En esta última charca, a pesar de la cercanía al área urbana de la Comunidad de Lacanjá Chansayab, el resto de las características en conjunto favorecen la presencia de un gran número de individuos machos y hembras de *D. microcephalus*.

La relación entre la PSO y el ICVH para los ocho sitios de reproducción es alta ($r= 0.76$, $p= 0.03$), teniendo en cuenta que los muestreos se sucedieron en dos eventos (inicio y final) de la temporada de lluvias. El sitio LC 3 se encuentra fuera de los intervalos de confianza (95%), lo que lo hace atípico. El valor de PSO encontrado en esta charca (0.5) lo aleja del ajuste de la prueba estadística. A pesar de que varios autores describen la presencia de *D. microcephalus* en áreas degradadas (Duellman, 1970; Bolaños *et al.*, 2008), restos de Selva Húmeda (Leenders, 2001; Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2012) y zonas aledañas a áreas naturales protegidas (Bolaños *et al.*, 2008) y son comunes en estos, ningún estudio ha cuantificado cuanto de bien o mal le va a la especie en dependencia de las

características del hábitat. El resultado principal de este estudio (Figura 9), constituye la primera aproximación a la caracterización de las zonas donde ocurre la reproducción de *D. microcephalus* y las PSO presentes en estos sitios, aportando datos significativos sobre la estructura de la población de individuos adultos de esta abundante especie. Una mayor cantidad de este tipo de estudios podrían ayudar a lograr una aproximación más certera y exacta a este tema, contribuyendo a dilucidar mucho más, la importancia para los anfibios de este parámetro poblacional.

La PSO óptima encontrada en LC 3 es una muestra que el equilibrio un macho: una hembra se puede dar en la naturaleza para la familia Hylidae. Estaría directamente influenciado por las características presentes en este sitio de reproducción como la cercanía de zonas con Selva Alta Perennifolia y la abundancia de comida para machos y hembras reproductores. Es, además, el punto de inflexión de la relación encontrada entre la PSO y el ICVH en los ocho sitios estudiados, ya que, en los otros dos sitios LC 1 y LC 2, el área de pastizales o espacios desprovistos de vegetación primaria es muchísimo menor que en LC 3, características que favorecen a *D. microcephalus*. Los valores más bajos de PSO encontrados en FC 1, NP 1, FC 2, NP 2 y NP 3 son una muestra de que las actividades humanas recientes en áreas que hasta hace muy poco estaban cubiertas de Selva Alta Perennifolia son nefastas para especies generalistas y oportunistas como *D. microcephalus*. Por lo que se pudiera imaginar que les ha ocurrido a especies con distribución restringida en la Selva Lacandona. El ICVH constituye entonces, una herramienta novedosa para la determinación de la calidad visual de sitios con diferentes elementos de vegetación y antropización, quedando demostrada su efectividad para los ocho sitios de reproducción en la Selva Lacandona. Sería necesario una posterior aplicación del ICVH en estudios donde que incluyan especies de anfibios anuros que presenten alguna categoría de amenaza. La urgente necesidad de estudios que contemplen las características del hábitat donde las especies desarrollan su reproducción posibilita la aplicación de metodologías cercanas a la descrita por Nessimian *et al.* (2008) y la aquí desarrollada.

V. CONCLUSIONES

1. Las métricas e índices del paisaje del tamaño, de la forma, de borde y del área núcleo se correlacionan fuertemente con la proporción sexual operativa de *Dendropsophus microcephalus*, al ser analizadas para cada clase. La clase de vegetación correspondiente a la vegetación de Selva Alta Perennifolia acumuló la mayor cantidad de relaciones significativas.
2. La PSO encontró mayor número de correlaciones en el año 2018, por lo que podemos afirmar que los individuos machos y hembras adultos medidos en el verano del 2018, nacieron en los dos eventos reproductivos anteriores, con poca relación con el año 2015.
3. La ecología de *D. microcephalus* le permite habitar y reproducirse en condiciones de antropización extremas como las de NP 1 y FC 2. La PSO óptima no fue encontrada en los dos sitios más conservados (LC 1 y LC 2) sino en LC 3, un sitio de reproducción con características de antropización medias, que presentó construcciones humanas cercanas a la charca temporal y que, a su vez, contiene elementos de Selva Alta Perennifolia. En LC 1 y LC 2 las PSO fueron menores, a pesar de contener mayor número de hectáreas de vegetación primaria. Las PSO de *D. microcephalus* están correlacionadas positivamente con la calidad visual de los sitios de reproducción. A menor calidad del hábitat, los valores de PSO se encuentran sesgados hacia los machos. En LC 3 se encuentra el punto de inflexión de la PSO para *Dendropsophus microcephalus* en las tres comunidades estudiadas en la Selva Lacandona.
4. Las actividades humanas que alteran el paisaje, como la agricultura estacional, la ganadería y la construcción y edificación de carreteras y viviendas, desvían la PSO de *D. microcephalus* de sus valores óptimos en el equilibrio 1:1 en sus áreas de reproducción en la Selva Lacandona.
5. El ICVH desarrollado en este estudio es una novedosa herramienta que permite evaluar *in situ* las características de conservación de los sitios de reproducción de *D. microcephalus*.

VI. RECOMENDACIONES

- I. Muestrear los ocho sitios de reproducción durante la siguiente temporada reproductiva para hacer un seguimiento de los valores de PSO de *Dendropsophus microcephalus* en la Selva Lacandona.
- II. Extender los días de muestreo de tres a cinco noches por cada evento de reproducción para incluir la mayor cantidad de individuos en los sitios de reproducción.
- III. Realizar el análisis del NDVI y la clasificación de los tipos de vegetación y uso de suelo mediante el uso de imágenes satelitales de mejor resolución como las Sentinel y RapidEye, lo que permitiría una mejor discriminación para las áreas de las clases de vegetación y uso de suelo.
- IV. Mejorar la resolución del índice de calidad visual del hábitat, sobre todo en las categorías 4 y 5 incluyendo un mayor número de variables para aumentar la percepción de la calidad del hábitat.

REFERENCIAS DOCUMENTADAS

- Adam, E., Mutanga, O., y Rugege, D. (2010). Multispectral and hyperspectral remote sensing for identification and mapping of wetland vegetation: a review. *Wetlands Ecology and Management*, 18(3), 281-296.
- Adams, J. B., Sabol, D. E., Kapos, V., Roberts, D. A., Smith, M. O. y Gillespie, A. R. (1995). Classification of multispectral images based on fractions of end members: Application to land-cover change in the Brazilian Amazon. *Remote Sensing of Environment* 52: 137-154.
- Agrawal, S., Joshi, P. K., Shukla, Y., y Roy, P. S. (2003). Spot vegetation multi temporal data for classifying vegetation in south central Asia. *Current Science-Bangalore*, 84(11), 1440-1448.
- Aguilar, L. F., y Mora, C. S. (1992). Colonización y deterioro de la Selva Lacandona. *Revista Geográfica*, (116), 67-84.
- Alves, S. D. y D. Skole, (1996). Characterizing land cover dynamics using multi-temporal imagery. *International Journal of Remote Sensing* 17: 835-839.
- Babbitt, K. J., Baber, M. J., y Brandt, L. A. (2006). The effect of woodland proximity and wetland characteristics on larval anuran assemblages in an agricultural landscape. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 84, 510-519.
- Baillie, J., Hilton-Taylor, C., y Stuart, S. N. (Eds.). (2004). 2004 IUCN red list of threatened species: a global species assessment. IUCN.
- Balmford, A., Green, R. E., y Jenkins, M. (2003). Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 18 (7), 326-330.
- Baraquet, M., Grenat, P. R., Salas, N. E., y Martino, A. L. (2012). Variación morfológica y geográfica entre poblaciones de *Hypsiboas cordobae* (Anura: Hylidae) -en Argentina. *UNED Research Journal*, 4(2) 147-155.
- Barrio-Amorós, C. L. (1998). Sistemática y biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 18:1-93.
- Bastos, R. P. y Haddad, C. F. B. (1996). Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 30, 355-360.
- Beebee, T. J., y Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125 (3), 271-285.
- Benayas, R., José, M., y Scheiner, S. M. (2002). Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science*, 13(2), 245-258.
- Berven, K. A., y Chandra, B. G. (1988). The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). *Oecologia*, 75 (1), 67-72.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Bevier, C. R. (1997). Breeding activity and chorus tenure of two neotropical hylid frogs. *Herpetologica*, 297-311.
- Blaustein, A. R., Chivers, D. P., Kats, L. B., y Kiesecker, J. M. (2000). Effects of ultraviolet radiation on locomotion and orientation in roughskin newts (*Taricha granulosa*). *Ethology*, 106 (3), 227-234.
- Blaustein, A.R., Romansic J. M., y Scheessele E. A. (2005). Ambient levels of ultraviolet-B radiation cause mortality in juvenile western toads, *Bufo boreas*. *American Midland Naturalist* 154: 375-382.
- Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R., y Sams, S. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia* 37 (2), 257-272.
- Bolaños, F. Santos-Barrera, G., Solís, F., Ibáñez, R., Wilson, L. D., Savage, J., Lee, J., Trefaut-Rodríguez, M., Caramaschi, U., Mijares, A. y Hardy, J. (2008). *Dendropsophus microcephalus*. In: The IUCN Red List of Threatened Species 2008.
- Bolaños, F., Savage, J. M., y Chaves, G. (2011): Anfibios y reptiles de Costa Rica. *Listas Zoológicas Actualizadas UCR*.
- Bolívar-G, W., Ospina-Sarria, J. J., Méndez-Narváez, J., y Burbano-Yyi, C. E. (2009): Amphibia, Anura, Hylidae, *Dendropsophus microcephalus* (Boulenger, 1898): Distribution extensions. *Check List*, 5 (4), 926-928.
- Bowne, D. R., y Bowers, M. A. (2004). Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape ecology*, 19(1), 1-20.
- Bridges, C. M., y Semlitsch, R. D. (2000). Variation in pesticide tolerance of tadpoles among and within species of Ranidae and patterns of amphibian decline. *Conservation Biology*, 14(5), 1490-1499.
- Broomhall, S. D., Osborne, W. S., y Cunningham, R. B. (2000). Comparative effects of ambient ultraviolet-B radiation on two sympatric species of Australian frogs. *Conservation Biology*, 14(2), 420-427.
- Cabrera-Guzmán, E., y Reynoso, V. H. (2012): Amphibian and reptile communities of rainforest fragments: minimum patch size to support high richness y abundance. *Biodiversity y Conservation*, 21 (12), 3243-3265.
- Campbell, J. A. (1999). Amphibians and Reptiles of northern Guatemala, the Yucatan, y Belize (Vol. 4). University of Oklahoma Press.
- Carabias, J., J. de la Maza y Cadena, R. (coords.) (2015). Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Carr, L. W., Fahrig, L., y Pope, S. E. (2002). Impacts of landscape transformation by roads. In *Applying landscape ecology in biological conservation* (pp. 225-243). Springer, New York, NY.
- Castellano, S. y Giacoma, C. (2000). Morphometric and advertisement call geographic variation in polyploid green toads. *Biol. J. Linn. Soc.* 70: 341-360.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Chang, C., Cheng, Y. C., y Lin, S. M. (2018). Influence of conspecific and heterospecific cues on phonotaxis behavior in a polyandrous treefrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(11), 179.
- Charnov, E. L. (1982). *The theory of sex allocation* (Vol. 18). Princeton University Press.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. (CONABIO, S-A): http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rhp_092.html.
- Cope, E. D. (1886). Thirteenth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 23:271-287.
- Cramer, W., Kicklighter, D. W., Bondeau, A., Moore, B., Churkina, C., Nemry, B., Ruimy, A. y Schloss, A. L. (1999). Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview y key results. *Global Change Biol.* 5: 1-15.
- Cruz-Lara, L. E., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo, E., y Ramírez-Marcial, N. (2004). Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20 (1), 63-81.
- Cruz-Sáenz, D., Guerrero, S., Lazcano, D., y Téllez-López, J. (2009). Notes on the herpetofauna of western Mexico 1: An update on the herpetofauna of the state of Jalisco, Mexico. *Bull. Chicago Herp. Soc*, 44 (7), 105-113.
- Cushman, S. A. (2006). Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2), 231-240.
- Davidson, C., Shaffer, H. B., y Jennings, M. R. (2001). Declines of the California red-legged frog: Climate, UV-B, habitat, and pesticides hypotheses. *Ecological Applications*, 11 (2), 464-479.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., y West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- de Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M. A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M. A., (2000). Carbon flux and patterns of land-use/ land-cover change in the Selva Lacandona, México. *AMBIO A. J. Hum. Environ.* 29, 504.
- De la Maza, J. E. y De la Maza, R. E. (1985). La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México, (Rhopalocera). Parte I. *Sociedad Mexicana de Lepidopterología*, 9: 23-44.
- de Maynadier, P. G., y Hunter Jr, M. L. (1999). Forest canopy closure and juvenile emigration by pool-breeding amphibians in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 441-450.
- Delis, P. R., Mushinsky, H. R., y McCoy, E. D. (1996). Decline of some west-central Florida anuran populations in response to habitat degradation. *Biodiversity & Conservation*, 5(12), 1579-1595.
- Dirzo, R., Aguirre, A. y López, J. C., (2009). Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investig. Ambient.* 1, 17-22.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Donnelly, M. A., y Guyer, C. (1994). Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. *Oecologia*, 98 (3-4), 291-302.
- Donnelly, R., y Marzluff, J. M. (2006). Relative importance of habitat quantity, structure, and spatial pattern to birds in urbanizing environments. *Urban Ecosystems*, 9(2), 99-117.
- Duellman, W. E. (1967). Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica* 23: 169-183.
- Duellman, W. E. (1970). *The Hylid frogs of Middle America*. Kansas, Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 2v. Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas.
- Duellman, W. E. (2001). The hylid frogs of Middle America. Vol. 1 Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *Natural History Museum of the University of Kansas, Ithaca*.
- Duré, M. I. (1999). Interrelaciones en los nichos tróficos de dos especies sintópicas de la familia Hylidae (Anura) en un área subtropical de Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 13. 11-18.
- Dyson, M. L., Passmore, N. I., Bishop, P. J. y Henzi, S. P. (1992). Male behavior and correlates of mating success in a natural population of African painted reed frogs (*Hyperolius marmoratus*). *Herpetologica* 48, 236-246.
- Fahrig, L., Pedlar, J. H., Pope, S. E., Taylor, P. D., y Wegner, J. F. (1995). Effect of road traffic on amphibian density. *Biological Conservation*, 73 (3), 177-182.
- Fahrig, L., y Merriam, G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, 8 (1), 50-59.
- Feeley, K. J., Gillespie, T. W., y Terborgh, J. W. (2005). The Utility of Spectral Indices from Landsat ETM+ for Measuring the Structure and Composition of Tropical Dry Forests 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 508-519.
- Findlay, C. S., y Houlahan, J. (1997). Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology*, 11(4), 1000-1009.
- Fonseca-Pérez, K. A., Molina, C., y Tárano, Z. (2017): Diet of *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans* (Anura: Hylidae) at a locality in north-western Venezuela with notes on microhabitat occupation. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 57 (7).
- Forrest, T. G. (1994): From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *Am. Zool.* 34 (6): 644-54.
- García-González, C., Campo, D., Pola, I. G., y García-Vázquez, E. (2012). Rural road networks as barriers to gene flow for amphibians: species dependent mitigation by traffic calming. *Landscape and Urban Planning* 104, 171–180.
- Gates, J. E. y Gysel, L. W. (1978). Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59, 871-883.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Gerhardt, H. C. y Huber, F. (2002): Acoustic communication in insects and frogs: Common problems y diverse solutions. Chicago: University of Chicago Press.
- Gibbs, J. P. (1998). Amphibian movements in response to forest edges, roads, and streambeds in southern New England. *The Journal of Wildlife Management*, 584-589.
- Gilabert, M. A., y González-Piqueras, J. y García-Haro. J., 1997. Acerca de los índices de vegetación. *Revista de Teledetección*, 8, 35-45.
- Gitelson, A. A., Peng, Y., Arkebauer, T. J., y Suyker, A. E. (2015). Productivity, absorbed photosynthetically active radiation, and light use efficiency in crops: Implications for remote sensing of crop primary production. *Journal of Plant Physiology*, 177, 100-109.
- González-García, F. (1993): Avifauna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Zool. Mex.* 55: 1-86.
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., y Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science*, 319 (5864), 756-760.
- Guerry, A. D., y Hunter Jr, M. L. (2002). Amphibian distributions in a landscape of forests and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology*, 16(3), 745-754.
- Gustafson, E. J., y Parker, G. R. (1992). Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape ecology*, 7 (2), 101-110.
- Halliday, T. R., y Verrell, P. A. (1988): Body size and age in amphibians and reptiles. *J. Herpetol.* 22(3): 253-265.
- Hamer, A.J., Parris, K.M. (2011). Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. *Ecol. Appl.* 21 (2):379-390.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A, Chini, L., Justice, C. O., y Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850-853.
- Hartel, T., Schweiger, O., Öllerer, K., Cogalniceanu, D., y Arntzen, J. W. (2010). Amphibian distribution in a traditionally managed rural landscape of Eastern Europe: probing the effect of landscape composition. *Biological Conservation* 143, 1118-1124.
- Hauer, F. R. y Stanford, J. A. (1986). Ecology and coexistence of two species of *Brachycentrus* (Trichoptera) in Rocky Mountain river. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1469-1474.
- Hecnar, S. J. (1995). Acute and chronic toxicity of ammonium nitrate fertilizer to amphibians from southern Ontario. *Environmental Toxicology and Chemistry: An International Journal*, 14(12), 2131-2137.
- Hecnar, S. J., y M'Closkey, R. T. (1997). The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological Conservation*, 79(2-3), 123-131.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Henríquez, E. (1993): *La Jornada*, México DF, 25-VII-93, pp.11. En LACANDONIA A.C: Comunidad Zona Lacandona. Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, 1994.
- Herrera-MacBryde, O., y Medellín, R. A. (1997). Lacandon rain forest region. *Centers of Plant Diversity*, 3, 125-127.
- Holtmann, L., Philipp, K., Becke, C., y Fartmann, T. (2017). Effects of habitat and landscape quality on amphibian assemblages of urban stormwater ponds. *Urban Ecosystems*, 20 (6), 1249-1259.
- Houlahan, J. E., Findlay, C. S., Schmidt, B. R., Meyer, A. H., y Kuzmin, S. L. (2000). Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature*, 404(6779), 752.
- Houlahan, J. E., y Findlay, C. S. (2003). The effects of adjacent land use on wetland amphibian species richness and community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(9), 1078-1094.
- INEGI (2014). Conjunto Nacional de Uso del Suelo y Vegetación a escala 1:250,000, Serie IV, DGG-INEGI, México.
- Jeliazkov, A., Chiron, F., Garnier, J., Besnard, A., Silvestre, M., Jiguet, F. (2014). Level-dependence of the relationships between amphibian biodiversity and environment in pond systems within an intensive agricultural landscape. *Hydrobiologia* 723: 7-23.
- Jia, G. J., Epstein, H. E., y Walker, D. A. (2003). Greening of arctic Alaska, 1981–2001. *Geophysical Research Letters*, 30(20).
- Kaiser, K., Scofield, D. G., Alloush, M., Jones, R. M., Marczak, S., Martineau, K., Oliva, M. A y Narins, P. M. (2011). When sounds collide: the effect of anthropogenic noise on a breeding assemblage of frogs in Belize, Central America. *Behaviour*, 148 (2), 215-232.
- Katsikaros, K., y Shine, R. (1997): Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biol. J. Linn. Soc.* 60 (1): 39-51.
- Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R., y Belden, L. K. (2001). Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 410(6829), 681.
- Knutson, M. G., Sauer, J. R., Olsen, D. A., Mossman, M. J., Hemesath, L. M., y Lannoo, M. J. (1999). Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, USA. *Conservation Biology*, 13(6), 1437-1446.
- Lampert, K. P., Rand, A. S., Mueller, U. G., y Ryan, M. J. (2003). Finescale genetic pattern and evidence for sex-biased dispersal in the túngara-frog, *Physalaemus pustulosus*. *Mol. Ecol.* 12: 3325-3334.
- Laugen, A. T., Laurilla, A. y Merilä, J. (2002). Maternal and genetic contributions to geographical variation in *Rana temporaria* larval life-history traits. *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 61-70.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Lee, M., Fahrig, L., Freemark, K., y Currie, D. J. (2002). Importance of patch scale vs landscape scale on selected forest birds. *Oikos*, 96(1), 110-118.
- Leenders, T. (2001). A guide to amphibians and reptiles of Costa Rica. Zona Tropical.
- Lehtinen, R. M., Galatowitsch, S. M., y Tester, J. R. (1999). Consequences of habitat loss and fragmentation for wetland amphibian assemblages. *Wetlands*, 19(1), 1-12.
- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments*, Princeton University Press.
- Levy, S. I., y J. R. Aguirre R. (1999). Conceptuación etnobotánica: Experiencia de un estudio en la Lacandonia. *Geografía Agrícola* 29:83-114.
- Levy-Tacher, S. I., y Rivera, J. R. A. (2005). Successional pathways derived from different vegetation use patterns by Lacandon Mayan Indians. *Journal of Sustainable Agriculture*, 26 (1), 49-82.
- Longcore, J. E., Pessier, A. P., y Nichols, D. K. (1999). *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia*, 219-227.
- Mansour, K., Mutanga, O., y Everson, T. (2012). Remote sensing-based indicators of vegetation species for assessing rangeland degradation: opportunities and challenges. *African Journal of Agricultural Research*, 7(22), 3261-3270.
- Martínez, E., Ramos, C. y Chiang, F. (1994): Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54: 99-177.
- Martínez-Ramos, M., & Siglo, X. X. I. (2006). Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación. Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica, 279-292.
- McCranie, J. R. y Wilson, L. D. (2002): The Amphibians of Honduras p. 1-625. In Adler, K. y Perry, T. D. (ed.) *Contributions to Herpetology*. Ithaca, New York: Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- McGarigal, K., y Cushman, S. A. (2002). Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications*, 12(2), 335-345.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247-260.
- Medellin, R. A. (1996): La Selva Lacandona. *Arqueología Mexicana*. 4: 64-69.
- Menéndez-Guerrero, P. A. (2001). *Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana*. Monographie, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Pichincha. Ecuador.
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. r, Dodson, S. I. y Gough, L. (2001). What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82(9), 2381-2396.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Monnet, J. M., y Cherry, M. I. (2002): Sexual size dimorphism in anurans. *P. Roy. Soc B-Biol. Sci.* 269 (1507): 2301-2307.
- Muñoz-Guerrero, J., Serrano, V. H., y Ramírez-Pinilla, M. P. (2007). Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia*, 413-425.
- Murphy, C. G. (1994). Determinants of chorus tenure in barking treefrogs (*Hyla gratiosa*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34, 285-294.
- Murrieta-Galindo, R., López-Barrera, F., González-Romero, A. y Parra-Olea, G. (2013). Matriz and habitat quality in a montane cloud-forest landscape: amphibians in coffee plantations in central Veracruz, Mexico. *Wildlife Research*, 40: 25-35.
- Napoli, M. F. (2005). A new species allied to *Hyla circumdata* (Anura: Hylidae) from Serra da Mantiqueira, Southeastern Brazil. *Herpetologica*, 61(1), 63-69.
- Nessimian, J. L., Venticinqu, E. M., Zuanon, J., De Marco, P., Gordo, M., Fidelis, L., Batista, J. D y Juen, L. (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams.
- Ortiz-Espejel, B., y Toledo, V. M. (1998). Tendencias en la deforestación de la Selva Lacandona (Chiapas, México): el caso de Las Cañadas. *Interciencia*, 23(6), 318-327.
- Pechmann, J. H., Scott, D. E., Semlitsch, R. D., Caldwell, J. P., Vitt, L. J., y Gibbons, J. W. (1991). Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science*, 253 (5022), 892-895.
- Pennington, T. D., y Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., y Brooks, T. M. (1995). The future of biodiversity. *Science*, 269 (5222), 347-350.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H., y Wells, K. D. (1998). *Herpetology*. Ed. Prentice Hall. Nueva Jersey
- Pounds, J. A., Fogden, M. P., y Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398(6728), 611.
- Quintana-Ascencio, P. F., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Domínguez-Vázquez, G., y Martínez-Ico, M. (1996). Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 192-209.
- Raup, D. M. (1995). *Extinction rates* (Vol. 11). J. H. Lawton, y R. M. May (Eds.). Oxford: Oxford University Press.
- Rocchini, D., Chiarucci, A., y Loiselle, S. A. (2004). Testing the spectral variation hypothesis by using satellite multispectral images. *Acta Oecologica*, 26(2), 117-120.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Rosso, A., S., Castellano y Giacomini, C. (2004). Ecogeographic analysis of morphological and life-history variation in the Italian frog. *Evol. Ecol. Res.* 18: 303-321.
- Rouse, J. W. Jr., Haas, R. H., Deering, D. W., Schell, J. A. y Harlan, J. C. (1974). Monitoring the Vernal Advancement and Retrogradation (Green Wave Effect) of Natural Vegetation. Nasa/GSFC Type III Final Report, Greenbelt, MD.
- Ryan, M. J., Tuttle, M. D. y Taft, L. K. (1981). The costs and benefits of frog chorusing behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8, 273-278.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Sala, O. E., Stuart, F. C., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., LeRoy-Poff, N., Sykes, M. T., Walker, B. W., Walker, M., Wall, D. H. y Leemans, R. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Savage, J. M. (2002). *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica*. Chicago, University of Chicago Press.
- Schäuble, C. S. (2004). Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 39-56.
- Schlaepfer, M. A., Runge, M. C., y Sherman, P. W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10), 474-480.
- Schwartz, J. J. (1986). Male calling behavior and female choice in the Neotropical tree frog *Hyla microcephala*. *Ethology* 73: 116-127.
- Schwartz, J. J. (1987). The importance of spectral and temporal properties in species and call recognition in a Neotropical treefrog with a complex vocal repertoire. *Anim. Behav.* 35: 340-347.
- Schwartz, J. J. (1993): Male calling behavior, female discrimination y acoustic interference in the Neotropical treefrog *Hyla microcephala* under realistic acoustic conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32 (6), 401-414.
- Schwartz, J. J., y Wells, K. D. (1985). Intra-and interspecific vocal behavior of the neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Copeia*, 27-38.
- Schlaepfer, M. A., Runge, M. C., y Sherman, P. W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10), 474-480.
- Semlitsch, R. D. (2000). Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management*, 615-631.
- Semlitsch, R. D. (2003). *Amphibian Conservation*. Smithsonian Books, Washington, DC.
- Seppä, P. y Laurila, A. (1999). Genetic structure of island populations of the anurans *Rana temporaria* and *Bufo bufo*. *Heredity* 82: 309-317.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Seto, K. C., Fleishman, E., Fay, J. P., y Betrus, C. J. (2004). Linking spatial patterns of bird and butterfly species richness with Landsat TM derived NDVI. *International Journal of Remote Sensing*, 25(20), 4309-4324.
- Shaw, R. F., y Mohler, J. D. (1953). The selective significance of the sex ratio. *The American Naturalist*, 87 (837), 337-342.
- Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*. 297-306.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review Biol.* 419-461.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Wamholtz, G., Rodríguez-Velázquez, A. y Sánchez-Beltrán, S. (1995). Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, southeast Mexico. International Soil Science Society (ISSS-AISSIBG) and Institute of Soil Research/University of Agriculture and Resources Soil degradation and Conservation. Vol. II, International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems, Samariada. Pp. 295-301.
- Sinsch, U. (1988). Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Oecologia* 76, 399-407.
- Sinsch, U. (1990). Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethol. Ecol. & Evol.*, 2:65-79.
- Steele, M. K., y Heffernan, J. B. (2014). Morphological characteristics of urban water bodies: mechanisms of change and implications for ecosystem function. *Ecological Applications*, 24 (5), 1070-1084.
- Stevens, V. M y Baguette, M. (2008). Importance of Habitat Quality and Landscape Connectivity for the Persistence of endangered Natterjack Toads. *Conservation Biology*, 22, 5: 1194-1204.
- Stuart, S. N. (Ed.). (2008). *Threatened amphibians of the world*. Lynx Edicions.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S., Fischman, D. L., y Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306 (5702), 1783-1786.
- Táranos, Z. (2010). Advertisement calls and calling habits of frogs from a flooded savanna of Venezuela. *South American Journal of Herpetology*, 5:54-75.
- Tejeda Cruz, C., y Márquez Rosano, C. (2006). Apropiación territorial y aprovechamiento de recursos forestales en la comunidad Frontera Corozal, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista de Geografía Agrícola*, (37).
- Tinbergen, N. (1958). *Curious Naturalists*, Basic Books.
- Trench, T., y Köhler, A. (2004). Los xateros en la selva lacandona: una temporalidad permanente. Línea, disponible en <http://74.125.113.110/9744-1>.

Capítulo 2: Proporción sexual de *D. microcephalus* y su relación con el hábitat

- Trenham, P. C., Koenig, W. D., Mossman, M. J., Stark, S. L., y Jagger, L. A. (2003). Regional dynamics of wetland-breeding frogs and toads: turnover and synchrony. *Ecological Applications*, 13(6), 1522-1532
- Trenham, P. C., y Shaffer, H. B. (2005). Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. *Ecological Applications*, 15(4), 1158-1168.
- Tun-Dzul, F. J., Vester, H., Durán García, R., y Schmook, B. (2008). Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los "bajos inundables" de la Península de Yucatán, México. *Polibotánica*, (25), 69-90.
- Turrini, T. y Knop, E. (2016). A Landscape Ecology Approach Identifies Important Drivers of Urban Biodiversity. pp 193-220. En: Etingoff K. Eds. *Urban Ecology, Strategies for Green Infrastructure and Land Use*. Apple Academic Press. Boca Raton, Florida. Estados Unidos de America.
- van Lierop, P., Lindquist, E., Sathyapala, S., y Franceschini, G. (2015). Global forest area disturbance from fire, insect pests, diseases and severe weather events. *Forest Ecology and Management*, 352, 78-88.
- Vercher, A., Camacho de Coca, F., y Meliá, J. (2004). Influencia de la geometría de adquisición en el NDVI. *Revista de Teledetección*, 21, 95-99.
- Vié, J. C., Hilton-Taylor, C., y Stuart, S. N. (Eds.). (2009). *Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN Red List of threatened species*. IUCN.
- Waldick, R. C., B. Freedman, y Wassersug, R. J. (1999). The consequences for amphibians of the conversion of natural, mixed-species forests to conifer plantations in southern New Brunswick. *The Canadian Field Naturalist* 113:408-418.
- Wells, K. D., (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior*, 25: 666-693.
- Wells, K. D., y Taigen, T. L. (1989): Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology y Sociobiology*, 25 (1), 13-22.
- Williams, B.K. y Nichols, J.D. (1984). Optimal timing in biological processes. *American Naturalist*, 123, 1-19.
- Wogel, H., Abrunhosa, P. A., y Pombal, J. P. (2006). Chorus organization of the leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae). *The Herpetological Journal*, 16(1), 21-27.

ANEXOS

Anexo 1. Categorías y elementos del Índice de Calidad Visual del Hábitat (ICVH) construido para esta investigación, basado en Nessimian *et al.*, (2008).

Categoría 1. Formación Vegetal del Sitio de Reproducción (SR).

Selva Alta Perennifolia/ Parche de 100 ha/ Parche de 10 ha -----	6
Vegetación Secundaria Arbórea de Selva Alta Perennifolia -----	5
Vegetación Secundaria Arbustiva de Bosque mesófilo de Montaña -----	4
Agricultura Temporal Anual/ Agricultura Temporal Anual y Permanente -----	3
Herbazales/ Pastizales con Árboles dispersos -----	2
Hierbas acuáticas rodeando la charca con Urbano Construido alrededor -----	1

Categoría 2. Características de la Vegetación Circundante al Sitio de Reproducción.

La vegetación que rodea el SR es alta (>6m), con dosel cerrado, con diversas especies de epífitas, con sotobosque existente y capa de hojarasca gruesa -----	3
La Vegetación que rodea el SR es de altura media de (2 a 4 m), con dosel abierto, con pocas especies (o una) de epífitas, con sotobosque inexistente con capa de hojarasca media -----	2
La Vegetación que rodea el SR es baja (Arbustos, <2m) con el dosel abierto, sin epífitas, con sotobosque inexistente y sin capa de hojarasca -----	1

Categoría 3. Características del Sitio de Reproducción.

El cuerpo de agua es una pequeña laguna, con vegetación alta (>1.5m), evidencia de inundación estacional, con un nivel de agua alto y presencia de corrientes de agua -----	4
El cuerpo de agua es una charca permanente, con vegetación alta (>1.5m), evidencia de inundación estacional, con un nivel de agua alto y presencia de corrientes de agua -----	3
El cuerpo de agua es una charca temporal (estacional) grande (>10x15m), con vegetación media (1m), con evidencia de inundación estacional, con el agua a nivel medio y sin corriente de agua -----	2
El cuerpo de agua es charca temporal (estacional) media (>7x10 y < grande), con vegetación baja (>=50 cm), sin evidencia de inundación estacional y con el agua a nivel bajo -----	1

Categoría 4. Grado de Contaminación del Sitio de Reproducción.

- El agua del SR no contiene elementos que provoquen contaminación ----- 5
- El agua del SR contiene solo uno de los siguientes elementos: Plásticos, Basura (otros), Heces y Mal Olor ----- 4
- El agua del SR contiene una combinación de más de dos de los contaminantes de elemento anterior ----- 3
- El agua del SR contiene todos los contaminantes del segundo elemento, pero en baja concentración (identificación visual). ----- 2
- El agua del SR presenta gran cantidad de elementos contaminantes y mal olor --- 1

Categoría 5. Grado de Antropización y agroquímicos en el Sitio de Reproducción.

- El SR no está rodeado (<500m a la redonda) de elementos urbanos (Construcciones y carreteras), no contiene animales domésticos ni de trabajo (ganadería) y no hay presencia de agroquímicos o pesticidas (sospecha o identificación visual de botes vacíos de herbicidas, fertilizantes y pesticidas) ----- 4
- El SR presenta elementos urbanos o animales domésticos, pero no agroquímicos o pesticidas (sospecha o identificación visual de botes vacíos de herbicidas, fertilizantes y pesticidas) ----- 3
- El SR contiene elementos urbanos y animales domésticos en sus cercanías, pero no agroquímicos o pesticidas ----- 2
- El SR contiene todos los elementos anteriores ----- 1

Categoría 6. Biota acompañante en el Sitio de Reproducción.

- El SR contiene una alta concentración de renacuajos de ranas, y se observan más de diez especies de la herpetofauna local (sin incluir depredadores), con una especie de depredador (acuáticos y terrestres) ----- 4
- El SR contiene una alta concentración de renacuajos de ranas, y se observan más de cinco y menos de diez especies de la herpetofauna local (sin incluir depredadores), hasta dos especies de depredadores (acuáticos o terrestres) ----- 3
- El SR presenta una concentración media de renacuajos de ranas, se observan menos de cinco especies de la herpetofauna local (sin incluir depredadores) y hasta tres especies de depredadores (acuáticos o terrestres) ----- 2
- En el SR casi no hay renacuajos de ranas, se observan menos de cinco especies de la herpetofauna local (sin incluir depredadores) y hasta 4 especies de depredadores (acuáticos o terrestres) ----- 1

Anexo 2. Tabla 1. Estadísticos descriptivos de machos (M) y hembras (H) de *Dendropsophus microcephalus* en los sitios de reproducción de la localidad de Frontera Corozal (FC 1 y FC 2). n = Número de muestra; \bar{X} = Media; Min. = Mínimo; Max. = Máximo; DE. = Desviación Estándar; CV. = Coeficiente de Variación. Todas las variables morfométricas en mm.

		Localidad									
		FC 1 (♂ n=26 y ♀ n=1)					FC 2 (♂ n=64 y ♀ n=3)				
Sexo	Variables	\bar{X}	Min.	Max.	DE	CV	\bar{X}	Min.	Max.	DE	CV
M	Peso *	0.7	0.5	0.9	0.1	14.35	0.67	0.5	0.9	0.1	15.51
	LHC**	22.74	20.3	24.5	1.06	4.66	22.26	19.4	25	1.34	6.02
	LF	10.99	9.8	12.2	0.75	6.85	11.46	10	14	0.72	6.27
	AC	32.78	6.2	68.5	13.3	40.58	6.64	5.9	7.8	0.34	5.07
	DIO	2.91	2.4	4	0.31	10.58	2.64	1.5	3.5	0.38	14.57
	DIN	1.96	1.2	2.5	0.29	14.69	1.97	1.5	3.3	0.37	18.95
	LC	7.72	7.1	8.6	0.34	4.42	7.61	6.3	8.9	0.49	6.41
	DLT	0.79	0.6	1	0.14	17.11	0.89	0.6	1.2	0.14	15.49
	DLO	2.64	1.7	3.1	0.35	13.25	2.91	2.3	3.5	0.23	7.95
	DON	1.86	0.8	2.3	0.39	20.88	1.95	1.4	2.9	0.23	12.04
	LPIE	17.28	15.7	18.6	0.77	4.46	16.61	13.5	18.7	1.13	6.82
	Altura***	34.31	0	81	23.44	68.33	27.89	0	70	20.64	74
H	Peso	1.2	-	-	-	-	1.2	1	1.5	0.26	22.05
	LHC	27.6	-	-	-	-	26.27	24.7	28	1.66	6.31
	LF	12.4	-	-	-	-	13.38	12.9	14.4	0.84	6.26
	AC	7.3	-	-	-	-	7.43	7.3	7.5	0.12	1.55
	DIO	3.1	-	-	-	-	3.13	2.6	3.7	0.55	17.58
	DIN	1.9	-	-	-	-	2.02	1.7	2.2	0.32	15.75
	LC	9.15	-	-	-	-	7.97	7.9	8.1	0.12	1.45
	DLT	1.45	-	-	-	-	1.1	1	1.2	0.1	9.09
	DLO	2.95	-	-	-	-	3.08	2.9	3.4	0.24	7.66
	DON	2.1	-	-	-	-	1.97	1.7	2.1	0.23	11.74
	LPIE	19.5	-	-	-	-	19.08	17.5	20.5	1.51	7.9
	Altura	0	-	-	-	-	26	2	52	25.06	96.38

* - (g); ** - (mm), *** - (cm)

Anexo 2. Tabla 2. Estadísticos descriptivos de machos (M) y hembras (H) adultos de *Dendropsophus microcephalus* en los sitios de reproducción de la localidad de Lacanjá Chansayab (LC 1, LC 2 y LC 3). n = Número de muestra; \bar{X} = Media; Min. = Mínimo; Max. = Máximo; DE. = Desviación Estándar; CV. = Coeficiente de Variación. Todas las variables morfométricas en mm.

		Localidad														
		LC 1 (♂ n=30 y ♀ n=8)					LC 2 (♂ n=27 y ♀ n=9)					LC 3 (♂ n=36 y ♀ n=36)				
Sexo	Variables	\bar{X}	Min.	Max.	DE	CV	\bar{X}	Min.	Max.	DE	CV	\bar{X}	Min.	Max.	DE	CV
M	Peso *	1	0.9	1.2	0.09	9.1	1.3	0.6	1.5	1.95	15.1	1.01	0.7	1.9	0.21	20.44
	LHC**	24.27	22.2	26.3	1.07	4.4	24.9	22.6	29.1	1.49	5.99	23.35	19.2	28	2.05	8.77
	LF	13.67	13	14.7	0.44	3.22	13.73	12.7	15.7	0.49	3.57	13.13	11.9	14.2	0.6	4.58
	AC	8.41	6.9	11.6	1.39	16.55	7.54	6.7	8.1	0.37	4.91	7.68	6.9	8.4	0.34	4.46
	DIO	3.89	2.3	8.1	2.04	52.47	3.29	2.4	4	0.48	14.74	2.73	1.7	3.9	0.69	25.22
	DIN	2.45	1.7	4.0	0.54	22.17	1.84	1.2	2.7	0.33	17.94	1.98	1.2	3.2	0.4	20.19
	LC	6.48	1.7	8.4	2.22	34.35	7.78	4.8	8.7	0.69	8.9	7.63	6.5	9.8	0.64	8.45
	DLT	2.50	0.8	8.1	2.71	10.85	1.6	0.9	13	2.28	14.3	1.3	0.7	2.6	0.46	35.56
	DLO	2.73	2	3.6	0.45	16.54	2.46	1.8	2.9	0.27	10.97	2.59	1.8	3.5	0.54	20.82
	DON	2.06	1.4	2.9	0.26	12.5	2.18	1.7	2.6	0.32	14.72	2.13	1.5	2.9	0.32	14.89
	Altura***	19.87	17.5	23.9	1.79	8.99	18.43	16.8	19.7	0.72	3.89	18.55	15.4	20.5	1.08	5.84
H	Peso	1.91	1.7	2.2	0.19	1.91	1.4	0.9	1.8	0.34	23.96	1.84	1.2	2.4	0.27	14.69
	LHC	29.66	27.9	30.6	0.84	29.66	27.99	24.3	29.5	1.62	5.8	27.92	24.4	30.7	1.75	6.27
	LF	15.79	15.2	16.2	0.41	15.79	14.66	13	15.7	1.15	7.86	15.55	14.4	19.7	0.95	6.09
	AC	9.89	8.8	12.9	1.77	9.89	8.08	7.6	8.3	0.23	2.82	8.77	7.7	11.5	0.64	7.3
	DIO	5.01	3.4	9.2	2.47	5.01	3.01	2.8	3.3	0.18	6.09	3.11	2.2	4	0.56	18.15
	DIN	2.86	2.1	4.2	0.80	2.86	1.86	1.7	2.2	0.2	10.82	2.31	1.5	2.8	0.31	13.48
	LC	7.26	2.3	9.1	2.87	7.26	8.58	8.1	9.1	0.36	4.23	8.78	7.7	9.7	0.42	4.83
	DLT	3.54	1.4	9.3	3.38	3.54	1.34	1	1.9	0.29	21.4	1.52	1.1	2.3	0.3	19.64
	DLO	3.19	3	3.6	0.18	3.19	2.87	2.5	3.3	0.3	10.47	3.07	2	3.9	0.33	10.71
	DON	2.25	2	2.5	0.18	2.25	2.51	2.3	2.6	0.09	3.7	2.39	1.6	3	0.39	16.16
	Altura	23.73	22.2	26.4	1.4	23.73	21.27	19.9	22.3	0.72	3.41	21.2	16.7	24.3	1.67	7.88

* - (g); ** - (mm), *** - (cm)

Anexo 2. Tabla 3. Estadísticos descriptivos de machos (M) y hembras (H)adultos de *Dendropsophus microcephalus* en los sitios de reproducción de la localidad de Nueva Palestina (NP 1, NP 2 y NP 3). n = Número de muestra; \bar{X} = Media; Min. = Mínimo; Max. = Máximo; DS. = Desviación Estándar; CV. = Coeficiente de Variación. Todas las variables morfométricas en mm.

		Localidad														
		LC 1 (♂n=30 y ♀ n=1)					LC 2 (♂n=50 y ♀ n=7)					LC 3 (♂n=35 y ♀ n=8)				
Sexo	Variables	\bar{X}	Min.	Max.	DS	CV	\bar{X}	Min.	Max.	DS	CV	\bar{X}	Min.	Max.	DS	CV
M	Peso *	0.84	0.7	1.3	0.12	13.84	0.74	0.5	1.3	0.15	20.71	0.78	0.5	1.8	0.26	33.19
	LHC**	23.57	21.3	25.8	1.24	5.27	22.12	20.5	25	2.99	13.52	23.09	20	27.4	1.49	6.45
	LF	12.59	10	21.9	1.98	15.77	11.92	10.1	13.2	0.75	6.28	12.61	10	23.6	2.21	17.5
	AC	6.97	5.2	7.8	0.47	6.75	6.68	6.0	7.6	0.42	6.24	27.24	6.4	70.3	11.76	43.16
	DIO	2.67	2	3.6	0.39	14.49	2.57	1.7	3.5	0.37	14.4	3.1	2.3	8.1	0.97	31.43
	DIN	1.54	1	2.5	0.38	24.76	1.66	1	2.9	0.48	28.65	1.95	1.2	2.9	0.34	17.33
	LC	9.15	7.9	11.3	0.82	9	8.81	6.9	11	1.34	15.26	8.93	2.4	12.3	2.21	24.75
	DLT	1.3	0.5	6.2	1.35	10.38	1.02	0.4	1.9	0.33	32.14	1.46	0.7	10.6	1.62	11.08
	DLO	2.89	2.1	3.6	0.36	12.38	2.74	2.2	3.4	0.29	10.42	2.89	1	3.9	0.44	15.18
	DON	1.71	0.9	2.9	0.38	22.14	1.78	1.2	2.5	0.27	15.37	2.15	1.4	3.5	0.46	21.4
	Altura***	18.2	14.9	19.7	1.03	5.67	17.46	15.3	19.6	0.86	4.92	17.25	12	20.5	1.53	8.86
H	Peso	1.8	-	-	-	-	1.23	1.1	1.6	0.18	14.65	1.14	0.7	1.5	0.26	22.51
	LHC	26.4	-	-	-	-	26.74	24.9	27.4	0.88	3.27	26.41	21.7	28.8	2.56	9.7
	LF	14.2	-	-	-	-	12.8	11.8	13.3	0.56	4.35	12.93	10	14.9	1.82	14.08
	AC	7	-	-	-	-	7.31	6.9	7.7	0.28	3.82	7.44	5.4	9.2	1.1	14.78
	DIO	3	-	-	-	-	2.87	2.1	3.4	0.53	18.4	3.05	2.5	4	0.5	16.35
	DIN	2.3	-	-	-	-	2.06	1.5	2.8	0.46	22.43	1.83	1.3	2.3	0.38	21.07
	LC	11.4	-	-	-	-	8.83	8	9.7	0.64	7.27	9.16	6.4	11.9	2.2	24
	DLT	1.3	-	-	-	-	1.16	1	1.4	0.13	11	1.34	0.7	1.9	0.37	27.96
	DLO	3.2	-	-	-	-	2.89	2.5	3.4	0.30	10.29	2.90	2.4	3.3	0.28	9.58
	DON	1.7	-	-	-	-	1.89	1.3	2.7	0.47	24.77	2.19	1.7	2.8	0.35	16.1
	Altura	21.9	-	-	-	-	19	17.2	20	0.92	4.84	18.99	15.2	21.6	2.21	11.61

* - (g); ** - (mm), *** - (cm)

Anexo 3 Tabla 1. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Frontera Corozal 1 para los años 2015 y 2018. C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015					2018				
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase				
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32				
Carea (ha)	283.32	2.64	81.87	83.03	115.78	283.32	2.86	94.63	117.36	68.47
SDI / SEI	1.13/ 0.81					1.12/ 0.81				
AWMSI	5.15	1.1	2.77	9.79	3.59	5.51	1.32	2.79	9.66	2.33
MSI	1.54	1.18	1.35	1.64	1.72	1.49	1.29	1.48	1.88	1.38
MPAR (m/ha)	3562.02	3729.44	4234.21	2962.19	3628.7	3774.07	1204.35	4448.55	2344.72	4001.04
MPFD	1.5	1.48	1.52	1.49	1.51	1.52	1.41	1.56	1.47	1.51
AWMPFD	1.43	1.3	1.37	1.52	1.4	1.43	1.32	1.38	1.52	1.37
TE (m)	97975.89	1166.69	19955.79	46147.25	30706.16	97975.89	1202.28	26056.47	50096.40	26646.21
ED (m/ha)	345.81	4.12	70.44	162.88	108.38	0.04	4.24	91.97	176.82	94.05
MPE (m/parche)	823.33	233.34	498.89	941.78	1228.25	727.28	300.57	579.03	2003.86	386.18
MeanPS (ha)	2.38	0.53	2.05	1.69	4.63	1.98	0.72	2.1	4.69	0.99
NP	119	5	40	49	25	143	4	45	69	25
MedianPS (ha)	0.13	0.	0.06	0.15	0.08	1237.78	0.19	0.06	0.15	0.15
PSCV	394.95	101.76	423.3	551.83	238.98	459.9	139.88	320.93	404.57	282.59
PSSD	9.4	0.54	8.66	9.35	11.07	91118.41	1	6.75	18.99	2.80
CACV	349.32	60.17	372.08	777.31	220.37	394.97	157.31	282.01	658.81	260.04
MCA (ha)	1.55	0.63	2.47	0.59	4.54	1.44	0.52	2.43	1.37	0.99
CASD	6.84	0.38	9.18	4.58	10.01	6.79	0.83	6.85	9.03	2.57
TCA (ha)	219.45	1.9	69.06	53.08	95.41	214.93	2.1	77.69	83.65	51.49
TCAI	77.57	72.71	84.4	64.12	82.47	75.93	74.01	82.15	71.44	75.09
CAI	50.19	1.06	9.9	31.81	7.42	52.64	1.41	11.3	21.55	18.37
IJI	42.96	0	22.16	60.57	0.19	44.22	0	17.88	63.08	0
MPI	595.69	2.12	97.10	805.91	1013.42	232.64	0.25	85.88	779.55	120.45
MNND	65.8	401.66	75.92	40.18	45.45	55.9	414.47	51.57	33.46	43.48

Anexo 3: Tabla 2. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Frontera Corozal 2 para los años 2015 y 2018. C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015					2018				
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase				
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32				
Carea (ha)	283.32	17.73	70.62	113.34	80.73	283.32	5.1	146.12	75.94	58.89
SDI / SEI	1.25/ 0.78					1.09/ 0.79				
AWMSI	6.62	1.55	5.81	11.35	2.07	5.53	1.36	5.98	7.60	2.09
MSI	1.53	1.26	1.74	1.92	1.43	1.59	1.27	1.56	2.16	1.33
MPAR (m/ha)	2654.63	3078.46	2454.76	1647.46	2697.83	3096.97	3608.31	3442.24	2833.06	2923.37
MPFD	1.48	1.49	1.49	1.46	1.47	1.48	1.5	1.5	1.51	1.45
AWMPFD	1.46	1.36	1.48	1.54	1.35	1.44	1.35	1.44	1.53	1.36
TE (m)	134334.44	11100.36	40133.46	55652.73	27433.76	134334.44	3129.81	35734.17	51629.55	22397.19
ED (m/ha)	462.54	38.22	138.19	191.62	94.46	387.86	10.75	122.77	177.38	76.95
MPE (m/parche)	703.32	213.47	872.47	1987.6	428.65	800.64	184.11	1152.72	1434.15	392.93
MeanPS (ha)	1.52	0.38	1.58	4.08	1.31	2.06	0.30	4.78	2.17	1.05
NP	191	52	46	28	64	141	17	31	36	57
MedianPS (ha)	0.19	0.09	0.31	0.26	0.19	0.17	0.1	0.23	0.18	0.2
PSCV	528.53	218.24	383.51	446.41	310.11	558.88	166.02	482.05	299.96	269.72
PSSD	8.04	0.83	6.05	18.23	4.06	11.54	0.5	23.03	6.49	2.83
CACV	416.79	209.48	648.46	860.27	312.44	470.14	142.92	461.31	599.73	262.48
MCA (ha)	0.7	0.35	0.44	0.81	1.24	1.03	0.28	4.57	0.35	0.98
CASD	4.66	0.73	2.84	6.94	3.89	7.96	0.4	21.08	2.08	2.58
TCA (ha)	201.12	12.93	45.61	76.66	65.92	215.07	3.11	123.37	43.45	45.14
TCAI	69.31	65.51	62.88	67.05	78.87	73.95	61.71	83.29	55.77	75.54
CAI	99.59	12.75	35.84	32.74	18.26	71.86	3.78	9.28	42.98	15.82
IJI	56.96	0	52.5	62.87	0	46.83	0	25.86	61.07	0.5
MPI	629.51	5.88	138.67	365.12	82.66	1113	0.38	446.37	493.36	87.57
MNND	48.4	75.47	38.86	22.4	44.5	69.1	246.45	32.9	37.64	56.61

Anexo 3: Tabla 3. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Lacanjá Chansayab 1 para los años 2015 y 2018.

C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015				2018			
	Nivel/ Clase				Nivel/ Clase			
	Todas	C3	C4	C5	Todas	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32				283.32			
Carea (ha)	283.32	1.71	71.27	210.22	115.78	12.52	81.85	184.01
SDI / SEI	1.13/ 0.81				1.12/ 0.81			
AWMSI	7.15	1.28	2.35	8.83	7.83	1.39	3.86	10.13
MSI	1.45	1.27	1.46	1.74	1.54	1.34	1.67	1.82
MPAR (m/ha)	3110.62	5557.15	2666.44	1603.54	4332.66	5134.66	3886.14	2814.63
MPFD	1.5	1.61	1.48	1.44	1.56	1.59	1.53	1.49
AWMPFD	1.46	1.45	1.42	1.47	1.49	1.4	1.47	1.50
TE (m)	99883.33	2871.32	48080.12	48931.89	128292.33	12809.62	62712.17	52770.54
ED (m/ha)	349	10.03	168	170.97	447.98	44.73	218.98	184.27
MPE (m/parche)	509.61	79.76	333.89	3058.24	517.31	122	505.74	2777.4
MeanPS (ha)	1.46	0.05	0.5	13.26	1.15	0.12	0.71	9.79
NP	196	36	144	16	248	105	124	19
MedianPS (ha)	0.11	0.02	0.15	0.1	0.06	0.03	0.14	0.05
PSCV	1014.05	128.41	214.4	378.73	1003.61	170.81	300.32	413.86
PSSD	14.81	0.06	1.08	50.23	11.59	0.2	2.13	40.52
CACV	1120.11	112.25	241.88	368.55	984.49	120.38	406.84	501.7
MCA (ha)	1.31	0.03	0.31	11.92	0.87	0.14	0.29	5.56
CASD	13.52	0.03	0.74	43.93	9.66	0.17	1.18	27.91
TCA (ha)	222.02	0.42	42.82	178.78	204.11	5.64	48.28	150.19
TCAI	77.69	24.83	59.28	84.39	71.32	45.39	54.86	80.86
CAI	59.14	4.9	48.99	5.25	82.12	14.33	58.35	9.43
IJI	19.5	0	30.91	0	45	0	71.32	0
MPI	1404.6	0.99	70.93	1554.36	364.49	3.96	194.32	3216.95
MNND	35.2	86.38	25.69	17.18	39.8	61.57	25.18	24.05

Anexo 3: Tabla 4. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Lacanjá Chansayab 2 para los años 2015 y 2018.

C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015					2018				
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase				
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32				
Carea (ha)	283.32	0.12	39.19	105.74	138.63	283.32	0.06	30.57	104.51	186.01
SDI / SEI	0.6/ 0.55					0.95/ 0.68				
AWMSI	0.99	1.33	1.99	11.02	4.17	7.83	1.24	1.61	6.71	4.78
MSI	0.62	1.31	1.35	1.77	1.58	1.54	1.28	1.28	1.72	1.65
MPAR (m/ha)	3110.62	5129.93	3280.6	3760.23	2237.69	4332.66	11033.17	3294.56	3645.16	2226.46
MPFD	1.5	1.67	1.52	1.53	1.48	1.56	1.69	1.49	1.52	1.47
AWMPFD	1.46	1.49	1.38	1.54	1.42	1.49	1.51	1.36	1.5	1.43
TE (m)	99883.33	242	19023.39	56820.61	39878.84	128292.33	163.07	15899.55	54114.66	40618.18
ED (m/ha)	349	0.85	66.83	199.6	140.09	447.98	0.57	55.85	190.1	142.69
MPE (m/parche)	509.61	80.67	275.7	1385.87	906.34	517.31	54.36	233.82	1040.67	1194.65
MeanPS (ha)	1.46	0.04	0.57	2.6	3.15	1.15	0.02	0.45	2.03	4.37
NP	196	3	69	41	44	248	3	68	52	34
MedianPS (ha)	0.11	0.04	0.05	0.08	0.21	0.06	0.02	0.07	0.09	0.12
PSCV	1014.05	80.03	253.31	505.4	364.3	1003.61	86.48	219.7	360.16	360.76
PSSD	14.81	0.03	1.44	13.16	11.48	11.59	0.02	0.99	7.31	15.76
CACV	455.02	0	216.62	811.81	330.48	453.6	0	218.98	500.63	360.45
MCA (ha)	1.2	0.01	0.63	0.72	3.32	1.26	0	0.4	0.82	3.94
CASD	6.6	0	1.37	5.84	10.98	6.87	0	0.87	4.09	14.21
TCA (ha)	210.46	0.01	27.76	69.78	112.91	213.51	0	20.98	70.32	122.22
TCAI	74.04	8.7	70.97	65.64	81.42	75.12	0	68.91	66.91	82.23
CAI	61.92	0.35	15.48	34.13	11.96	59.81	0	18.65	30.26	10.91
IJI	28.44	0	4.96	45.22	0.41	34.5	0	5.07	54.63	0
MPI	658.43	0.08	45.89	2055.39	442.54	821.42	0	10.53	1054.34	2116.89
MNND	40.5	366.01	42.59	20.59	31.04	57.1	133.67	52.81	28.04	27.21

Anexo 3: Tabla 5. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Lacanjá Chansayab 3 para los años 2015 y 2018.

C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015					2018				
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase				
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32				
Carea (ha)	283.32	1.30	58.63	98.75	124.67	283.32	1.05	64.24	93.52	124.36
SDI / SEI	1.08/ 0.78					1.08/ 0.67				
AWMSI	5.61	1.31	2.9	11.22	1.31	6.84	1.23	3.14	12.03	4.88
MSI	1.52	1.22	1.31	2.1	1.22	1.55	1.25	1.39	2	1.45
MPAR (m/ha)	3112.88	5211.22	2892.19	2726.92	5211.22	3067.95	8009.76	1442.84	2361.69	2881.21
MPFD	1.49	1.57	1.45	1.53	1.57	1.49	1.66	1.41	1.49	1.48
AWMPFD	1.44	1.4	1.39	1.55	1.4	1.47	1.42	1.41	1.56	1.43
TE (m)	119305.36	1356.21	24359.23	57732.46	13562.1	130039.91	1431.24	26806.08	62338.71	39456.33
ED (m/ha)	425.56	4.84	86.89	205.93	4.84	464.15	5.11	95.68	222.50	140.83
MPE (m/parche)	731.93	123.29	427.35	1749.47	123.29	797.79	79.51	595.69	1484.26	692.22
MeanPS (ha)	1.72	0.12	1.01	2.96	0.12	1.72	0.06	1.41	2.2	2.16
NP	163	11	57	33	11	163	18	45	42	57
MedianPS (ha)	0.16	0.09	0.2	0.15	0.09	0.16	0.01	0.44	0.13	0.17
PSCV	409.75	114.34	305.51	443.11	114.34	500.57	130.24	260.93	493.14	490.65
PSSD	7.05	0.14	3.09	13.13	0.14	8.6	0.08	3.67	10.86	10.62
CACV	318.73	99.65	278.32	859.72	233.69	381.36	72.79	248.74	1081.02	470.32
MCA (ha)	0.99	0.07	0.94	0.55	2.24	0.75	0.05	1.21	0.32	2.03
CASD	4.45	0.06	2.62	4.75	5.23	5.11	0.04	3	3.41	9.56
TCA (ha)	203.90	0.52	42.4	60.27	100.7	196.91	0.38	45.91	53.02	97.61
TCAI	72.84	40.09	73.49	61.86	81.55	70.38	34.74	72.71	57.26	79.38
CAI	73.95	2.86	16.08	38.94	16.08	93.3	2.5	13.58	60.05	17.16
IJI	43.02	0	19.54	61.51	0.31	42.84	0	18.39	61.68	0.15
MPI	540.78	1.64	126.09	1479.49	499.99	1387.31	1.43	109.1	3192.2	1457.66
MNND	50.40	215.77	53.33	29.61	35.19	50.3	162.86	53.13	27.96	33.83

Anexo 3: Tabla 6. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Nueva Palestina 1 para los años 2015 y 2018. C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015					2018				
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase				
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32				
Carea (ha)	283.32	0.78	110.82	89.23	82.53	283.32	0.54	106.66	103.04	73.03
SDI / SEI	1.11/ 0.69					1.10/ 0.68				
AWMSI	7.22	2.51	9.43	11.22	4.18	6.84	2.69	8.83	4.66	1.96
MSI	1.45	1.33	1.69	2.1	1.6	1.55	1.38	1.71	1.52	1.35
MPAR (m/ha)	3524.51	2975.05	1519.26	2726.92	3949.04	3067.95	3678.75	2881.09	3431.04	5663.83
MPFD	1.53	1.5	1.43	1.53	1.56	1.49	1.53	1.46	1.55	1.59
AWMPFD	1.47	1.4	1.49	1.55	1.52	1.47	1.41	1.48	1.49	1.38
TE (m)	115561.73	23121.33	48379.13	57732.46	32899.54	130039.91	21041.73	48032.7	33874.79	11063.36
ED (m/ha)	411.68	82.37	172.35	205.93	117.2	464.15	74.98	171.17	120.71	39.42
MPE (m/parche)	428.01	228.92	3023.70	1749.47	342.7	797.79	247.55	2528.04	319.57	194.09
MeanPS (ha)	1.04	0.4	11.6	2.96	0.33	1.72	0.45	9.59	0.37	0.37
NP	270	101	16	33	96	163	85	19	106	57
MedianPS (ha)	0.08	0.1	0.12	0.15	0.07	0.16	0.07	0.23	0.09	0.04
PSCV	1072.24	511.18	379.62	443.11	300.16	500.57	508.82	399.96	431.02	352.4
PSSD	11.15	2.05	44.03	13.13	0.99	8.6	2.31	38.34	1.58	1.30
CACV	1143.17	527.44	341.78	399.51	285.35	1055	517.62	418.34	489.85	284.68
MCA (ha)	0.84	0.38	11.78	0.09	0.54	0.86	0.43	7.48	0.14	0.5
CASD	9.65	1.98	40.25	0.37	1.55	9.29	2.25	31.3	0.68	1.42
TCA (ha)	208.42	26.71	153.09	12.29	16.33	208.71	26.06	149.62	18.53	14.49
TCAI	74.37	66.43	82.5	38.91	71.32	74.49	67.7	82.18	47.79	69.54
CAI	88.49	25.33	4.64	47.81	10.7	86.73	21.41	7.14	47.82	10.35
IJI	57.96	0	63.19	56.04	0.5	57.9	0	62.98	55.02	0
MPI	446.79	54.79	672.12	31.31	33.1	283.09	43.13	310.9	103.49	17.81
MNND	55.50	51.66	24.88	52.5	76.64	52	46.90	32.32	46.03	80.34

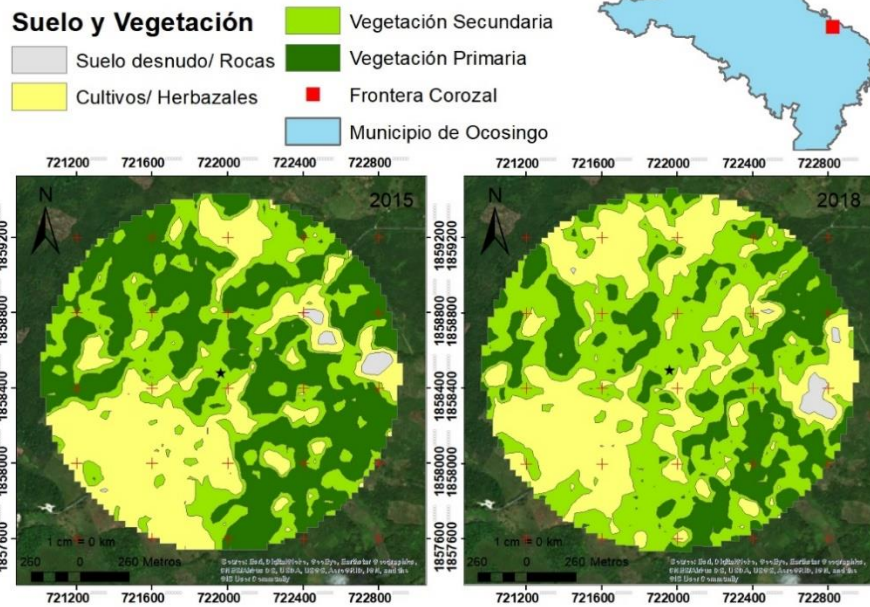
Anexo 3: Tabla 7. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Nueva Palestina 2 para los años 2015 y 2018. C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

Índice/ Métrica	2015					2018				
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase				
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32				
Carea (ha)	283.32	0.78	110.82	89.23	82.53	283.32	0.54	104.66	103.04	73.03
SDI / SEI	1.11/ 0.69					1.10/ 0.68				
AWMSI	5.8	1.29	3.12	12.21	2.53	5.93	1.3	2.9	11.46	2.74
MSI	1.51	1.27	1.44	1.72	1.45	1.5	1.55	1.47	1.74	1.36
MPAR (m/ha)	2910.18	2500.75	2639.63	2666.05	2894.77	3616.19	8312.78	2098.49	4108.47	3406.89
MPFD	1.49	1.5	1.46	1.51	1.49	1.51	1.74	1.44	1.56	1.49
AWMPFD	1.43	1.4	1.38	1.55	1.37	1.43	1.41	1.37	1.53	1.38
TE (m)	111468.27	848.98	31062.98	52693.61	26855.15	104493.39	731.27	29495.34	50472.32	23777.35
ED (m/ha)	363.85	2.77	101.39	172	87.66	341.18	2.39	96.31	164.8	77.64
MPE (m/parche)	819.62	141.5	675.28	1424.15	583.81	829.31	81.25	797.17	1682.41	485.25
MeanPS (ha)	2.25	0.13	2.6	2.6	1.95	2.43	0.06	3.13	3.67	1.63
NP	136	6	46	37	46	126.00	9	37	30	49
MedianPS (ha)	0.15	0.09	0.17	0.12	0.14	0.14	0.01	0.79	0.08	0.11
PSCV	443.2	92.2	406.32	532.79	267.99	458.30	221.31	339.58	492.4	342
PSSD	9.98	0.12	10.58	13.86	5.22	11.14	0.13	10.62	18.06	5.59
CACV	342.33	73.02	396.08	937.25	250.4	373.04	0	363.31	844.43	276.14
MCA (ha)	1.23	0.08	2.6	0.55	1.93	1.57	0.23	2.6	0.91	2.15
CASD	6.51	0.06	10.29	5.18	4.84	7.88	0	9.44	7.71	5.92
TCA (ha)	230.24	0.32	98.76	59.7	71.47	236.45	0.23	96.1	75.76	64.36
TCAI	75.24	40.16	82.46	62.23	79.85	77.24	43.18	83.02	68.88	80.59
CAI	61.11	1.31	12.42	35.29	12.09	49.32	0.33	12.09	27.11	9.8
IJI	42.19	0	11.13	62.88	0	41.54	0	9.33	62.71	0.24
MPI	713.38	0.03	624.24	1633.55	88.76	495.69	0.01	240.17	1600.99	148.83
MNND	50.90	285.91	39.01	37.28	45.59	66.1	466.4	35.65	43.66	58.64

Anexo 3: Tabla 8. Índices y Métricas del Paisaje y clases del sitio de reproducción Nueva Palestina 3 para los años 2015 y 2018. C1: Agua/Nubosidad, C2: Suelo desnudo/Rocas, C3: Cultivos/Herbazales, C4: Vegetación Secundaria y C5: Vegetación Primaria.

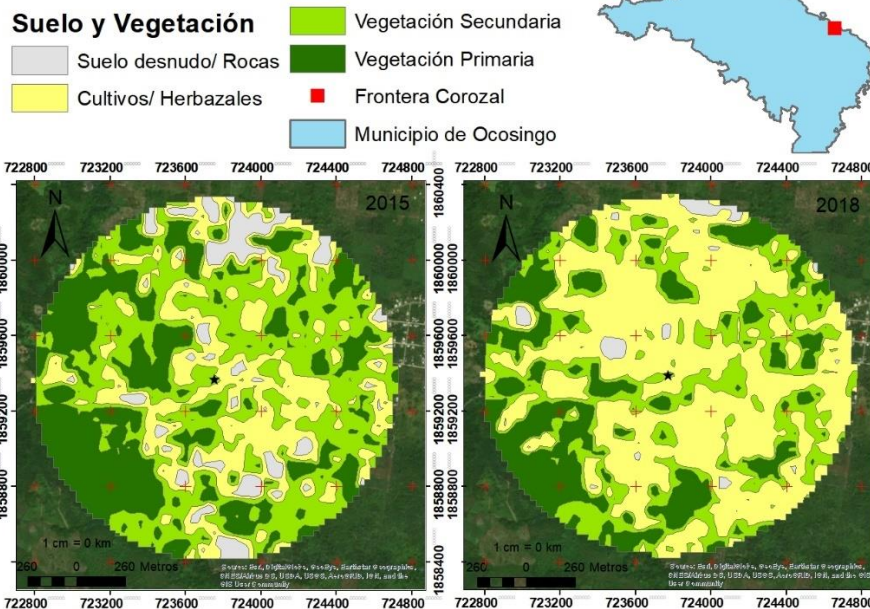
Índice/ Métrica	2015					2018					
	Nivel/ Clase					Nivel/ Clase					
	Todas	C2	C3	C4	C5	Todas	C1	C2	C3	C4	C5
AT (ha)	283.32					283.32					
Carea (ha)	283.32	5.68	170.88	44.14	62.98	283.32	5.37	21.95	159.21	54.00	43.34
SDI / SEI	1.01/ 0.73					1.20/ 0.75					
AWMSI	4.31	1.21	4.65	5.53	2.82	4.92	1.23	1.89	5.65	5.94	2.94
MSI	1.49	1.27	1.53	1.6	1.45	1.54	1.65	1.37	1.52	1.72	1.41
MPAR (m/ha)	4191.6	4813.62	4564.73	4022.64	3706.3	3923.09	5196.93	4140.8	1381.58	5289.18	3034.42
MPFD	1.55	1.57	1.57	1.55	1.51	1.52	1.54	1.52	1.42	1.57	1.48
AWMPFD	1.4	1.34	1.39	1.5	1.37	1.42	1.28	1.35	1.42	1.5	1.39
TE (m)	74008.99	3990.18	24232.47	30304.32	15482.03	85423.73	1224.31	7933.5	30144.47	32582.36	13539.09
ED (m/ha)	260.89	14.07	85.42	106.83	54.58	300.94	4.31	27.95	106.19	114.78	47.7
MPE (m/parche)	560.67	137.59	1730.89	481.02	595.46	749.33	408.1	293.83	1674.69	775.77	564.13
MeanPS (ha)	2.15	0.2	12.21	0.7	2.42	2.49	1.79	0.81	8.84	1.29	1.81
NP	132	29	14	63	26	114	3	27	18	42	24
MedianPS (ha)	0.07	0.07	0.07	0.07	0.06	0.11	0.19	0.09	0.18	0.09	0.15
PSCV	695.17	174.28	349.21	450.71	337.31	581.6	133.83	290.78	387.44	361.40	323.57
PSSD	14.94	0.34	42.62	3.16	8.17	14.48	2.39	2.36	34.27	4.65	5.84
CACV	667.85	148.43	292.54	627.84	270.02	539.61	95.27	243.97	378.92	400.66	318.92
MCA (ha)	1.75	0.21	15.44	0.27	3.31	1.81	2.3	1	8.66	0.47	1.64
CASD	13.36	0.32	45.16	1.71	8.93	12.3	2.19	2.45	32.81	1.9	5.24
TCA (ha)	236.05	3.4	154.36	25.35	52.94	227.88	4.6	17.05	138.54	33.18	34.52
TCAI	83.33	60.47	90.46	57.48	84.15	80.41	85.9	77.66	87.24	61.34	79.89
CAI	47.66	5.65	3.53	32.83	5.65	44.46	0.71	6	5.65	24.7	7.41
IJI	53.45	0	43.39	62.85	0.36	48.78	0	30.56	41.52	48.34	0.58
MPI	128.96	1.37	620.3	92.12	107.48	312.04	18.72	6.44	1209.37	293.02	21.96
MNND	61.5	82.01	58	44.85	80.12	64.6	37.8	105.11	42.94	46.45	65.99

FC 1



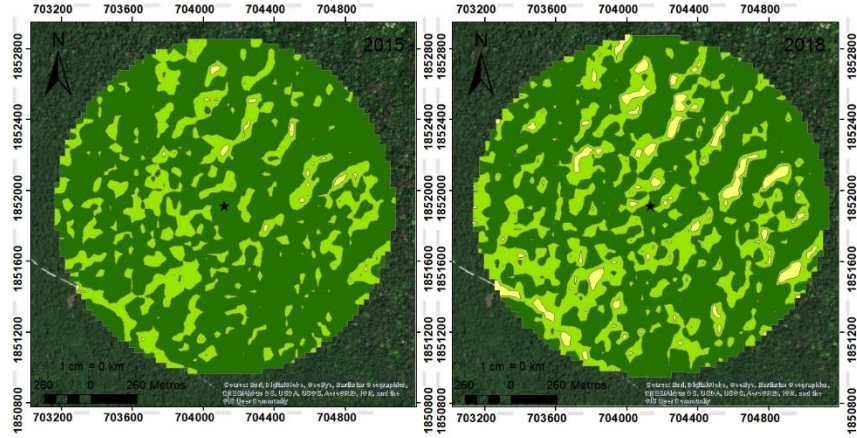
Anexo 2: Figura 1. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Frontera Corozal 1, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

FC 2



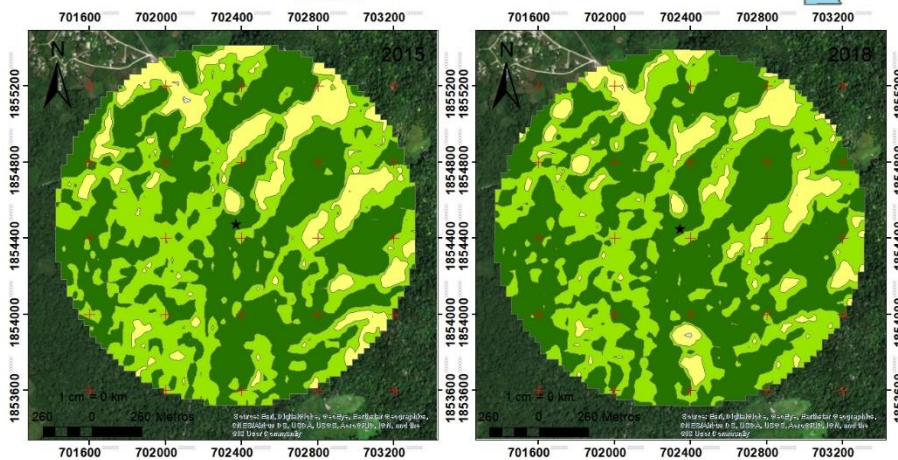
Anexo 2: Figura 2. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Frontera Corozal 2, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

LC 1



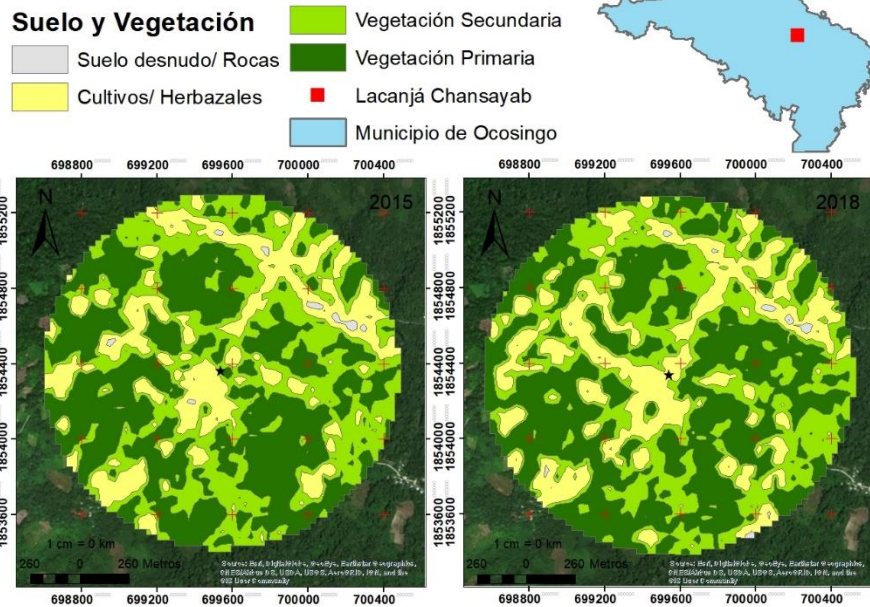
Anexo 2: Figura 3. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Lacanjá Chansayab 1, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

LC 2



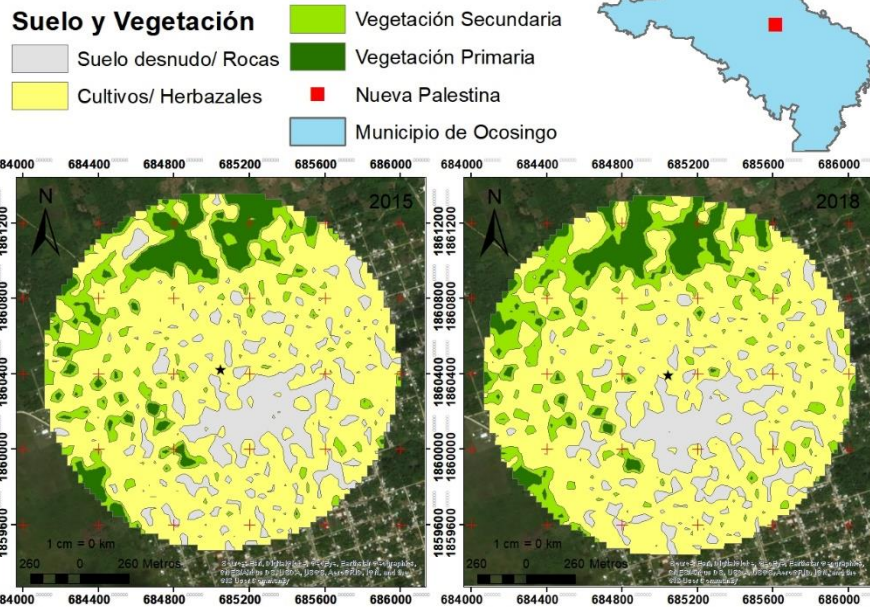
Anexo 2: Figura 4. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Lacanjá Chansayab 2, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

LC 3



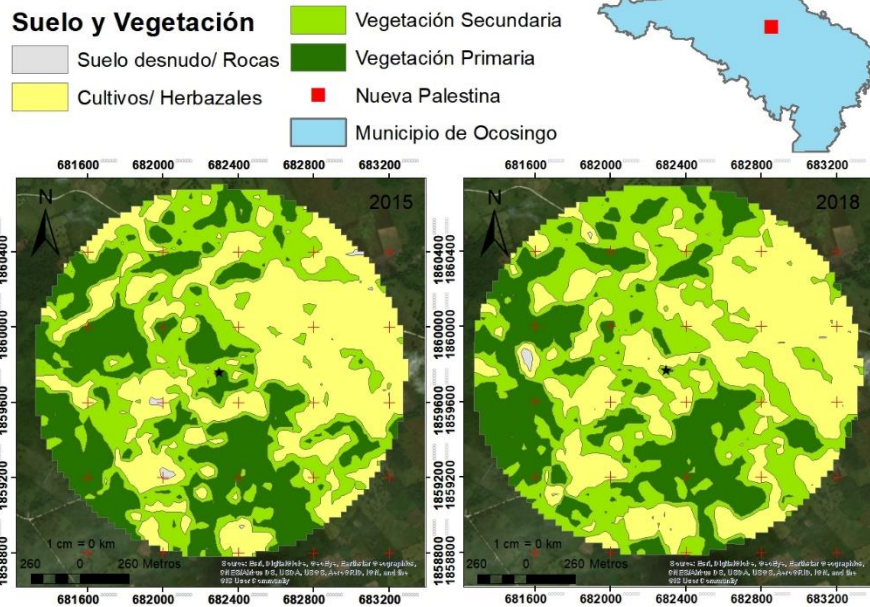
Anexo 2: Figura 5. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Lacanjá Chansayab 3, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

NP 1



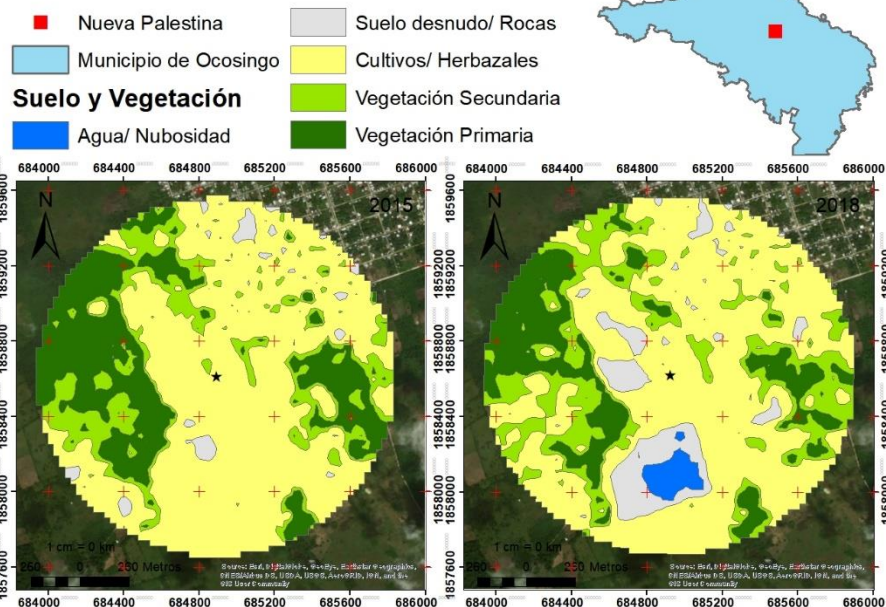
Anexo 2: Figura 6. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Nueva Palestina 1, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

NP 2



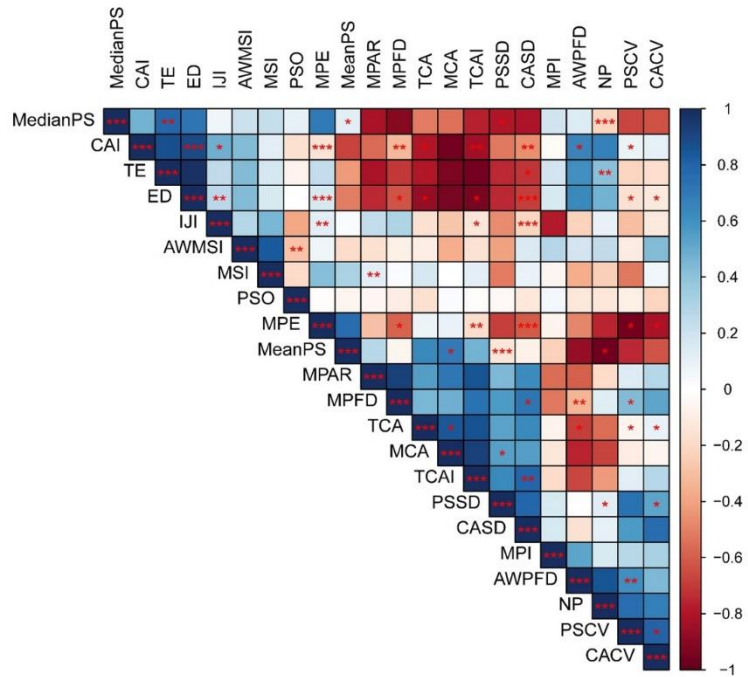
Anexo 2: Figura 7. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Nueva Palestina 2, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

NP 3

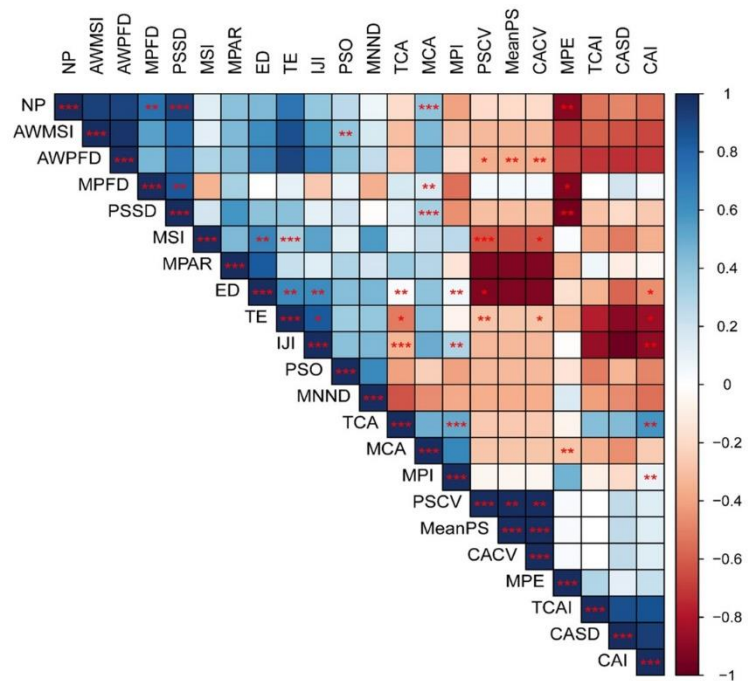


Anexo 2: Figura 8. Cambio en la vegetación y el suelo para el Paisaje y las clases correspondiente al sitio de reproducción Nueva Palestina 3, Selva Lacandona, Ocosingo, Chiapas en el período de cuatro años (2015-2018).

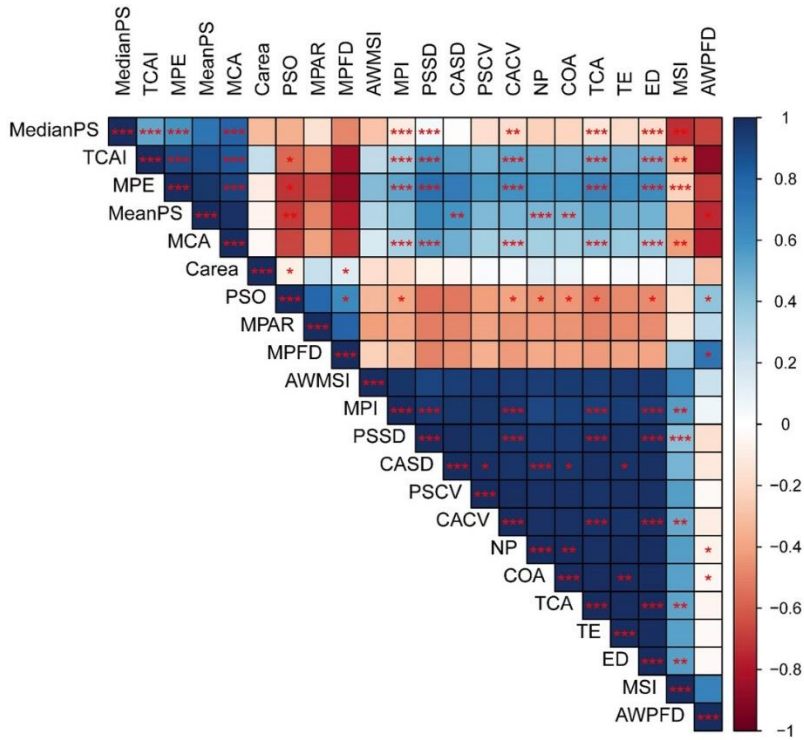
Anexo 3. La PSO y su relación con los índices y métricas a nivel de Paisaje.



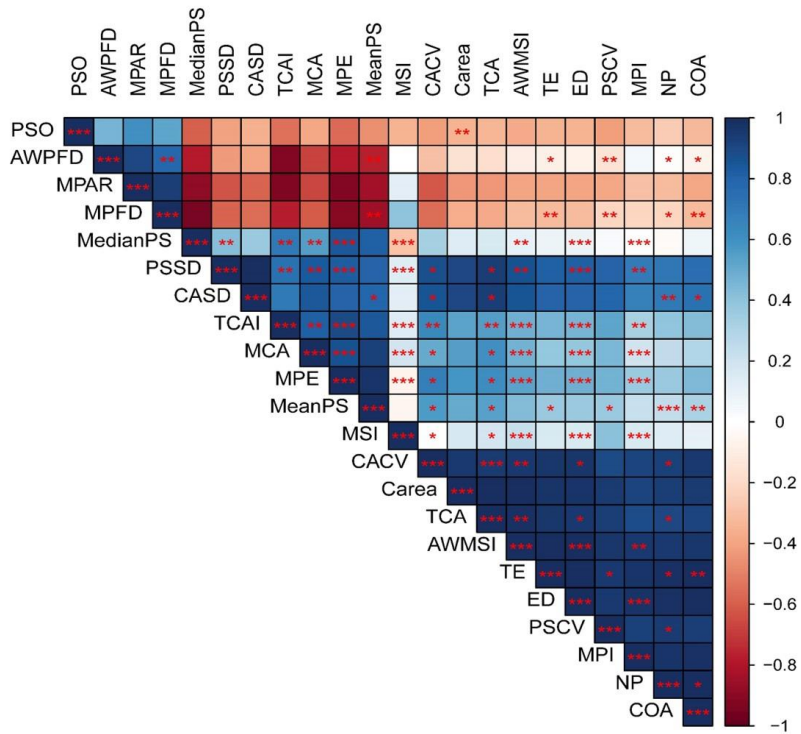
Anexo 3: Figura 1. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO a nivel de Paisaje para el año 2015. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



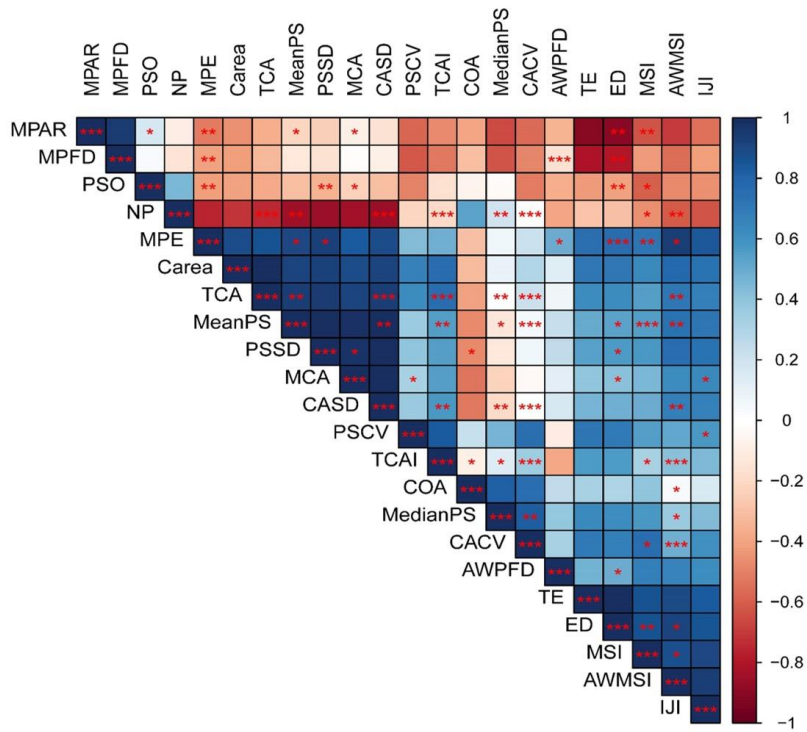
Anexo 3: Figura 2. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO a nivel de Paisaje para el año 2015. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



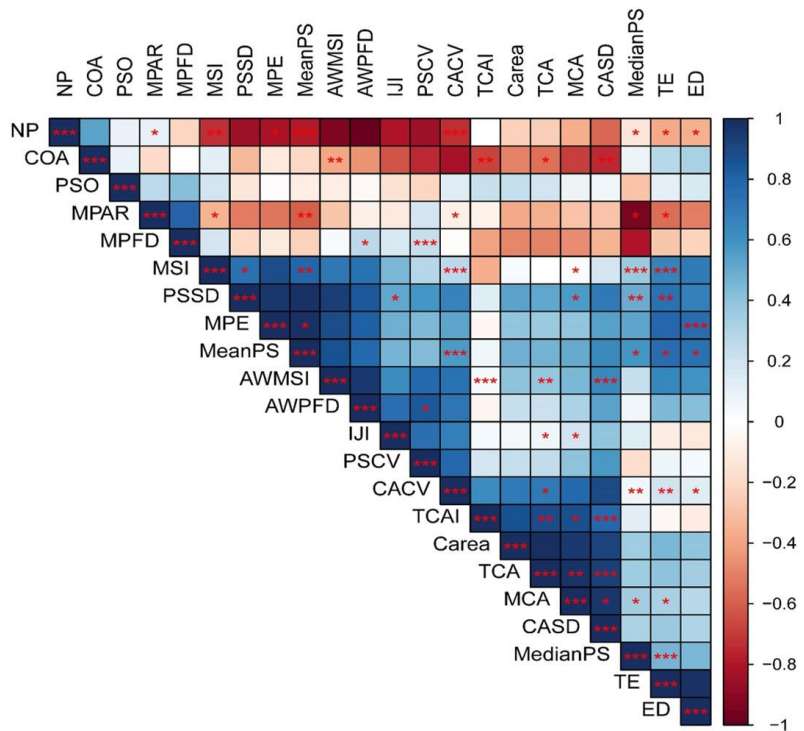
Anexo 3: Figura 3. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 2 (Suelo desnudo/ Rocas) para el año 2015. (*- p= 0.05; **- p= 0.01; ***- p=0.001).



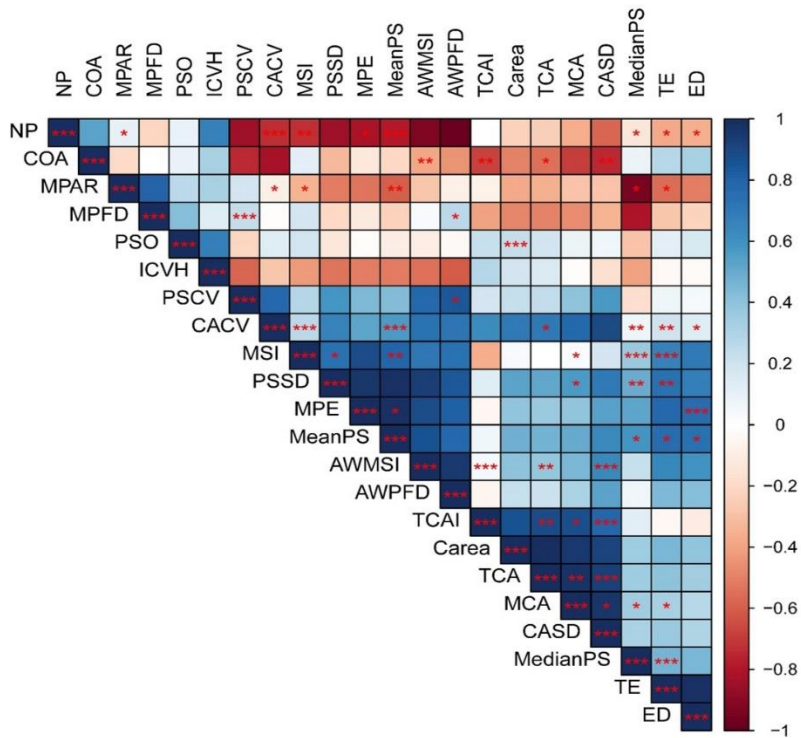
Anexo 3: Figura 4. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 2 (Suelo desnudo/ Rocas) para el año 2018. (*- p= 0.05; **- p= 0.01; ***- p=0.001).



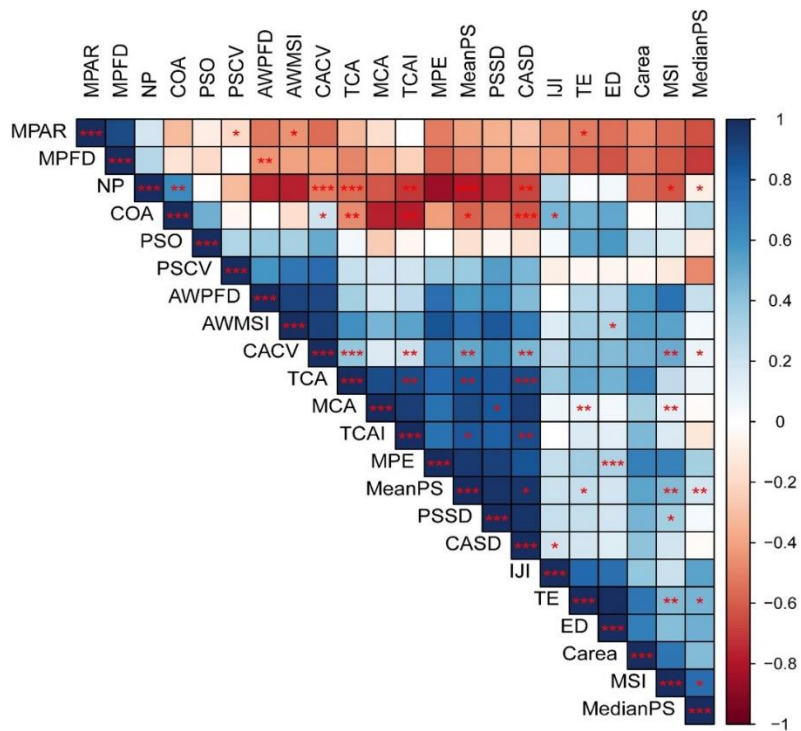
Anexo 3: Figura 5. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 3 (Cultivos/ Herbazales) para el año 2015. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



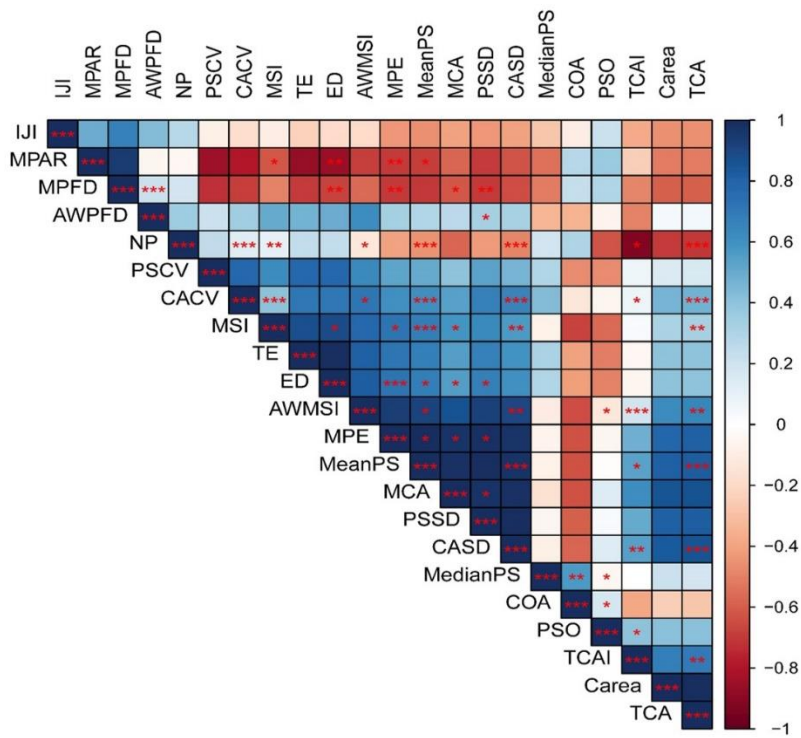
Anexo 3: Figura 6. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 3 (Cultivos/ Herbazales) para el año 2018. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



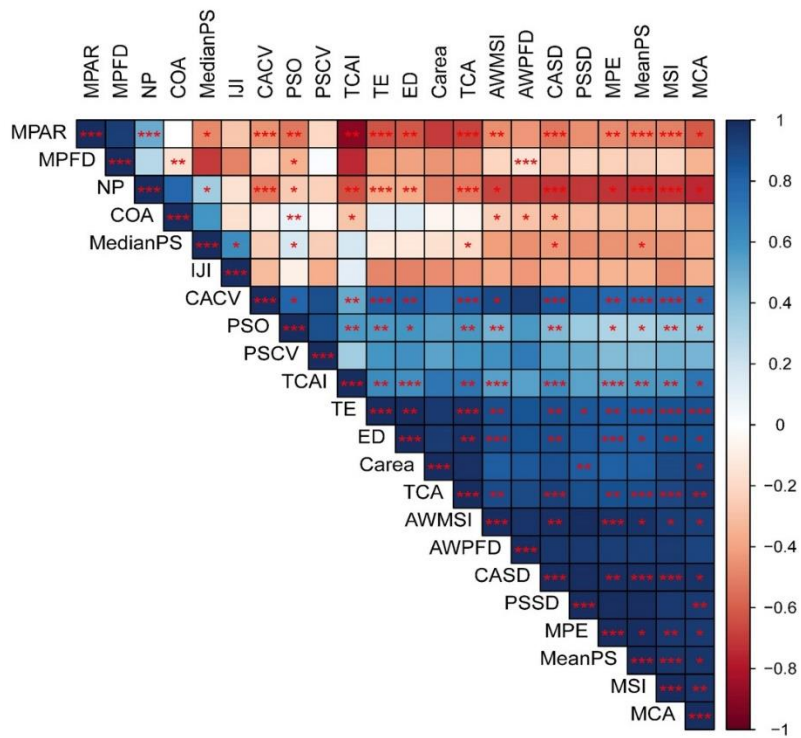
Anexo 3: Figura 7. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 4 (Vegetación Secundaria) para el año 2015. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



Anexo 3: Figura 8. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 4 (Vegetación Secundaria) para el año 2018. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



Anexo 3: Figura 9. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 5 (Vegetación Primaria) para el año 2015. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).



Anexo 3: Figura 10. Matriz de correlación para las métricas e índices y la PSO para la clase 5 (Vegetación Primaria) para el año 2018. (*- $p= 0.05$; **- $p= 0.01$; ***- $p=0.001$).