

Ecología

Influencia de los gradientes ambientales en la abundancia de tres especies de renacuajos asociados a charcas permanentes y temporales

Environmental variables influencing three tadpole species' abundance in temporary and permanent ponds

Jenny del Carmen Estrada-Montiel ^a, Liliana Ríos-Rodas ^b, Judith A. Rangel-Mendoza ^{a, *}, José Rogelio Cedeño-Vázquez ^c, J. Nicolas Urbina-Cardona ^d y Claudia Elena Zenteno-Ruiz ^a

^a Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Biológicas, Carretera Villahermosa-Cárdenas Km 0.5 s/n, entronque a Bosque de Saloya, 86150 Villahermosa, Tabasco, México

^b Universidad Popular de la Chontalpa, División de Ciencias Básicas e Ingeniería, Carretera Cárdenas-Huimanguillo Km. 2.5. R/a Paso y Playa, 86500 Cárdenas, Tabasco, México

^c El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Av. Centenario Km 5.5, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México

^d Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Departamento de Ecología y Territorio, Carretera 7 N 40-62, Bogotá, Colombia

*Autor para correspondencia: judith.rangel@ujat.mx (J.A. Rangel-Mendoza)

Recibido: 20 enero 2023; aceptado: 27 septiembre 2024

Resumen

El objetivo de la investigación fue analizar la influencia de las variables bióticas y abióticas en los gradientes ambientales sobre la abundancia de 3 especies de renacuajos asociados a charcas permanentes y temporales en un arroyo tropical del sureste de México. La búsqueda de los individuos y el registro de variables ambientales se realizaron de marzo a julio de 2021. Se registraron un total de 975 renacuajos de 3 especies: *Lithobates vaillanti*, *Incilius valliceps* y *Exerodonta bivocata*; esta última se encontró exclusivamente en charcas ubicadas en vegetación primaria, concluyendo que es especialista de hábitats conservados. El análisis multivariante de varianza (Permanova), determinó que el tipo de vegetación tuvo un efecto significativo sobre las variables medidas en cada gradiente ambiental (pseudo-F = 3.46, p [perm] = 0.0015). El modelo lineal basado en distancias DistLM sugiere que la abundancia total de los renacuajos es explicada por la temperatura, la salinidad y el pH del agua. Este estudio proporciona información clave sobre cómo los gradientes ambientales influyen en la abundancia de los renacuajos, lo cual es fundamental para la conservación y manejo de organismos especialistas, de escaso conocimiento sobre sus modos reproductivos o que se encuentren en alguna categoría de riesgo.

Palabras claves: Anuros; Arroyo tropical; Tipo de vegetación; Variables abióticas; Variables bióticas

Abstract

The objective of the research was to analyze the influence of the biotic and abiotic variables in environmental gradients on the abundance of 3 tadpole species associated with permanent and temporary ponds in a tropical stream in southeastern Mexico. The search for individuals and the environmental variables records were carried out from March to July 2021. A total of 975 tadpoles of 3 species were recorded: *Lithobates vaillanti*, *Incilius valliceps*, and *Exerodonta bivocata*, and this last species was recorded exclusively in ponds located in primary vegetation, so this anuran is a specialist of conserved habitats. Permutational Multivariate Analysis of Variance (Permanova) determined that vegetation type had a significant effect on the variables recorded in each environmental gradient (pseudo-F = 3.46, p [perm] = 0.0015). Distance-based Linear Model (DistLM) of tadpole assemblage suggests that total tadpole abundance is explained by water temperature, salinity and pH. This study provides key information about how environmental gradients influence tadpole abundance. This is fundamental for the conservation and management of specialist organisms that are poorly known for their reproductive modes or are in some category of risk.

Keywords: Anurans; Tropical stream; Vegetation type; Abiotic variables; Biotic variables

Introducción

El hábitat es un espacio específico que reúne condiciones bióticas y abióticas indispensables para la presencia y distribución de una especie (Delfin-Alfonso et al., 2014), por lo cual, la selección del hábitat por parte de los individuos es crucial para asegurar su supervivencia en cualquiera de sus etapas de desarrollo (Ernst et al., 2012). En especies ovíparas, los adultos son quienes seleccionan el sitio para la puesta de sus huevos y de esta manera el hábitat en donde se desarrollan las crías (Both et al., 2011), algunas características extrínsecas que influyen en la selección del sitio para ovopositar son: 1) la cobertura del dosel, que influye en la regulación de la temperatura del agua; 2) el porcentaje de hojarasca utilizado como refugio y sitio de forrajeo; 3) las propiedades fisicoquímicas del agua como conductividad, pH y oxígeno disuelto, implicadas en el desarrollo de los individuos (Borges-Júnior y Rocha, 2013; Camacho-Rozo y Urbina-Cardona, 2021; Sah y Grafe, 2020; Thomas et al., 2019); 4) el tipo de sustrato, que puede afectar las condiciones microambientales, como la estabilidad, la temperatura y la oxigenación del agua, esenciales para el desarrollo de los huevos y larvas (Wiens, 1972; Melo et al., 2018). Un factor intrínseco que influye en la selección de los sitios de ovoposición es la duración de la metamorfosis, las especies con renacuajos que presentan un ciclo larvario largo seleccionan charcas permanentes, mientras que aquellas que tienen un periodo de metamorfosis corto utilizan charcas temporales (Borges-Júnior y Rocha, 2013; Peltzer y Lajmanovich, 2004).

Los renacuajos son herbívoros especializados, se nutren a través de la filtración de algas adheridas a diferentes sustratos, de plancton y de la materia orgánica presentes en los sedimentos de los cuerpos de agua. De esta manera

evitan la eutrofización e intervienen en la dinámica de los nutrientes en los hábitats acuáticos (Jacobson et al., 2019; Mohnke y Rödel, 2009; Ranvestel et al., 2004). A pesar de la importancia ecológica de los renacuajos, la mayoría de los estudios realizados se enfocan en estudiar su ecología y describir la diversidad de anuros en sitios determinados (Leyte-Manrique et al., 2018; Martín-Regalado et al., 2016; Reyna-Bustos et al., 2022; Ríos-Rodas et al., 2020). Para el caso de los renacuajos, las investigaciones incluyen descripciones taxonómicas (Canseco Márquez et al., 2003; Canseco-Márquez y Gutiérrez Mayén, 2010; Kaplan y Heimes, 2015), estudios experimentales para conocer la supervivencia de los renacuajos expuestos a distintas concentraciones de salinidad (Woolrich-Piña et al., 2015, 2017), la tasa de malformaciones por exposición a contaminantes (Aguillón-Gutiérrez y Ramírez-Bautista, 2015), pero se han dejado de lado las investigaciones acerca de la influencia de los gradientes ambientales sobre la selección de las charcas para la ovoposición y el desarrollo de renacuajos.

Los gradientes ambientales se refieren a las variaciones espaciales y temporales en las condiciones abióticas y bióticas que influyen en la estructura y dinámica de las comunidades acuáticas (Ouchi-de Melo et al., 2017; Schalk et al., 2017). En este estudio, consideramos gradientes ambientales que incluyen las variables fisicoquímicas del agua (temperatura, salinidad y pH), la estructura de la vegetación circundante (vegetación primaria, secundaria y recién talada) y las características de las charcas (permanentes y temporales). Por lo cual, el objetivo de la presente investigación fue analizar la influencia de las variables bióticas y abióticas en los gradientes ambientales sobre la abundancia de 3 especies de renacuajos asociados a charcas permanentes y temporales en un arroyo tropical del sureste de México. Nuestra hipótesis indica que las

variaciones en los factores bióticos y abióticos, así como los componentes del hábitat a lo largo de los gradientes ambientales, influyen significativamente en la abundancia relativa de las 3 especies de renacuajos en charcas permanentes y temporales del arroyo, y se registra una mayor abundancia de individuos en charcas permanentes debido a las condiciones más estables y favorables para su desarrollo.

Materiales y métodos

El trabajo de campo se realizó en el arroyo La Escalera en el ejido Villa de Guadalupe (17°21'38.23"N, 93°36'30.97"O), que forma parte del Complejo Ecoturístico Agua Selva, en el municipio de Huimanguillo, Tabasco, México (fig. 1). El área se ubica en la zona montañosa de la región fisiográfica Sierra Norte de Chiapas, con 200 a 1,000 m snm (Alejandro-Montiel et al., 2010; Montalvo-Vargas y Castillo-Ramiro, 2018). La temperatura media anual es de 20.6 °C, presenta un clima cálido húmedo (Af), con lluvias todo el año y una precipitación media anual de 3,638 mm, lo cual contribuye a la formación de más de 100 cascadas de aguas cristalinas (algunas permanentes y otras temporales), pozas de formación natural y arroyos permanentes continuos que son aprovechados por la comunidad local para realizar actividades cotidianas y ecoturísticas (Alejandro-Montiel et al., 2010; Carvajal-Hernández et al., 2018; Castillo-Acosta et al., 2019). A lo largo del arroyo se distinguen 3 tipos de ambientes de acuerdo con el tipo y estado de la vegetación circundante: 1) vegetación primaria (VP; fig. 2a), constituida por una selva alta perennifolia con árboles de hasta 45 m de altura como palo mulato (*Bursera simaruba*), caoba (*Swietenia macrophylla*), ramón (*Brosimum alicastrum*), ceiba (*Ceiba petandra*), zopo (*Guatteria anomala*), jobo (*Spondias mombin*) y una gran diversidad de epífitas como orquídeas, helechos y musgos (Palma-López et al., 2019); 2) vegetación secundaria de selva alta perennifolia (VS; fig. 2b), caracterizada por árboles de 10 a 20 m de altura como guarumo (*Cecropia obtusifolia*), ciruelillo (*Trichilia havanensis*) y naranjillo (*Bernardia interrupta*) (Carvajal-Hernández et al., 2018; Palma-López et al., 2011; Rodríguez y Banda, 2016); y 3) vegetación recién talada (VRT; fig. 2c), que se consideró como pequeños fragmentos (2.5 ha aproximadamente) de vegetación secundaria con arbustos menores a 4 m de altura inmersos en espacios abiertos generados por la tala, como resultado de la acción de las comunidades humanas para disponer de terrenos que les permitieran acceder a programas gubernamentales de desarrollo rural (Challenger y Soberano, 2018). De acuerdo con los pobladores, la tala en este sitio ocurrió aproximadamente 2 meses antes de iniciar el trabajo de campo.

Se realizaron muestreos diurnos de 10:00-15:00 h, iniciando la búsqueda en los transectos de menor altitud para evitar pseudoréplicas de individuos arrastrados por la corriente (Strauß et al., 2010); el trabajo de campo se llevó a cabo de marzo a julio de 2021, con un esfuerzo de muestreo de 5 h, por 5 personas durante 2 días, obteniendo un total de 250 horas/hombres para todo el muestreo. Para el registro de los renacuajos se establecieron 5 transectos a lo largo del arroyo, 1 en VP, y 2 en VS y VRT. Cada transecto midió 200 m de largo con un ancho que varió de 10 a 15 m, todos los transectos estuvieron separados por 50 m para asegurar la independencia de los datos, con una separación mínima de 200 m entre cada tipo de vegetación. En cada transecto se localizaron charcas permanentes y temporales. Las permanentes estuvieron conectadas a la corriente del arroyo o con algún tipo de filtración superficial; mientras que las temporales fueron aquellas que se quedan sin agua en la temporada seca y se encuentran separadas del afluente principal (arroyo) por un mínimo de 2 m (Eterovick y Souza, 2003). En cada charca se buscaron renacuajos que comprenden las etapas 24 a la 41, de acuerdo con la escala de Gosner (1960), en ellas aún no hay desarrollo de extremidades y, por lo tanto, no es posible su movimiento entre las charcas (Eterovick y Souza, 2003). Para determinar la abundancia relativa, se contabilizaron visualmente los renacuajos presentes en cada una de las charcas por 5 min.

La identidad taxonómica de los renacuajos se determinó in situ, utilizando las claves dicotómicas de Köhler (2011), Limbaugh y Volpe (1957), Mijares-Urrita (1998), Segura-Solís y Bolaños (2009), los individuos que no fue posible identificar de este modo, se colectaron bajo el permiso con oficio SGPA/DGVS/00962/22. La captura se realizó utilizando redes de inmersión de diferentes dimensiones (21.5 × 17.8 cm; 10 × 8 cm), se separaron por morfoespecie y se colocaron en contenedores de 500 ml, con agua de la charca. Los organismos se trasladaron al laboratorio de la Colección de Anfibios y Reptiles de Tabasco (CART), de la División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco para su posterior identificación.

Para definir los gradientes ambientales en el área de estudio, se consideró un conjunto de variables abióticas y bióticas en las charcas permanentes y temporales. Dentro de las variables abióticas se consideró la altitud, la cual se obtuvo con un sistema de geoposicionamiento global (GPS 64S, marca GARMIN); la temperatura, la conductividad, el oxígeno disuelto y la salinidad del agua se midieron con una sonda multiparamétrica Pro-230, marca YSI® Professional Series. Para medir el pH se utilizó un medidor de bolsillo marca pHep®5 de pH/temperatura con resolución 0.01, la profundidad de la hojarasca y

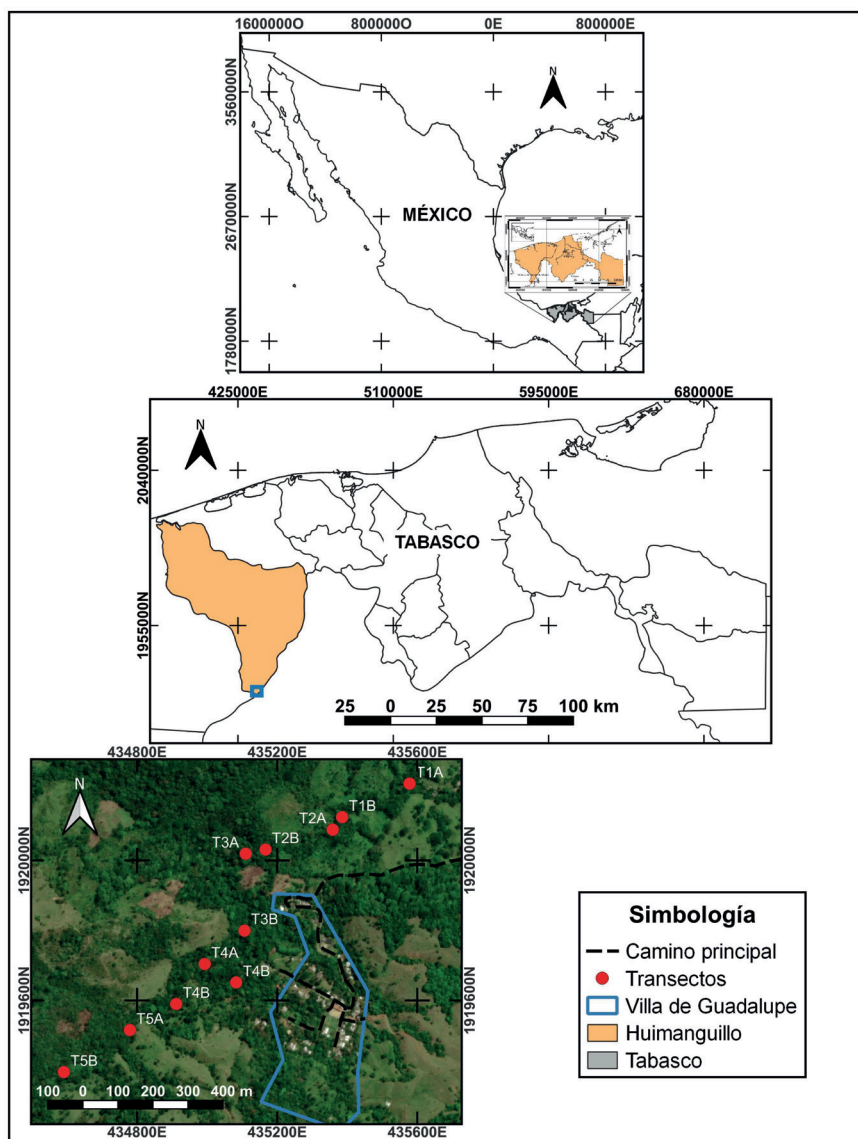


Figura 1. Área de estudio en la selva alta perennifolia de la Sierra Norte de Chiapas en el municipio de Huimanguillo, Tabasco, México. La figura superior muestra la ubicación del área de estudio dentro de México, la figura intermedia señala en el recuadro azul la ubicación del área de estudio dentro del estado de Tabasco y la figura inferior indica la distribución de los transectos de búsqueda de las charcas sobre el arroyo La Escalera. Mapa elaborado por Josué García León.

de las charcas se midieron con una regla de 30 cm. En cada muestreo y en cada una de las charcas evaluadas se tomaron 3 medidas de las variables antes mencionadas, con el propósito de obtener un promedio para cada charca (Cruz-Ramírez et al., 2018). Posteriormente, se identificó el tipo de sustrato presente en cada una de las charcas: arenoso, limoso, arcilloso (Eterovick y Souza, 2003; Melo et al., 2018).

Las variables bióticas se calcularon en cada muestreo y en cada una de las charcas evaluadas, por ejemplo, la cobertura del dosel (CD), se midió con un densiómetro esférico cóncavo, para ello se realizaron 4 lecturas con dirección a los puntos cardinales a una altura de 1.30 m sobre el suelo, los valores se promediaron y, posteriormente, se multiplicaron por la constante 1.04 (Lemmon, 1956), dando como resultado el porcentaje



Figura 2. Vista de los tipos de ambientes presentes en el sitio de estudio en la Sierra Norte de Chiapas, municipio de Huimanguillo Tabasco, México. a) Vegetación primaria de selva alta perennifolia, b) vegetación secundaria, c) vegetación recién talada.

de la CD. Además, se consideraron como presentes o ausentes los siguientes componentes del hábitat: rocas, vegetación acuática, pastos, raíces, troncos y corriente del agua (Strauß et al., 2010), así como los organismos acuáticos (peces, gasterópodos y decápodos).

Una vez en el laboratorio, los renacuajos se mantuvieron en acuaterrarios siguiendo las recomendaciones de Poole y Grow (2012), con algunas modificaciones para asegurar la supervivencia de los organismos, como utilizar agua purificada con baja concentración de sales. Los acuaterrarios se oxigenaron con bombas de aire para peceras y plantas acuáticas, como sustrato se utilizó grava para acuario. Los renacuajos se alimentaron cada 48 h con cantidades pequeñas de espinacas previamente desinfectadas; después de 15 min se retiraron los excedentes de mayor tamaño para evitar enfermedades en los organismos (La Marca y Castellanos, 2018). Una vez que los individuos completaron su metamorfosis, fueron identificados a nivel de especie con las claves antes mencionadas; posteriormente, fueron liberados en el sitio de captura. Para el caso exclusivo de *Exerodonta bivocata*, se colectaron 5 individuos para conservarlos en la CART, se sacrificaron con etanol al 4% y, posteriormente, fueron fijados con formol tamponado (neutro) al 10% por 2

semanas, transcurrido ese tiempo fueron preservados en alcohol etílico al 30% (Cortez et al., 2006).

Análisis de datos. El grado de asociación de cada especie con los tipos de vegetación y charcas, se analizó a través de un mapa de calor representado a partir del índice de asociación de Whittaker (Somerfield y Clarke, 2013). El mapa de calor es una herramienta gráfica que se utiliza para representar, en 2 dimensiones, una matriz de datos mediante un gradiente de colores. Cada color representa el valor numérico del índice de Whittaker, con colores que varían desde tonos fríos (como el azul), para indicar valores bajos de asociación de la abundancia de una especie por una charca, hasta tonos cálidos (como el rojo) para valores altos; lo que permite identificar visualmente patrones, agrupaciones o tendencias dentro de los datos, a partir de las abundancias de las especies en cada charca; adicionalmente, se realiza una clasificación, la cual se visualiza como un clúster de agrupamiento entre estos cuerpos de agua. Posteriormente, se aplicó un análisis Permanova para determinar el efecto del tipo de vegetación sobre las variables ambientales (factor fijo con 3 niveles: vegetación primaria, vegetación secundaria y vegetación recién talada), el tipo de charca (factor fijo con 2 niveles: permanente y temporal), la altitud y sus interacciones. Las

variables ambientales fueron previamente estandarizadas y convertidas en una matriz de distancias euclidianas. El Permanova se realizó bajo una suma parcial de cuadrados (tipo III) y 9,999 permutaciones de los residuales bajo un modelo reducido (Anderson y Ter-Braak, 2003). Los valores significativos y sus interacciones se analizaron mediante una comparación a posteriori con el estadístico “t de student” y 9,999 permutaciones.

Para ver gráficamente los resultados del Permanova sobre el gradiente ambiental, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA), donde se representa la asociación de las variables, solo se visualizaron las variables con valores de correlación de Pearson mayores de 0.5 con alguno de los 2 primeros ejes de ordenación. Adicionalmente, se realizó un gráfico de burbujas sobre el PCoA para representar gráfica y descriptivamente la relación entre las variables ambientales con la abundancia total de renacuajos, cuanto más grande fuera la burbuja, mayor sería el número de renacuajos (Clarke y Gorley, 2015).

Las diferencias entre la abundancia total de los renacuajos y por especie se evaluaron utilizando una matriz de abundancia la cual se transformó a raíz cuadrada y posteriormente se generó una matriz de distancias euclidianas; el diseño del Permanova siguió los parámetros descritos anteriormente para las variables ambientales. Finalmente, se realizó un análisis de correlación de Pearson con el fin de determinar la relación lineal entre las variables ambientales y descartar aquellas variables colineales con un coeficiente mayor a 0.7 para análisis posteriores. A fin de seleccionar los modelos que mejor explican la abundancia total de los renacuajos y de cada especie, en función de las variables ambientales, se usó un modelo lineal basando en distancias DistLM (Anderson et al., 2008). El DistLM, es una técnica estadística que permite analizar las relaciones entre una matriz de similitud como variable de respuesta (que en este caso son las abundancias de cada especie convertida en una matriz de distancia euclidiana entre charcas) y un conjunto de variables ambientales predictoras, previamente estandarizadas (que se agrupan a partir de una matriz de distancias euclidianas entre charcas). Se basa en descomponer la varianza de esta matriz de distancias euclidianas de las abundancias (como variable de respuesta) con respecto a las distancias euclidianas de las variables predictoras, permitiendo así identificar qué variables predictoras tienen una influencia sobre la abundancia total y de cada especie de anuro en etapa larval dado el mejor modelo ajustado. Adicionalmente, se empleó el procedimiento de selección de BEST que permite identificar las variables ambientales que mejor explican cambios en la variable de respuesta (la abundancia total y de cada especie) y de

esta forma se seleccionaron los modelos con mejor ajuste a partir del criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc; McArdle y Anderson, 2001). Todos los análisis se realizaron utilizando el software PRIMER v 7.0.21 y Permanova add-on v 1.04 (Anderson et al., 2008). El uso del AICc enfoca la calidad de cada modelo relativo a los otros dentro de un conjunto de modelos candidatos, permitiendo una comparación basada en la parsimonia y la explicación de la variabilidad de la variable de respuesta, en lugar de usar pruebas de hipótesis individuales; lo que evita la dependencia en valores de p en los análisis de regresión y promueve un enfoque más integral en la selección de modelos (Anderson, 2007; Burnham y Anderson, 2004; Goodenough et al., 2012).

Resultados

Se registraron 975 renacuajos de 3 especies: *Lithobates vaillanti*, *Incilius valliceps* y *Exerodonta bivocata*. *Lithobates vaillanti* presentó la mayor abundancia con 60.51% de las observaciones, seguida de *I. valliceps* con 28.41% y *E. bivocata* con 11.08%. Se contabilizaron un total de 55 charcas, en 40 de ellas se encontraron renacuajos, 25 fueron charcas permanentes y 15 temporales. De acuerdo con el mapa de calor en cada tipo de charca y según el tipo de vegetación, se determinó que no están presentes 2 especies en la misma charca. *Exerodonta bivocata* fue asociada a charcas permanentes ubicadas en VP, *I. valliceps* a charcas temporales en VS y *L. vaillanti* a charcas temporales y permanentes en VS y VRT (fig. 3).

El Permanova determinó que el tipo de vegetación tuvo un efecto significativo sobre las variables medidas en cada gradiente ambiental (pseudo- $F = 3.46$, p [perm] = 0.0015), dicho factor presentó el mayor porcentaje estimado de variación entre todos los factores evaluados (tabla 1). El PCoA muestra en el primer eje que las charcas permanentes en VP presentaron mayor profundidad, salinidad, conductividad y corriente del agua, mientras que las charcas en VS y VRT presentaron mayores valores de profundidad de hojarasca, y presencia de hojarasca y raíces. En el segundo eje, se puede observar que las charcas permanentes y temporales en VRT presentaron un sustrato más limoso, además de gasterópodos, lo que las hace totalmente diferentes a las charcas permanentes y temporales ubicadas en VS y VP (fig. 4a). La relación entre las variables ambientales con la abundancia total de renacuajos fue variada; sin embargo, el gráfico de burbuja muestra que cuando las charcas permanentes y temporales presentaron alta salinidad, conductividad y profundidad, se registró un número bajo de renacuajos (fig. 4b).

Con respecto a la abundancia total de los renacuajos, el Permanova no presentó diferencias entre el estado de la

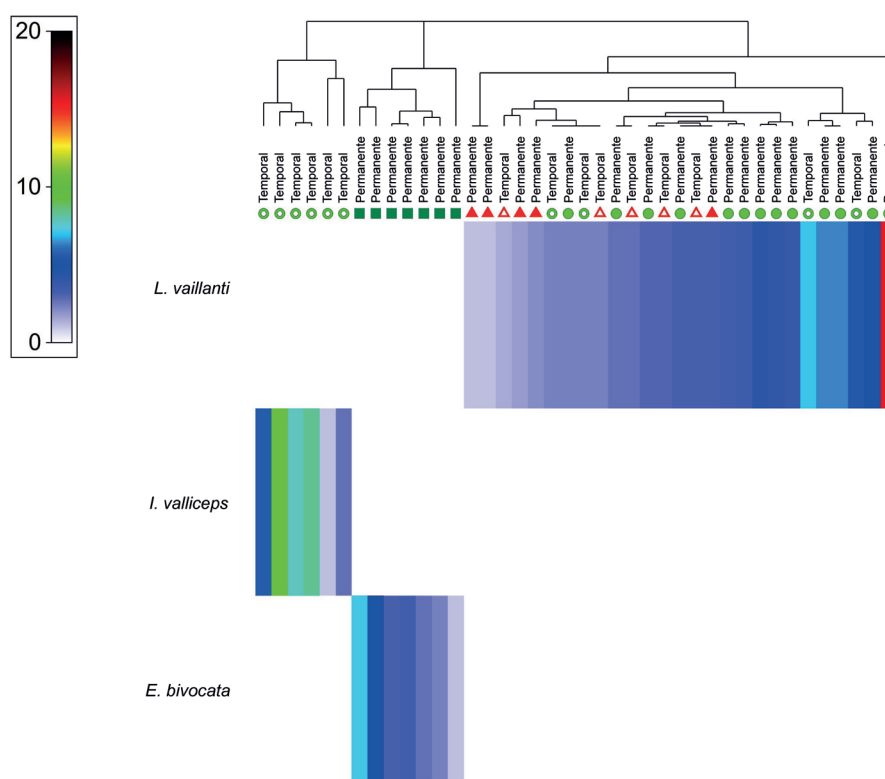


Figura 3. Mapa de calor que representa la asociación de las especies con los diferentes puntos de muestreo en el arroyo La Escalera en la selva alta perennifolia de la Sierra Norte de Chiapas en el municipio de Huimanguillo, Tabasco, México. El color de los pixeles representa el grado de asociación de cada especie con el estado de la vegetación y las charcas permanentes y temporales, donde los colores más cálidos representan el mayor grado de asociación. Las figuras geométricas representan el estado de la vegetación: ● vegetación secundaria; ▲ vegetación recién talada; ■ vegetación primaria. Las figuras con espacios internos sin color indican charcas temporales, mientras que las figuras rellenas de color, charcas permanentes.

vegetación, el tipo de charca, la altitud o sus interacciones (tabla 2). No obstante, el componente estimado de variación muestra un tamaño del efecto elevado para los residuales (42%), la interacción entre el tipo de la vegetación y la altitud (tamaño del efecto = 19.1%), y la interacción entre el estado de la vegetación con el tipo de charca y la altitud (tamaño del efecto = 19%). El análisis de correlación de Pearson presentó una alta relación lineal entre suelo arenoso y limoso (-0.76), salinidad y conductividad (0.81) y oxígeno disuelto con porcentaje de saturación de oxígeno (0.84), estas variables fueron descartadas en los análisis posteriores. De acuerdo con el AICc, el modelo que mejor explica la abundancia total de los renacuajos en el arroyo incluyó un total de 8 variables predictoras, sin embargo, solo la temperatura del agua, la salinidad y pH son las variables con mayor peso y poder predictivo (AICc = 335.52, $R^2 = 0.68$, RSS = 17,911) (tabla 3; material suplementario).

El resultado del Permanova para *L. vaillanti* sugiere que no existen diferencias estadísticamente significativas entre la abundancia y el tipo de la vegetación, el tipo de charca, la altitud o sus interacciones (tabla 4), pero el componente estimado de variación indica un tamaño del efecto alto a nivel de los residuales (55%), la interacción entre los tipos de vegetación y la altitud (tamaño del efecto = 12.5%) y el estado de la vegetación (tamaño del efecto = 11.9%) (tabla 4). La abundancia de *L. vaillanti* fue explicada por 7 variables significativas al modelo y las que tuvieron un mayor poder explicativo, en orden descendente, son: la ausencia de corriente en las charcas, la profundidad de la hojarasca, la temperatura del agua de 24°C y el sustrato limoso (AICc = 328.33, $R^2 = 0.70$, RSS = 16,542; tabla 3).

La abundancia de *I. valliceps* varió en función de la interacción entre el tipo de charca y la altitud (pseudo-F = 6.78, p [perm] = 0.0059, tamaño del

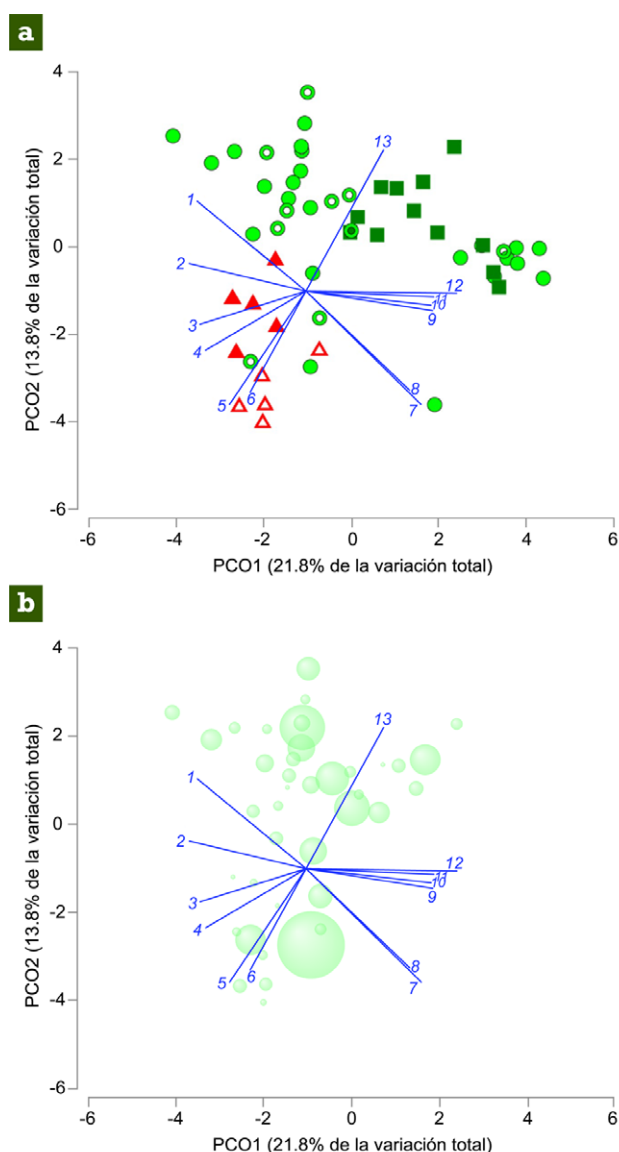


Figura 4. a) Ordenación de las charcas muestreadas en el arroyo La Escalera en función de las variables ambientales medidas en la selva alta perennifolia de la Sierra Norte de Chiapas en el municipio de Huimanguillo, Tabasco, México. Las figuras geométricas representan el tipo de la vegetación: ● vegetación secundaria; ▲ vegetación recién talada; ■ vegetación primaria. Las figuras con espacios internos sin color indican charcas temporales, mientras que las figuras rellenas de color, charcas permanentes. b) Ordenación de las charcas muestreadas en el arroyo La Escalera en función de las variables ambientales medidas en la selva alta perennifolia de la Sierra Norte de Chiapas en el municipio de Huimanguillo, Tabasco, México y la abundancia total de los renacuajos. La ubicación de cada círculo representa la distancia euclidiana entre charcas dados los gradientes ambientales y el tamaño de los círculos representa la abundancia total de las 3 especies de renacuajos en cada charca, en donde círculos de menor tamaño representan alrededor de 30 individuos, mientras que el círculo de mayor tamaño representa aproximadamente 300 individuos.

efecto = 22.3%). También se presentó un componente de variación elevado en la interacción entre el estado de la vegetación, el tipo de charca y la altitud (tamaño del efecto = 26.3%) (tabla 4). La abundancia de *I. valliceps* fue explicada por un total de 6 variables las cuales fueron: la profundidad de la hojarasca, el sustrato limoso, la presencia de ramas y gasterópodos, la ausencia de corriente en charcas temporales, y el pH de 7.2; pero ninguna de estas variables fue significativa al modelo (AICc = 322.9, $R^2 = 0.39$, RSS = 15,745; tabla 3).

Por último, el bajo tamaño de la muestra para *E. bivocata* no permitió analizar la varianza. Sin embargo, se pudo evidenciar que el mayor componente de variación se encontró en los residuales (tamaño del efecto = 37%), seguido por la interacción entre el estado de la vegetación, el tipo de charca, la altitud (tamaño del efecto = 18%) y la interacción entre el tipo de vegetación y la altitud (tamaño del efecto = 12.4%) (tabla 4). La abundancia de *E. bivocata* estuvo determinada por 5 variables en el mejor modelo ajustado, las que fueron significativas y presentaron mayor poder predictivo son, en orden descendente: la presencia de decápodos, una altitud de 460 m snm, la presencia de corriente en las charcas permanentes, el pH de 7.2 y la temperatura del agua de 22 °C (AICc = 328.33, $R^2 = 0.70$, RSS = 16,542; tabla 3).

Discusión

Los resultados de la presente investigación muestran que los renacuajos de *L. vaillanti* fueron más abundantes con respecto a *E. bivocata* e *I. valliceps*; ésto se debe a que la abundancia de los renacuajos está fuertemente influida por el tamaño de la puesta (Vogt, 1997). En el caso de *L. vaillanti*, se compone de alrededor de 850 huevos (Hernández-Guzmán e Islas-Jesús, 2014), mientras que para *I. valliceps*, el tamaño de puesta es aproximadamente de 100 huevos (Oliver-López et al., 2009), para *E. bivocata* se desconoce el número de huevos por puesta; sin embargo, para otras especies de la familia Hylidae se ha reportado que las puestas están conformadas de 9 a 80 huevos (Leonard et al., 1993; Luja-Molina, 2010; Luja-Molina y Rodríguez-Estrella, 2016; Stebbins, 1951). Aunado a lo anterior, las larvas de anfibios son más numerosas que los adultos y por estar confinados en las charcas, el conteo de los individuos es más preciso (Camacho-Rozo y Urbina-Cardona, 2021).

La selección de las charcas por parte de los anuros adultos depende de su distribución espacial y temporal, el esfuerzo reproductivo y de diversos factores bióticos y abióticos que inciden en la dinámica de las poblaciones de renacuajos (Alford, 1999; Duellman y Trueb, 1986; Eterovick y Souza, 2003; Stebbins y Cohen, 1995).

Tabla 1

Resultados del análisis del Permanova con respecto del gradiente ambiental en el arroyo La Escalera.

Variable	Respuesta	gl	SS	MS	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)	Estimación de los coeficientes de variación	Raíz cuadrada del componente de variación estimado
Gradiente ambiental (Distancia euclidiana)	Tipo de vegetación (vgt)	1	64.942	64.9	3.47	0.0015	6.49	2.55
	Tipo de charca (char)	1	25.437	25.4	1.36	0.1914	0.68	0.83
	Altitud (alt)	2	40.228	20.1	1.07	0.3529	0.22	0.47
	Interacción vgt-char	1	15.822	15.8	0.84	0.5516	0.70	-0.84
	Interacción vgt-alt	2	36.267	18.1	0.97	0.4642	0.20	-0.44
	Interacción char-alt	2	29.811	14.9	0.80	0.6881	0.92	-0.96
	Interacción vgt-char-alt	1	14.717	14.7	0.79	0.614	1.94	-1.39
	Residuales	43	805.18	18.7			18.73	4.33
	Total	54	1,293.4					

Tabla 2

Resultados del análisis del Permanova con respecto a la abundancia total de los renacuajos y el gradiente ambiental en el arroyo La Escalera.

Variable	Respuesta	gl	SS	MS	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)	Estimación de los coeficientes de variación	Raíz cuadrada del componente de variación estimado
Abundancia total	Tipo de vegetación (vgt)	1	1,287.9	1,287.9	1.32	0.2641	43.82	6.62
	Tipo de charca (char)	1	738.35	738.4	0.76	0.4216	24.10	-4.91
	Altitud (alt)	2	1,931.1	965.5	0.99	0.3994	1.62	-1.27
	Interacción vgt-char	1	41.63	41.6	0.04	0.9629	226.62	-15.05
	Interacción vgt-alt	2	4,597.7	2,298.9	2.36	0.0735	442.04	21.03
	Interacción char-alt	2	663.55	331.8	0.34	0.8093	155.1	-12.45
	Interacción vgt-char-alt	1	67.502	67.5	0.07	0.9299	440.69	-20.99
	Residuales	43	41,964	975.9			975.92	31.24
	Total	54	56,767					

De acuerdo con nuestros resultados, la selección de las charcas permanentes y temporales difiere entre las especies estudiadas, en el caso de los renacuajos de *L. vaillanti* fueron registrados generalmente en charcas permanentes dentro de la VS y VRT; se ha observado que las especies que seleccionan este tipo de charcas es debido a que los renacuajos presentan periodos de desarrollo más largos (Dodd, 1992; Skelly, 1997) y que en el caso de la especie mencionada, se ha registrado un periodo de desarrollo de hasta 5 meses (Hernández-Guzmán e

Islas-Jesús, 2014). Además, los adultos de esta especie están fuertemente asociados a charcas permanentes que se forman en los arroyos de la vegetación secundaria y de los potreros adyacentes a la selva (Hernández-Ordóñez et al., 2015; Ríos-Rodas et al., 2020; Urbina-Cardona et al., 2006), las cuales son utilizadas como sitio de forrajeo, reproducción y oviposición (Lee, 1996). Diversos estudios han observado que algunas especies de ranas utilizan tanto charcas permanentes como temporales para llevar a cabo su metamorfosis (Eterovick y Barata, 2006; Melo

Tabla 3

Modelos mejor ajustados por el número de variables, ordenados de menor a mayor con respecto al número de AICc, dichos modelos explican la abundancia total y la abundancia de cada una de las especies encontradas en el arroyo La Escalera. El modelo mejor ajustado de acuerdo con el valor de AICc se muestra en negritas.

	AICc	R ²	RSS	Núm. variables	Variables
Abundancia total	335.52	0.68169	17911	8	3,10,12,13,15,16,17,19
	335.64	0.66341	18939	7	3,12,13,15-17,19
	335.86	0.66206	19015	7	3,10,12,13,15,16,19
	336.25	0.64173	20159	6	3,12,13,15,16,19
<i>Lithobates vaillanti</i> (abundancia)	328.33	0.70594	16542	7	2,3,4,7,15,16,20
	328.38	0.69024	17425	6	2,3,4,7,15,16
	328.76	0.67235	18431	5	2,3,4,15,16
	328.89	0.67155	18476	5	2,3,7,15,16
<i>Incilius valliceps</i> (abundancia)	322.9	0.395	15745	6	2,3,7,12,15,17
	324.32	0.40991	15357	7	2,3,7,8,12,15,17
	324.44	0.40859	15391	7	1,2,3,7,12,15,17
	324.99	0.40246	15550	7	2,3,7,12,15,17,21
<i>Exerodonta bivocata</i> (abundancia)	276.44	0.69424	6995.3	5	13,15,16,17,21
	276.48	0.70867	6665.1	6	10,13,15,16,17,21
	276.51	0.70853	6668.4	6	8,10,13,15,16,21
	276.66	0.7077	6687.3	6	1,8,13,15,16,21

Variables: (1) profundidad de charca; (2) espesor de hojarasca; (3) sustrato limoso; (4) sustrato arcilloso; (5) rocas; (6) hojarasca; (7) ramas; (8) troncos; (9) raíces; (10) algas; (11) peces; (12) gasterópodos; (13) decápodos; (14) mosquitos; (15) agua corriente; (16) temperatura del agua; (17) pH; (18) oxígeno disuelto; (19) salinidad; (20) cobertura de dosel; (21) altitud.

et al., 2018; Peltzer y Lajmanovich, 2004; Rodrigues et al., 2010), lo cual concuerda con lo observado en nuestro estudio, donde *L. vaillanti* utilizó ambos tipos de charcas. *Incilius valliceps* se observó solo en charcas temporales ubicadas en VS, el uso de estas charcas está relacionado con su rápido desarrollo larvario, el cual tiene una duración de 28 días (Aguilar-López, 2018; Volpe, 1957). Se conoce poco sobre la ecología y modo reproductivo de *E. bivocata*, sin embargo, los resultados muestran que los adultos eligen únicamente charcas permanentes en VP para la oviposición de su progenie durante los meses de mayo y junio; de acuerdo con nuestras observaciones en campo, el desarrollo embrionario de esta especie tiene una duración aproximadamente de 5 semanas. Además, se han registrado renacuajos en noviembre, lo que sugiere que esta especie puede tener más de un pico explosivo de reproducción durante las épocas de seca y lluvia (Comentario personal Ríos-Rodas). Dado estas condiciones, el seleccionar charcas permanentes les

permite aumentar la probabilidad de que los renacuajos completen su metamorfosis, ya que presentan menores riesgos de desecación, incluso durante la época de seca (Alford, 1999; Torres-Orozco et al., 2002).

El tipo de vegetación y la temperatura son las variables que caracterizan las charcas en las que fueron registrados los renacuajos de nuestro sitio de estudio. Estas variables, están íntimamente correlacionadas, ya que la variación de la temperatura en las charcas puede ser generada por los cambios en la cobertura de la vegetación circundante (Granados-Sánchez et al., 2006). De acuerdo con nuestros resultados y lo documentado en otros estudios, existen variables que condicionan el uso de las charcas como son: altos valores de la corriente, la profundidad del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad y la salinidad, factores que intervienen en la selección de sitios de puestas, desarrollo de huevos y larvas (Borges-Júnior y Rocha, 2013; Eterovick y Sousa, 2003; Kopp y Eterovick, 2006; Strauß et al., 2010; Thomas et al., 2019)

Tabla 4

Resultados del análisis del Permanova con respecto a la abundancia de cada una de las especies de renacuajos y el gradiente ambiental en el arroyo La Escalera.

Variable	Respuesta	gl	SS	MS	Pseudo-F	p (perm)	Estimación de los coeficientes de variación	Raíz cuadrada del componente de variación estimado
<i>Lithobates vaillanti</i> (abundancia)	Tipo de vegetación (vgt)	1	1,770.6	1,770.6	2.55	0.1074	150.99	12.29
	Tipo de charca (char)	1	307.23	307.2	0.44	0.5682	39.40	-6.28
	Altitud (alt)	2	586.14	293.1	0.42	0.6884	62.76	-7.92
	Interacción vgt-char	1	668.79	668.8	0.96	0.3391	6.52	-2.55
	Interacción vgt-alt	2	2,339.2	1,169.6	1.68	0.1954	158.36	12.58
	Interacción char-alt	2	1,760	880.0	1.26	0.2817	44.38	6.66
	Interacción vgt-char-alt	1	476.78	476.8	0.69	0.4385	106.19	-10.31
	Residuales	43	29,914	695.7			695.67	26.38
	Total	54	57,079					
<i>Incilius valliceps</i> (abundancia)	Tipo de vegetación (vgt)	1	76.85	76.9	0.42	0.4541	14.86	-3.85
	Tipo de charca (char)	1	106.41	106.4	0.58	0.4479	7.73	-2.78
	Altitud (alt)	2	882.9	441.5	2.41	0.1267	40.35	6.35
	Interacción vgt-char	1	801.04	801.0	4.39	0.0586	150	12.25
	Interacción vgt-alt	2	1,506.4	753.2	4.12	0.0494	190.65	13.81
	Interacción char-alt	2	2,476.6	1,238.3	6.78	0.0059	254.19	15.94
	Interacción vgt-char-alt	1	801.04	801.0	4.39	0.06	300	17.32
	Residuales	43	7,853.2	182.6			182.63	13.51
	Total	54	26,845					
<i>Exerodonta bivocata</i> (abundancia)	Tipo de vegetación (vgt)	1	-3.9E-11	-4E-11	N.A.	N.A.	40.14	-6.33
	Tipo de charca (char)	1	-2.7E-11	-3E-11	N.A.	N.A.	28.99	-5.38
	Altitud (alt)	2	-1.5E-11	-8E-12	N.A.	N.A.	44.55	-6.67
	Interacción vgt-char	1	-2E-11	-2E-11	N.A.	N.A.	69.32	-8.33
	Interacción vgt-alt	2	-2.9E-11	-1E-11	N.A.	N.A.	95.49	-9.77
	Interacción char-alt	2	-5E-11	-2E-11	N.A.	N.A.	68.82	-8.30
	Interacción vgt-char-alt	1	-2.6E-12	-3E-12	N.A.	N.A.	138.64	-11.78
	Residuales	43	12,289	285.79	N.A.	N.A.	285.79	16.91
	Total	54	22,933					

Cada una de las especies de estudio ocupó charcas con características específicas que influyen en el desarrollo y supervivencia de los individuos. Los renacuajos de *L. vaillanti* utilizaron charcas permanentes y sin corriente durante todos los meses de muestreo, este tipo de charcas mantienen un nivel de agua adecuado aún en época de seca, permitiendo que la abundancia de los renacuajos sea constante a lo largo del tiempo. Incluso se ha observado

que algunos anuros pueden ocupar estas charcas por varios meses para completar su desarrollo (Almeida-Gomes et al., 2012; Borgues-Júnior, 2007; Fatorelli et al., 2010). La hojarasca es otra variable importante en las charcas donde se encuentra esta especie, ya que es utilizada como refugio ante la presencia de depredadores (Melo et al., 2018), como son los peces del género *Rhamdia*, los cuales se encuentran en las mismas charcas que *L. vaillanti*.

Los renacuajos de *I. valliceps* se encontraron solo en abril en charcas temporales sin corriente ubicadas exclusivamente en VS. Los adultos de esta especie tienen preferencia por los hábitats que presentan algún tipo de perturbación antropogénica, en los cuales son más abundantes (Cedeño-Vázquez et al., 2006). Además, la selección de las charcas temporales por parte de esta especie se debe a que los adultos son estrictamente terrestres y utilizan las charcas únicamente para la oviposición (Oliver-López et al., 2009). Las charcas seleccionadas por esta especie en nuestro estudio se caracterizaron por un bajo porcentaje de hojarasca y ramas, un sustrato limoso y la ausencia de depredadores. Esta última característica permite un desarrollo larvario relativamente más rápido, ya que al no tener depredadores potenciales invierten más tiempo alimentándose (Aguilar-López, 2018; Eterovick y Sazima, 2000; Peltzer y Lajmanovich, 2004). Además, los valores altos de pH registrados para las charcas son adecuados para su supervivencia, ya que se ha demostrado que un pH ácido menor a 4 afecta el desarrollo de los renacuajos (Freda y Dunson, 1985; Rosenberg y Pierce, 1995; Thabab et al., 2018).

A diferencia de las otras 2 especies de estudio, los renacuajos de *E. bivocata* solo ocuparon charcas permanentes ubicadas en VP, esto concuerda con lo reportado por Ríos-Rodas et al. (2020) y Santos-Barrera (2004), quienes observaron a la especie en estado adulto en áreas de vegetación primaria, lo que indica que esta especie solo se reproduce en sitios conservados. Alford (1999) menciona que los cuerpos de agua permanentes aumentan las probabilidades de que las especies completen su proceso de metamorfosis reduciendo así, el porcentaje de mortalidad. Otra particularidad específica de las charcas en las que se registró *E. bivocata* es la presencia de corriente; dadas estas condiciones, los renacuajos se registraron en el fondo de la charca, donde la corriente es menor y se encuentran adheridos a las rocas para evitar el arrastre (Thomas et al., 2019). Adicionalmente, *E. bivocata* necesita charcas que estén rodeadas de vegetación, lo cual permitirá que conserven una temperatura promedio de 22 °C, en cambio las charcas con una cobertura de dosel abierto pueden ser de 2 a 5 °C más cálidas, datos que coinciden con lo registrado por Skelly et al. (2002), Werner y Glennemeier (1999). Tomando en cuenta las características necesarias para el desarrollo de este hílido, se puede concluir que es una especie especialista en la selección de charcas para el desarrollo de su progenie.

La presente investigación es la primera que aborda la influencia de las variables ambientales sobre la abundancia de los renacuajos en las charcas presentes de un arroyo tropical en México. Las 3 especies registradas representaron solo una parte de la comunidad de anuros

en la zona, las cuales presentan desarrollo indirecto; además, es importante señalar que cada una de las especies habitó exclusivamente un tipo de charca. De acuerdo con nuestros resultados, se acepta la hipótesis de que las charcas permanentes, en general, sí presentaron la mayor abundancia de renacuajos, sin embargo, las charcas permanentes en VP presentaron la menor abundancia de renacuajos, mientras que las charcas permanentes en VRT y VS obtuvieron la mayor abundancia. Las variables que influyeron directamente en la abundancia de las 3 especies de renacuajos fueron el pH, la temperatura y el oxígeno disuelto en el agua, lo que concuerda con nuestra hipótesis propuesta. Para el caso particular de *E. bivocata*, la presencia de gasterópodos en las charcas influyó en su abundancia, estos organismos pueden ser considerados competidores o depredadores ejerciendo una presión constante en la abundancia de esta especie. Por último, este estudio también reveló la importancia del tipo de vegetación circundante a las charcas; las charcas en VP presentaron condiciones adecuadas para que especies exclusivas de ambientes conservados lleven a cabo su reproducción y desarrollo; mientras que las charcas, rodeadas de VRT fueron aprovechadas por especies generalistas. Dado que la selección de las charcas por parte de los anuros adultos depende del tipo de vegetación y que en la zona de estudio se implementan actividades que modifican la estructura de la vegetación, es necesario continuar con el monitoreo de las especies ante los cambios en la cobertura vegetal y analizar la relación entre los cambios en la configuración del paisaje y la dinámica poblacional de los anuros, en particular, de especies especialistas, de escaso conocimiento en sus modos reproductivos o que se encuentren en alguna categoría de riesgo.

Agradecimientos

Al Conahcyt, por la beca de maestría otorgada al primer autor. A José del Carmen Gerónimo Torres, Perla Chuc, a la comunidad de Villa Guadalupe por el apoyo en cada uno de los recorridos y a los revisores anónimos por su contribución para mejorar significativamente el manuscrito.

Referencias

- Aguilar-López, J. L. (2018). Una vida de sapo: obra en seis actos y 28 días. *Ciencias*, 69, 74–77.
- Aguillón-Gutiérrez, D. R. y Ramírez-Bautista, A. (2015). Anomalías frecuentes en una población de *Hyila plicata* (Anura:Hyilidae) expuesta a plomo y hierro durante el desarrollo postembrionario. *Biología, Ciencia y Tecnología*, 8, 515–529

- Alejandro-Montiel, C., Galmiche-Tejeda, Á., Domínguez-Domínguez, M. y Rincón-Ramírez, A. (2010). Cambios en la cubierta forestal del área ecoturística de la reserva Ecológica de Agua Selva, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 12, 605–617.
- Alford, R. A. (1999). Ecology resource use, competition and predation. En R. W. McDiarmid y R. Altig (Eds.), *Tadpoles. The biology of anuran larvae* (pp. 240–278). Chicago, London: The University of Chicago Press.
- Almeida-Gomes, M., Laila, R. C., Hatano, F. H., Sluys, M. y Rocha C. F. D. (2012). Population dynamics of tadpole of *Crossodactylus guadichaudii* (Anura: Hylodidae) in the Atlantic Rainforest of Ilha Grande, southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 46, 43–44. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.717643>
- Anderson, D. R. (2007). *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence*. Nueva York, NY: Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-0-38774075-1>
- Anderson, M. J. y Ter-Braak, C. J. F. (2003). Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computations and Simulation*, 73, 85–113. <https://doi.org/10.1080/00949650215733>
- Anderson, M. J., Gorley, R. N. y Clarke, K. R. (2008). *Permanova+ for PRIMER. Guide to software and statistical methods*. Plymouth: PRIMER-E: Plymouth. UK.
- Both, C., Melo, A. S., Cechin, S. Z. y Hartz, S. M. (2011). Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter? *Acta Oecologica*, 37, 140–145. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.008>
- Borges-Júnior, V. T. T. (2007). *Ecologia de girinos e adultos de Aplastodiscus eugenioi (Anura: Hyliade) na mata atlântica da Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ (Tesis maestría)*. Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.
- Borges-Júnior, V. N. T. y Rocha, C. F. D. (2013). Tropical tadpole assemblages: which factors affect their structure and distribution? *Oecologia Australis*, 17, 217–228. <https://doi.org/10.4257/oeco.2013.1702.04>
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33, 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Camacho-Rozo, C. P. y Urbina-Cardona, N. (2021). Tadpoles inhabiting natural and anthropogenic temporary water bodies: which are the environmental factors that affect the diversity of the assemblages? *Frontiers in Environmental Science*, 9, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.667448>
- Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, M. G. (2010). *Anfibios y reptiles del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Canseco-Márquez, L., Gutiérrez-Mayén, M. G. y Mendelson III, J. R. (2003). Distribution and natural history of the hylid frog *Hyla xera* in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico, with a description of the tadpole. *The Southwestern Naturalist*, 48, 670–675. [http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909\(2003\)048%3C0670:DANHOT%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909(2003)048%3C0670:DANHOT%3E2.0.CO;2)
- Carvajal-Hernández, C. I., Silva-Mijangos, L., Kessler M. y Lehnert, M. (2018). Adiciones a la pteridoflora de Tabasco, México: la importancia del bosque mesófilo de montaña. *Acta Botanica Mexicana*, 124, 7–18. <https://doi.org/10.21829/abm124.2018.1300>
- Castillo-Acosta, O., Zavala-Cruz, J., López-López, D. y Almeida-Cerino, C. (2019). El bosque mesófilo de montaña. En *La biodiversidad de Tabasco. Estudio de Estado Vol. II*. (pp. 21–27). México D.F.: Conabio.
- Cedeño-Vázquez, J. R., Calderón-Mandujano, R. R. y Pozo, C. (2006). *Anfibios de la región de Calakmul, Campeche, México*. Chetumal, Quintana Roo: Conabio/ ECOSUR/ Conanp/ PNUD-GEF/ SHM, A.C.
- Challenger, A. y Soberano, J. (2018). Los ecosistemas terrestres. En *Capital natural de México, Vol I. Conocimiento actual de la biodiversidad*. (pp. 87–108). Ciudad de México: Conabio.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. (2015). Getting started with PRIMER v7. En *PRIMER-E: Plymouth* (pp 1–18). Zealand: Massey University Albany Campus.
- Cortez, F. C., Suárez-Mayorga, A. M. y López-López, F. J. (2006). Preparación y preservación de material científico. En A. Ángulo, J. V. Rueda-Almonacid, Rodríguez-Mahecha, E. La Marca (Eds.), *Técnica de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación internacional. Serie manuales de campo Núm. 2* (pp. 173–219). Bogotá D.C.: Panamericana Formas e Impresos, S.A.
- Cruz-Ramírez, A. K., Salcedo, M. Á., Sánchez, A. J., Barba-Marcías, E. y Mendoza-Palacios, J. D. (2018). Relationship among physicochemical conditions, chlorophyll-a concentration, and water level in a tropical river–floodplain system. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 16, 3869–3876. <https://doi.org/10.1007/s13762-018-2127-7>
- Delfín-Alfonso, C. A., Gallina-Tessaro, S. A. y López-González, C. A. (2014). El hábitat: definición, dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. En S. A. Gallina y C. A. López (Eds.), *Manual de técnicas para el estudio de la fauna* (pp. 285–313). México D.F.: Instituto de Ecología, A.C/ Universidad Autónoma de Querétaro/ INE-Semarnat.
- Dodd, C. K. (1992). Biological diversity of a temporary ponds herpetofauna in north Florida sandhills. *Biodiversity and Conservation*, 1, 125–142. <https://doi.org/10.1007/BF00695911>
- Duellman, W. E. y Trueb, L. (1986). *Biology of amphibians*. New York: McGraw-Hill.
- Ernst, T., Keller, A., Landburg, G., Grafe, T. U., Linsenmail, K. E., Mark-Oliver, R. et al. (2012). Common ancestry or environmental trait filters: cross-continental comparisons of trait–habitat relationships in tropical anuran amphibian assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 704–715. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00719.x>
- Eterovick, P. C. y Barata, I. M. (2006). Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. *Herpetologica*, 64,

- 365–377. [https://doi.org/10.1655/0018-0831\(2006\)62\[365:DO TWAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0018-0831(2006)62[365:DO TWAA]2.0.CO;2)
- Eterovick, P. C. y Souza, I. B. (2003). Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 439–448. <https://doi.org/10.1017/S026646740300347X>
- Eterovick, P. C. y Sazima I. (2000). Structure of in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat and predation. *Amphibia-Reptilia*, 21, 439–461. <https://doi.org/10.1163/156853800300059331>
- Fatorelli, P. C. C., Costa, P. N., Laila, R. C., Almeida-Santos M., Van, S. M. y Rocha, C. F. D. (2010). Description, microhabitat and temporal distribution of the tadpole of *Proceratophrys tupinamba* Prando and Pombal, 2008. *Zootaxa*, 2684, 1–23. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2684.1.6>
- Freda, J. y Dunson, W. A. (1985). Field and laboratory studies of ion balance and growth rates of ranid tadpoles chronically exposed to low pH. *Copeia*, 2, 415–423. <https://doi.org/10.2307/1444853>
- Granados-Sánchez, D., Hernández-García, M. A. y López-Ríos, G. F. (2006). Ecología de las zonas ribereñas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 12, 55–69.
- Goodenough, A. E., Hart, A. G. y Stafford, R. (2012). Regression with empirical variable selection: description of a new method and application to ecological datasets. *Plos One*, 7, e34338. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0034338>
- Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16, 183–190.
- Hernández-Guzmán, J. e Islas-Jesús, R. E. (2014). Malformación en larvas y presencia de helmintos en la rana *Lithobates vaillanti* (Anura: Ranidae) de Tabasco, México. *The Biologist*, 12, 407–411.
- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N. y Martínez-Ramos, M. (2015). Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. *Biotropica*, 47, 377–388. <https://doi.org/10.1111/btp.12207>
- Jacobson, B., Cedeño-Vázquez, J. R., Espinoza-Avalos, J. y González-Solís, D. (2019). The effect of diet on growth and metamorphosis of *Tripurion petasatus* (Anura: Hylidae) tadpoles. *Herpetological Conservation and Biology*, 14, 308–324.
- Köhler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. Offenbach, Alemania: Herpeton Verlag Germany.
- Kaplan, M. y Heimes, P. (2015). The tadpole of the Mexican tree frog *Charadrahyla taeniopus* (Anura: Hylidae). *Caldasia*, 37, 399–396. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v37n2.53583>
- Kopp, K. y Eterovick, P. C. (2006). Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 40, 29–31. <https://doi.org/10.1080/00222930601017403>
- La Marca, E. y Castellanos, M. (2018). Formula alimenticia para criar renacuajos en cautiverio. *Amphibian Ark*, 48, 17–18.
- Leonard, W. P., Brown, H. A., Jones, L. L. C., McAllister, K. R. y Storm, R. M. (1993). *Amphibians of Washington and Oregon*. Seattle Audubon Society, Trailside, Series, Washington.
- Lee, J. C. (1996). *The Amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Ithaca, NY: Comstock Publishing.
- Leyte-Manrique, A., González-García, R. L. E., Quintero-Díaz, G. E., Alejo-Iturvide, F. y Berriozabal-Islas, C. (2018). Aspectos ecológicos de una comunidad de anuros en un ambiente tropical estacional en Guanajuato, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 34, 1–14. <https://doi.org/10.21829/azm.2018.3412138>
- Lemmon, P. (1956). A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*, 2, 314–320.
- Limbaugh, B. A. y Volpe, E. P. (1957). Early development of the gulf coast toad, *Bufo valliceps* Wiegmann. *American Museum Novitates*, 1842, 1–32.
- Luja-Molina, V. H. (2010). *Ecología, demografía y estado de conservación de poblaciones pequeñas y aisladas en oasis de Baja California, Sur, México: el caso de la rana arborícola Pseudacris hypochondriaca curta* (Tesis de doctorado). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., México.
- Luja-Molina, V. H. y Rodríguez-Estrella, R. (2016). *La rana arborícola Pseudacris hypochondriaca curta. Historia natural y conservación de una especie dependiente de los oasis de Baja California Sur*. Ciudad de México: Conabio/ CIBNOR.
- Martín-Regalado, N., Lavariega, M. C., Gómez-Ugalde, R. M. y Rodríguez-Pérez, C. (2016). Anfibios y reptiles de la sierra de Cuatro Venados, Oaxaca, México. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 14, 217–232. <https://doi.org/10.32800/amz.2016.14.0217>
- McArdle, B. H. y Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-bases redundancy analysis. *Ecology*, 82, 290–297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0290:FMMTCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2)
- Melo, L. S. O., Garey, M. V. y Rossa-Feres, D. C. (2018). Looking for a place: How are tadpoles distributed within tropical ponds and streams? *Herpetology Notes*, 11, 379–386.
- Mijares-Urrita, A. (1998). Los renacuajos de los anuros (Amphibia) altoandinos de Venezuela: morfología externa y claves. *Revista de Biología Tropical*, 46, 119–143. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v46i1.19360>
- Mohneke, M. y Rödel, M. O. (2009). Declining amphibian populations and possible ecological consequences – a review. *Salamandra*, 45, 203–2010.
- Montalvo-Vargas, R. y Castillo-Ramiro, J. (2018). Estimación de la capacidad de carga turística en Agua Selva (Tabasco, México). Base para la planificación y el desarrollo regional. *Estudios y Perspectiva en Turismo*, 27, 295–315.
- Oliver-López, L., Woolrich-Piña, G. A. y Lemos-Espial, J. A. (2009). *La familia Bufonidae en México*. Facultad de Estudios Superiores-Iztacala, UNAM/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Diversidad. México D.F.

- Palma-López, D. J., Vázquez, N. C. J., Chable, P. R., Rodríguez, O. L., Mata, Z. E. E., Morales, G. M. A. et al. (2019). Servicios ambientales brindados por los ecosistemas y agroecosistemas en la región de La Chontalpa. En *La biodiversidad de Tabasco. Estudio de estado. Vol. III* (pp. 297–307). México D.F.: Conabio.
- Palma-López, D. J., Vázquez, N. C. J., Mata, Z. E. E., López, C. A., Morales, G. M. A., Chable, P. R. et al. (2011). *Zonificación de ecosistemas y agroecosistemas susceptibles de recibir pagos por servicios ambientales en la Chontalpa, Tabasco*. Colegio de Postgraduados-Campus Tabasco, Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental. Villahermosa, Tabasco, México.
- Peltzer, P. M. y Lajmanovich, R. C. (2004). Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1833–1842. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000035870.36495.fc>
- Poole, V. A. y Grow S. (2012). *Amphibian husbandry resource guide*, Edition 2.0. Silver Spring, MD: Association of Zoos and Aquariums.
- Ranvestel, A. W., Lips, K. R., Pringle, C. M., Whiles, M. T. y Bixby, R. J. (2004). Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology*, 49, 274–285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01184.x>
- Rosenberg, E. A. y Pierce, B. A. (1995). Effect of initial mass on growth and mortality at low pH in tadpoles of *Pseudacris clarkii* and *Bufo valliceps*. *Journal of Herpetology*, 29, 181–185. <https://doi.org/10.2307/1564555>
- Reyna-Bustos, O. F., Huerta-Martínez, F. M. y Muñoz-Arias, A. (2022). Ecología de los anuros de la Sierra de Quila, Jalisco, México: un análisis en dos escalas espaciales. *Caldasia*, 44, 190–141. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n1.89182>
- Ríos-Rodas, L., Zenteno-Ruiz, C. E., Pérez-De la Cruz, M., Arriaga-Weiss, S. L., Jiménez-Pérez, N. C. y Bustos-Zagal, M. G. (2020). Anfíbios riparios en dos ecosistemas tropicales del sureste de México. *Ecosistemas*, 29, 1–7. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2098>
- Rodríguez, O. L. y Banda, I. H. (2016). El ecoturismo en Agua Selva Tabasco, México: medios de promoción. *International Journal of Scientific Management Tourism*, 2, 291–306.
- Rodrigues, D. J., Lima, A. P., Magnússon, W. E. y Costa, F. R. C. (2010). Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazonia. *Herpetologica*, 66, 124–130. <https://doi.org/10.1655/09-020R2.1>
- Ouchi-de Melo, L. S., Gonçalves-Souza, T., Varajão-Garey, M. y de Cerqueira, D. (2017). Tadpole species richness within lentic and lotic microhabitats: an interactive influence of environmental and spatial factors. *Herpetological Journal*, 27, 339–345. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80038-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80038-1)
- Sah, H. H. A. y Grafe, U. T. (2020). Larval anuran assemblages in tropical rainforest streams in Borneo. *Herpetological Conservation and Biology*, 15, 105–117.
- Santos-Barrera, G. (2004). *Exerodonta bivocata*. The IUCN Red List of Threatened Species. E.T55414a11304478. Recuperado el 07 diciembre, 2022 de: <https://www.iucnredlist.org/species/55414/11304478>
- Schalk, C. M., Montaña, C. G., Winemiller, K. O. y Fitzgerald, L. A. (2017). Trophic plasticity, environmental gradients and food-web structure of tropical pond communities. *Freshwater Biology*, 62, 519–529. <https://doi.org/10.1111/fwb.12882>
- Segura-Solis, S. y Bolaños, F. (2009). Desarrollo embrionario y larva del sapo *Incilius aucoinae* (Bufonidae) en Golfito, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57, 291–299.
- Skelly, D. K. (1997). Tadpole communities: pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. *American Scientist*, 85, 36–45.
- Skelly, D. K., Freidenburg, L. K. y Keisecker, J. M. (2002). Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology*, 83, 983–992. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0983:FCATPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0983:FCATPO]2.0.CO;2)
- Somerfield, P. J. y Clarke, K. R. (2013). Inverse analysis in non-parametric multivariate analyses: Distinguishing groups of associated species which covary coherently across samples. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, 261–273. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.002>
- Strauß, A. M., Reeve, E., Randrianiana, R. D., Vences, M. y Glos, J. (2010). The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BioMed Central*, 10, 1–10. <http://dx.doi.org/10.1186/1472-6785-10-12>
- Stebbins, R. C. (1951). *Amphibians of Western North America*. Berkely, California: University of California, Press.
- Stebbins, R. C. y Cohen, N. W. (1995). *A natural history of amphibians*. Princeton, New York: Princeton University Press.
- Thabah, C. M., Devi, L. M., Hooroo, R. N. K. y Dey, S. (2018). Morphological alterations in the external gills of some tadpoles in response to ph. *Journal of Morphological Sciences*, 35, 142–152. <https://doi.org/10.1055/s-0038-1669476>
- Thomas, A., Das, S. y Manish, K. (2019). Influence of stream habitat variables on distribution and abundance of tadpoles of the endangered Purple frog *Nasikabatrachus sahyadrensis* (Anura: Nasikabatrachidae). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 12, 144–151. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2019.01.009>
- Torres-Orozco, R. E., Jiménez-Sierra, C. L., Vogt, R. C. y Villarreal-Benitez, J. L. (2002). Neotropical tadpoles: spatial and temporal distribution and habitat in a seasonal lake in Veracruz, México. *Phyllomedusa*, 1, 81–91. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v1i2p81-91>
- Urbina-Cardona, N., Olivares-Pérez, M. y Reynoso, V. H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 13, 61–75. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.014>
- Vogt, R. C. (1997). Las ranas de la Laguna del Zacatal. En E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.),

Historia natural de los Tuxtlas (pp. 500–503). México D.F.: UNAM.

- Volpe, E. P. (1957). Embryonic temperature tolerance and rate of development in *Bufo valliceps*. *Physiological Zoology*, 30, 164–176. <https://doi.org/10.1086/physzool.30.2.30155366>
- Werner, E. E. y Glennemeier, K. S. (1999). Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several Amphibian species. *Copeia*, 1, 1–12. <https://doi.org/10.2307/1447379>
- Wiens, J. A. (1972). Anuran habitat selection: early experience and substrate selection in *Rana cascadae* Tadpoles. *Animal Behaviour*, 20, 218–220. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80038-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80038-1)
- Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R. y Lemos-Espinal, J. A. (2015). Effects of salinity and density on tadpoles of two anurans from the Río Salado, Puebla, Mexico. *Journal of Herpetology*, 40, 17–22. <https://doi.org/10.1670/13-127>
- Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R., Benítez-Tadeo, R. A., Lemos-Espinal, J. A. y Morales-Garza, M. (2017). Effects of salinity and density on tadpole of *Incilius occidentalis* from Oaxaca, México. *Copeia*, 105, 43–45. <https://doi.org/10.1643/CH-16-495>