

# Discusión general

---

Este apartado recopila de manera muy breve, los resultados (sin dar valores, ni gráficas) y conclusiones más relevantes de cada artículo. Discutiéndolas ligeramente como paso previo a las conclusiones.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Metodología de campo*

Durante cinco años consecutivos (1999-2003) se ha llevado a cabo un seguimiento periódico de una serie de ambientes acuáticos a lo largo de todo el año. El tipo de ambientes acuáticos muestreados cubre todo el gradiente, incluyendo charcas efímeras y charcas permanentes. El número de localidades no se ha mantenido fijo en el tiempo, empezando con 87 en 1999 e incrementando el número de las mismas, hasta el 2001 donde se llegaron a supervisar 246 localidades, valor que se mantuvo hasta el 2003. Los datos que se han recogido en todas las localidades no han sido los mismos, en función de la disposición de tiempo y de los datos de interés para el estudio. El dato que si se ha recogido en todas las localidades ha estado, la constatación de la reproducción de las especies de anfibios (mediante la visualización de puestas o de larvas), y la clasificación del ambiente en función de su temporalidad. Para algunos estudios (art. 6 y 8) se estimó la abundancia de larvas en función del esfuerzo de captura, así como la abundancia de depredadores potenciales mediante metodologías estandarizadas (Babbitt et al. 2003). Muchas de las charcas se caracterizaron registrando el porcentaje de cobertura arbórea, de vegetación acuática y su tamaño. Además sobre fotografías aéreas se calcularon los porcentajes de usos del suelo del hábitat terrestre circundante a las charcas en un radio de 1 km, así como la densidad de charcas que entraban en este radio y la distancia mínima hasta la charca más próxima. Todos estos datos se han utilizado para evaluar la distribución de las especies en los diferentes hábitats, y el efecto que el hábitat terrestre puede tener sobre la misma.

### ***Experimentos de laboratorio***

Para determinar si las especies difieren en sus características se diseñaron una serie de experimentos de laboratorio. Todos los experimentos fueron llevados a cabo en la Universidad de Barcelona, con puestas y larvas de las especies recogidas en las dos principales zonas de estudio (Collserola y Garraf). Se usaron principalmente dos tipos de unidades experimentales en función del tipo de experimento. Una consistía en pequeños recipientes de 2 litros de capacidad, con un máximo de 3 individuos por recipiente. Estos recipientes se mostraron muy eficaces para los experimentos de desecación del ambiente, al permitir tener un elevado número de réplicas independientes. Los experimentos de desecación del ambiente constan de dos tratamientos: un tratamiento con un volumen constante de agua que simulara a un ambiente permanente, y un tratamiento que siguiese una curva de desecación simulando a una charca temporal (ver art. 2 y 3 para más detalles). El otro tipo de unidad experimental utilizada han sido cubetas de 30 litros para los experimentos de competencia (art. 4 y 5) y de depredación (art. 6). El número de individuos por réplica ha variado en función del tipo de diseños, entre 15 y 30 individuos. En los experimentos de competencia se ha empleado un diseño de series aditivas (Underwood 1986), mientras que en los de depredación se ha empleado un diseño estandarizado por varios autores (ej. Van Buskirk 2002). Para más detalles de los diseños experimentales, consultar los apartados correspondientes en sus respectivos artículos.

### ***Análisis estadísticos***

En los experimentos de laboratorio, las principales variables que se han registrado para cuantificar la respuesta de las especies a los diferentes experimentos han sido el periodo larvario, la masa de los metamórficos, la supervivencia y la tasa de desarrollo. También se ha estudiado la morfología de las larvas ante la presencia de un depredador y ante un estrés hídrico. Todas las variables se han transformado, logarítmicamente o angularmente, para ajustar su distribución a una normal. Las variables morfométricas se han corregido para el tamaño de cada individuo, usando para ello el peso del individuo, el centroid size, o el primer factor obtenido a partir de un análisis de componentes principales. La comparación entre tratamiento se realizó generalmente mediante análisis de la varianza, usando estadística

paramétrica o no-paramétrica en función de la naturaleza de los datos. Los datos de abundancia, así como las matrices de presencia-ausencia de especies por localidad y año, han requerido análisis estadísticos específicos, como la generación de modelos nulos, modelos log-lineales, test de Mantel, etc. (ver cada artículo para una descripción más detallada de los análisis empleados). A la hora de comparar especies, los valores se han estandarizado para hacer comparables los valores. Dado que las especies no pueden considerarse como unidades independientes por su vínculo filogenético (Felsenstein 1985), se ha empleado el método comparativo para explorar si la respuesta de las especies a las diferentes variables experimentales presentaban o no inercia filogenética.

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### ***Distribución espacial y temporal de las especies***

Los diferentes datos de campo (presencia-ausencia y abundancia) muestran mediante diferentes análisis las mismas tendencias, poniendo en evidencia que las especies estudiadas se distribuyen de manera segregada a lo largo del gradiente definido por la temporalidad de las aguas, apreciándose un sustitución de unas especies por otras de unos ambientes a otros. Estos resultados son coincidentes con trabajos previos desarrollados con anfibios (Wellborn et al. 1996; Skelly et al. 1999; Snodgrass et al. 2000; Babbitt et al. 2003). Aparte del gradiente generado por la permanencia de las aguas, se ha constatado que la abundancia de depredadores incrementa junto con la permanencia de la charca, de manera que los ambientes más estables son los que presentan un mayor riesgo de depredación, si bien el tipo de depredador no difiere al de las charcas temporales de larga duración (aquellas que se secan solo en verano) (Wellborn et al. 1996; Wilbur 1997; McPeck 2003).

Todo y la apreciación de la sustitución de unas especies por otras a lo largo del gradiente, y la constatación de preferencia por parte de las especies de unos hábitats específicos, los análisis de modelos nulos con los datos de presencia-ausencia indican que la segregación es imperfecta y que la combinación de especies detectada no difiere de las combinaciones generadas al azar. Esta segregación imperfecta y la posibilidad de poder encontrar casi cualquier combinación de especies en las charcas, puede deberse a la estrategia oportunista

que presentan muchas de las especies para reproducirse en los hábitats disponibles. Los resultados de los modelos log-lineales (art. 8) también son coincidentes con los análisis más clásicos, determinándonos que características son las que determinan la abundancia de las especies. El factor abiótico local más importante es la permanencia de las aguas, seguido de factores locales bióticos como la abundancia de depredadores y la abundancia de especies competidoras. El hábitat terrestre también condiciona en parte la abundancia de las especies en las localidades. Existen especies con una tendencia por los espacios abiertos bien insolados, mientras que otras prefieren zonas boscosas con mayor cobertura vegetal. Las modificaciones climáticas originadas por la cobertura vegetal ayuda también a generar una sustitución de especies entre aquellas que prefieren zonas densamente arboladas, con poca radiación y mucha humedad, a las que buscan ambientes abiertas con una alta radiación (Welsh et al. 2005).

El seguimiento de la fenología reproductiva de las especies a demostrado que existe cierta segregación temporal, además de la espacial ya comentada) en el momentos de depositar las puestas. Todo y la aparente segregación temporal de las especies, sin embargo se ha detectado que a nivel larvario existe un gran solapamiento de especies, y que prácticamente todas ellas coinciden en el tiempo (a excepción de *B. bufo* y *R. perezii*) en mayor medida en función de las fluctuaciones climáticas del año en cuestión. El solapamiento de cohortes hace que la segregación temporal sea un mecanismo ineficaz a la hora de evitar la competencia con otras especies (Morin 1987; Lawler & Morin 1993). El único mecanismo de segregación eficaz que se ha detectado para reducir las interacciones con otros organismos, es la presencia de un segundo periodo de puestas a finales de verano por parte de algunas especies en charcas temporales que se originan con las tormentas de setiembre, que les permitiría ocupar hábitats libres de depredadores y de competidores.

En definitiva el estudio de los hábitats acuáticos y la distribución de las especies, nos permite concluir que existen grandes diferencias entre los ambientes y que las especies se distribuyen a lo largo de diferentes gradientes, seguramente como consecuencia de los "trade-offs" que se crean entre los extremos de los diferentes gradientes (Wellborn et al. 1996). La constatación de la existencia de diferencias entre los hábitats nos permite

desestimar los modelos de metacomunidad que ignoran la heterogeneidad de las localidades.

### **Características de las especies**

Los trabajos experimentales de laboratorio nos han permitido evaluar si las especies difieren entre sí en sus respuestas a las principales variables que se han definido que condicionan la diversidad de la comunidad a escala local. El primer carácter evaluado ha sido la respuesta al estrés hídrico (art. 2 y 3). Los experimentos han demostrado como otros trabajos previos (Newman 1992; Doughty & Reznick 2004), que existe una respuesta fenotípica generalizada entre los anuros a dicho estrés. Todas las especies estudiadas han acortado su periodo larvario para escapar del ambiente que se está secando. Sin embargo la respuesta no ha sido la igual para todas las especies. Las especies que ocupan ambientes más variables (tanto en el tiempo como por diversidad de ambientes ocupados), como es el caso de *P. punctatus*, *H. meridionalis* y *A. obstetricans*, presentan una mayor plasticidad en el tiempo de desarrollo. Por el contrario las especies que ocupan los ambientes de los extremos del gradiente de permanencia de las aguas (*B. calamita* en charcas efímeras, y *B. bufo* y *R. perezii* en ambientes permanentes), presentan estrategias más propias de especialistas con una menor magnitud de plasticidad fenotípica. La ausencia de inercia filogenética en los resultados, sugiere que la magnitud de plasticidad fenotípica es un carácter adaptativo asociado a la variabilidad ambiental en la cual se desarrollan las especies tal y como sugiere la teoría (DeWitt & Langerhans 2004). Cabe tomar estos datos con precaución, ya que estamos trabajando con una muestra de especies muy pequeña, y parte de la plasticidad fenotípica en realidad podría venir condicionada por factores históricos.

Se ha observado que ante la aceleración de la metamorfosis, los metamórficos resultantes generalmente son de menor tamaño. Esto podría entenderse como parte de los costes asociados de la plasticidad fenotípica, ya que una reducción de masa puede hacer al individuo más susceptible a problemas de deshidratación corporal, contraer parásitos, ser depredado con mayor facilidad, e incluso afectar a su fitness reproductiva en el futuro (Smith 1987; Newman & Dunham 1994; Beck & Congdon 2000). En el artículo 3, los resultados de morfología del adulto han revelado, que no sólo hay una pérdida de masa como consecuencia

de la aceleración del desarrollo larvario, sino que también afecta a diferentes caracteres morfológicos de los recién metamorfoseados. Los individuos sometidos a estrés presentan la cabeza más ancha con caracteres más próximos a los de las larvas en los últimos estadios de metamorfosis, y las extremidades posteriores ligeramente más cortas, afectando a su capacidad absoluta de locomoción. Estos cambios sobre los metamórficos han estado identificados en otras especies (Newman 1989; Van Buskirk & Saxer 2001) y parece ser una consecuencia generalizada a diferentes tipos de estrés durante la fase larvaria que alteren la fase de crecimiento y desarrollo del individuo. Los resultados del trabajo no coinciden con la teoría del desacoplamiento entre fases en organismos con ciclos de vida complejos, de manera que la metamorfosis no se muestra como un mecanismo capaz de desvincular las fases entre ellas. Parte de los costes de la plasticidad fenotípica expresada durante la fase larvaria es posible que se manifieste posteriormente durante la fase juvenil.

Los estudios de competencia (art. 4 y 5) han demostrado que la competencia es asimétrica entre las especies (Morin & Johnson 1988; Parrish & Semlitsch 1998; Smith et al. 2004). Los análisis comparativos sugieren que las especies de mayor tamaño corporal son las más competidoras. Son las especies que en promedio tienen una mayor incidencia sobre el desarrollo de las otras especies, afectando a las especies más pequeñas tanto a nivel individual (una reducción de la masa corporal y prolongación del periodo larvario) como poblacional (un mayor porcentaje de mortalidad asociado a la presencia de especies de mayor tamaño). Los animales con mayor tamaño corporal pueden desplazar físicamente a las otras especies de donde se concentran los recursos, e incluso obligarles a ocupar un microhábitat que no es el óptimo para la especie tal y como se aprecia en los resultados obtenidos en el artículo 5. El factor “actividad” de la especie no parece influir sobre la capacidad competidora de una especie, explicándose la jerarquía observada por las competencias asimétricas, en función del tamaño. El tipo de hábitat ocupado por las especies tampoco parece influir, de manera que las especies de ambientes temporales (más activas por requerir unas tasas de crecimiento y desarrollo más altas) no son mejor competidoras que las de ambientes permanentes tal y como sugieren algunos autores (Woodward 1982; Dayton & Fitzgerald 2001). De hecho las especies estudiadas de ambientes más temporales

(*B. calamita* y *P. punctatus*) son dos de las especies que padecen un mayor efecto de la competencia interespecífica, contradiciendo las hipótesis de Woodward (1982) y Dayton & Fitzgerald (2001). La reproducción oportunista de ambas especies y la poca capacidad competidora, sugiere que ocupar los ambientes de mayor riesgo de desecación sea una estrategia para evitar la competencia y la depredación que es mucho mayor en los ambientes temporales o permanentes. Los resultados obtenidos en el laboratorio no son extrapolables a lo que realmente sucede en la naturaleza, y actualmente su utilización para interpretar la realidad es tema de debate (Chalcraft et al. 2005; Skelly 2005). Sin embargo, creemos que la elaboración de experimentos bien diseñados en conjunción con el trabajo de campo (e incluso experimentos en la naturaleza si las condiciones se prestan) pueden ayudarnos a descifrar sucesos que con la simple observación son de difícil interpretación por la gran cantidad de variables incontroladas introducidas en el sistema y la falta de réplicas.

La respuesta de las especies a la presencia de los depredadores es de más difícil interpretación (art. 6). Se ha estudiado la respuesta conductual de las especies (reducción de la actividad de los individuos para reducir las probabilidades de detección y encuentro con los depredadores) y la plasticidad morfológica, usando los caracteres estudiados en trabajos anteriores (ej. Van Buskirk 2002). La respuesta conductual es uniforme en todas las especies, con una reducción de la actividad en todas las especies (Van Buskirk 2002). Sin embargo, al igual que sucede con la respuesta al estrés hídrico, la magnitud de cambio difiere entre especies. Las especies de ambientes más temporales reducen menos su actividad en principio como compromiso para poder así mantener unas tasas de crecimiento y desarrollo altas por la presión causada por la temporalidad del ambiente (Relyea & Werner 1999). Todo y no haberse detectado inercia filogenética en el estudio, una vez más hay que ser cauteloso con los resultados tal y como se ha comentado previamente. El hecho de que los dos bufónidos presenten respuestas muy similares en todos los factores explorados, todo y ocupar los dos extremos del gradiente considerado, hacen sospechar a uno de que pueden existir realmente factores históricos que determinen de alguna manera la plasticidad de las especies independientemente del ambiente que ocupan. Los cambios morfológicos son coincidentes con los trabajos anteriores (Lardner 2000; Van Buskirk 2002), sin embargo la variabilidad de formas descritas dificulta la interpretación de los resultados. Algunas

especies muestran una morfología “anti-depredador” con unas crestas bien desarrolladas para reducir la incidencia de captura por parte de los depredadores, una morfología aparentemente adaptativa (Van Buskirk & Relyea 1998). Otras especies no presentan estos caracteres, y presentan otros de difícil interpretación. Se ha sugerido que los cambios de plasticidad morfológica pueden venir impuestos por restricciones morfológicas de las especies adaptadas a una serie de microhábitats (por ejemplo el uso que hacen de la columna de agua), y de restricciones morfológicas originadas por la propia filogenia, dando todo ello una gran diversidad de respuestas adaptativas de difícil interpretación (Lardner 2000; Richardson 2001; Van Buskirk 2002).

En resumen, este conjunto de trabajos nos permiten evaluar que las especies presentan una serie de caracteres específicos ligados, en parte, a los ambientes que ocupan. La correlación existente entre muchos de los caracteres evaluados (art. 7) sugiere que el conjunto de caracteres estudiados no son independientes entre si, y que la posesión de uno de los mismos conlleva la posesión de otros caracteres asociados para permitir a las especies desarrollarse eficazmente en un tipo de hábitat (Price 1997; Richardson 2001). Las especies de ambientes temporales suelen presentar una gran plasticidad fenotípica del desarrollo ante el peligro de que se seque la charca, ritmos de actividad altos, son más susceptibles a la depredación (al reducir menos la actividad en presencia de un depredador), no son especies muy competidoras y parecen ser especies con una gran capacidad de dispersión y colonización de nuevos ambientes (deducido a partir de las tasas de extinción y colonización calculados del seguimiento de charcas naturales entre años). Las especies de ambientes más estables y permanentes no tienen tanta capacidad de acelerar el desarrollo ante un estrés hídrico, presentan larvas menos activas, reducen considerablemente su actividad en presencia de un depredador (reducir la tasa de crecimiento y desarrollo no supone un riesgo para estas especies por los ambientes que ocupan), son especies competidoras y con una menor capacidad de colonizar nuevos ambientes (suponemos que se debe a una menor tasa de dispersión por parte de los individuos adultos). Ninguno de los modelos basados en “trade-offs” sugeridos previamente (Smith 1983; Hecnar & M’Closkey 1996; Wellborn et al. 1996) se impone a los otros. Es muy posible que en la naturaleza sea la interacción de todos los mecanismos lo que permita la coexistencia de las diferentes especies.

La presencia de características específicas de las especies como adaptaciones a los ambientes que ocupan, y la apreciación compartida por otros autores (Skelly et al. 1999; Marsh & Trenham 2001) de que las extinciones locales tengan lugar por mecanismos deterministas asociados a las características del hábitat, más que por procesos estocásticos, nos permiten descartar el modelo neutro de metacomunidad (Hubbell 2001) que considera a todas las especies iguales sin diferencias ecológicas o biológicas que determinen la estructura de la comunidad.

### ***¿Siguen el mismo modelo de metacomunidad un mismo conjunto de especies en regiones diferentes?***

Con los trabajos anteriores hemos logrado discriminar a 2 de los 4 posibles modelos de metacomunidad definidos hasta el momento (Leibold et al. 2004). Los modelos que quedan, son aquellos que consideran que existe una variabilidad ambiental, y que las especies difieren en sus caracteres. Son el modelo de “species-sorting” (Leibold 1998) y el de “mass-effect” (Mouquet & Loreau 2002), los cuales prácticamente se diferencian en las tasas de dispersión de las especies y el tipo de dinámica que ello genera. Cuando la dispersión es baja, el ritmo de exclusión local supera al de dispersión apreciándose una segregación de las especies (Leibold 1998), mientras que cuando la dispersión tiene lugar a un ritmo superior a los procesos de exclusión local, hay un continuo “efecto-rescate” de las poblaciones que se encuentran en ambientes poco favorables impidiendo que se aprecie una segregación de las especies. En términos generales los análisis de modelos nulos que habíamos realizado con todos los datos no permitían apreciar una segregación de las especies, sugiriendo que las especies se mueven entre las localidades a un ritmo suficientemente alto como para impedir una buena segregación de las especies.

Como dentro de la zona de estudio trabajábamos con dos regiones bien diferenciadas, y sin conexión en la actualidad, todo y la proximidad de las mismas, decidimos mirar si ambas regiones presentaban el mismo modelo de metacomunidad (art. 8). La mayor diferencia entre ambas regiones se debe al tipo de vegetación, dadas que las condiciones climáticas entre ambas regiones y los ambientes acuáticos son los mismos. En Collserola encontramos una gran diversidad de ambientes terrestres, dibujando un gran mosaico de

hábitats que van desde zonas boscosas, a zonas de matorral, estepas, campos de cultivo y zonas urbanizadas. En Garraf la naturaleza geológica del macizo no permite que en la mayor parte de la región se desarrolle más que un estrato arbustivo o sabanoide, siendo una zona mucho más heterogénea en cuanto a ambientes terrestres. Los anuros, como organismos con ciclos de vida complejos, requieren varios ambientes para completar todo su ciclo, un ambiente acuático y otro terrestre apropiado a sus necesidades. Estudios previos han demostrado que la movilidad de los individuos varía en función del tipo de sustrato y que presentan preferencia a la hora de moverse entre diferentes ambientes terrestres (Rothermel & Semlitsch 2002; Stevens 2004). Los modelos log-lineales llevados a cabo, también sugieren la preferencia de algunas especies por un tipo de ambiente terrestre, al menos en cuanto a la localización de la charca. Los test de Mantel llevados a cabo y los modelos nulos entre ambas regiones han puesto de manifiesto que la estructura de la metacomunidad no parece ser la misma entre regiones. En Collserola se aprecia una buena segregación de las especies, con unas tasas de colonización más bajas que en Garraf, que en parte puede deberse a la variabilidad de ambientes terrestres. La preferencia de los adultos por unos ambientes específicos y la reproducción de los mismos en ambientes acuáticos próximos a los hábitats terrestres, favorecería un menor intercambio de especies entre charcas con bajas tasas de colonización incapaces de suplir la tasa de extinción por las condiciones locales. En cambio en Garraf, donde el ambiente terrestre es homogéneo, los movimientos terrestres de los adultos no se ven limitados por unas preferencias, favoreciendo una mayor tasa de colonización de ambientes. El resultado es una mayor riqueza de especies por localidad sostenida por las tasas de colonización.

Estos resultados muestran que la frontera entre los dos modelos de metacomunidad son difíciles de apreciar en la naturaleza, y que un mismo conjunto de especies puede presentar uno u otro modelo si varían las condiciones que afectan principalmente a la movilidad y dispersión de las especies. En ambos casos la riqueza regional es la misma, pero cambia la riqueza local. Esto puede tener implicaciones de cara a la conservación de las comunidades. La reducción de movilidad entre localidades, que se supone, tiene lugar en Collserola puede no sólo deberse a la preferencia de los adultos por zonas abiertas o boscosas, sino también por la mayor fragmentación ocasionada por las infraestructuras viarias

que cruzan la sierra y las urbanizaciones. Si es éste el caso, la diversidad regional de momento parece garantizada, siempre y cuando se proteja toda la heterogeneidad de hábitats acuáticos que requiere cada especie. En el momento que unos ambientes se pierdan con mayor frecuencia que otros, y si existe poca capacidad de movilidad entre ambientes, la especies corren el riesgo de desaparecer.

## BIBLIOGRAFÍA

- Babbitt, K.J., Baber, M.J. and Tarr, T.L. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal Zoology* 81: 1539-1552.
- Beck, C.W. and Congdon, J.D. 2000. Effects of age and size at metamorphosis on performance and metabolic rates of Southern Toad, *Bufo terrestris*, metamorphs. *Functional Ecology* 14: 32-38.
- Chalcraft, D.R., Binckley, C.A. and Resenterits, W.J. 2005. Experimental venue and estimation of interaction strength: comment. *Ecology* 86: 1061-1067.
- Dayton, G.H. and Fitzgerald, L.A. 2001. Competition, predation, and the distribution of four desert anurans. *Oecologia* 129: 430-435.
- DeWitt, T. and Langerhans, R.B. 2004. Integrated solutions to environmental heterogeneity. Theory of multimoment reaction norms. In Phenotypic plasticity. Functional and Conceptual approaches (T.J. DeWitt and S.M. Scheiner, eds), pp. 98-111. Oxford: Oxford University Press.
- Doughty, P. and Reznick, D.N. 2004. Patterns and analysis of adaptive phenotypic plasticity in animals. In Phenotypic plasticity. Functional and Conceptual approaches (T.J. DeWitt and S.M. Scheiner, eds), pp. 126-150. Oxford: Oxford University Press.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-13.
- Hecnar, S.J. & M'Closkey, R.T. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* 77: 2091-2097.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Lardner, B. 2000. Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. *Oikos* 88: 169-180.
- Lawler, S.P. & Morin, P.J. 1993. Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology* 74: 174-182.
- Leibold, M.A. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* 12: 95-110.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amerasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J. Law, R. Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Marsh, D.M. & Trenham, P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15: 40-49.
- Morin, P.J. 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology* 68: 675-683.
- Morin, P.J. and Johnson, E.A. 1988. Experimental studies of asymmetric competition among anurans. *Oikos* 53: 398-407.
- Mouquet, N. & Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 159: 420-426.

- Newman, R.A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioScience* 42: 671-678.
- Newman, R.A. and Dunham, A.E. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchii*). *Copeia* 1994: 372-381.
- Parris, M.J. and Semlitsch, R.D. 1998. Asymmetric competition in larval amphibian communities: conservation implications for the northern crawfish frog, *Rana areolata circulosa*. *Oecologia* 116: 219-226.
- Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrast. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 352: 519-529.
- Relyea, R.A. & Werner, E.E. 2000. Morphological plasticity in four larval anurans distributed along an environmental gradient. *Copeia* 2000: 178-190.
- Richardson, J.M.L. 2001. The relative roles of adaptation and phylogeny in determination of larval traits in diversifying anuran lineages. *American Naturalist* 157: 282-299.
- Skelly, D.K. 2005. Experimental venue and estimation of interaction strength: reply. *Ecology* 86: 1068-1071.
- Skelly, D.K., Werner, E.E. & Cortwright, S.A. 1999. Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80: 2326-2337.
- Smith, D.C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64: 501-510.
- Smith, D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*, 68: 344-350.
- Smith, G.R., Dingfelder, H.A. and Vaala, D.A. 2004. Asymmetric competition between *Rana clamitans* and *Hyla versicolor* tadpoles. *Oikos* 105: 626-632.
- Snodgrass, J.W., Bryan, A.L & Burger, J. 2000a. Development of expectations of larval amphibian assemblage structure in southeastern depression wetlands. *Ecological Applications* 10: 1219-1229.
- Stocks, R. & McPeck, M.A. 2003. Predators and life histories shape *Lestes* damselfly assemblages along a freshwater habitat gradient. *Ecology* 84: 1576-1587.
- Underwood, T. 1986. The analysis of competition by field experiments. In: Kikkawa J, Anderson DJ (eds) *Community ecology: pattern and process*. Blackwell Scientific, Melbourne, pp 240-269.
- Van Buskirk, J. 2002. A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. *American Naturalist* 160: 87-102.
- Van Buskirk, J. & Relyea, R.A. 1998. Natural selection for phenotypic plasticity: predator-induced responses in tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 301-328
- Van Buskirk, J. and Saxer, G. 2001. Delayed costs of an induced defense in tadpoles? Morphology, hopping, and development rate at metamorphosis. *Evolution*, 55: 821-829.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K. & Werner, E.E. 1996. Mechanism creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27: 337-363.
- Welsh, H.H., Hodgson, G.R. & Lind, A.J. 2005. Ecogeography of the herpetofauna of a northern California watershed: linking species patterns to landscape processes. *Ecography* 28: 521-536.
- Wilbur, H.M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279-2302.