

CONSERVACIÓN

Comparación de la dieta y atributos corporales de poblaciones de *Rheohyla miotympanum* (Anura: Hylidae) en dos hábitats contrastantes en México

Diet and body traits comparison between populations of *Rheohyla miotympanum* (Anura: Hylidae) in two contrasting habitats in Mexico

Tonantzin Carmona-Zamora ^{1,2}, Eduardo Pineda Arredondo ^{2*}

- Recibido: 16/05/2025
- Aceptado: 23/02/2026
- Publicado: 06/05/2026

Citación: Carmona-Zamora, T., Pineda Arredondo, E. (2026). Comparación de la dieta y atributos corporales de *Rheohyla miotympanum* (Anura, Hylidae) en dos hábitats contrastantes en México. *Caldasia*, 48, e120422. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v48.120422>

RESUMEN

Los anfibios son un grupo biológico altamente sensible a los cambios ambientales y una de sus funciones ecosistémicas es la regulación de poblaciones de una gran cantidad de invertebrados. No obstante, existen especies de anfibios capaces de sobrevivir y reproducirse en ambientes notablemente transformados. En este tipo de especies, evaluar cómo la transformación del hábitat modifica su alimentación y qué implicaciones tiene ello en sus atributos corporales contribuye a entender cómo algunas especies sortean una de las mayores amenazas para la biodiversidad a nivel global. En este estudio, comparamos la dieta, el tamaño, el peso y la condición corporal entre poblaciones de *Rheohyla miotympanum* que habitan en bosque de niebla y ranas que habitan en pastizal para ganado en Veracruz, México. Recolectamos 58 ranas y analizamos el contenido estomacal de 25 individuos. En total, identificamos 46 presas de doce categorías taxonómicas a nivel de orden. La dieta de las ranas de los dos ambientes estudiados tendió a diferir (disimilitud de 59 %) en el tipo de presa consumida, aunque las presas más numerosas fueron de los mismos órdenes taxonómicos en ranas de ambos ambientes. Contrario a lo esperado, el tamaño, el peso y la condición corporal no difirieron significativamente entre ranas de bosque y ranas de pastizal. Frente a la transformación del bosque en pastizal para ganado, la rana *Rheohyla miotympanum* parece ser capaz de modificar parcialmente su dieta sin que ello derive en una disminución del tamaño, peso y condición corporal de los individuos en el ambiente transformado.

Palabras clave: Anfibios, bosque de niebla, ecología trófica, modificación del hábitat, pastizal para ganado.

- 1 Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología, A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91073, Veracruz, México. eduardo.pineda@inecol.mx
- 2 Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Zona Universitaria, Xalapa 91090, Veracruz, México. carmonatonantzin18@gmail.com

* Autor para correspondencia.



ABSTRACT

Amphibians are a biological group highly sensitive to environmental changes and one of their ecosystem functions includes regulating populations of many invertebrates. However, there are amphibian species that can survive and reproduce in significantly transformed environments. In this type of species, evaluating how habitat transformation modifies their diet and what implications this has on their body traits contributes to understanding how some species overcome one of the greatest threats to biodiversity at the global level. In this study, we compared the diet, size, weight, and body condition of populations of *Rheohyla miotympanum* that live in cloud forests and frogs that live in cattle pastures in Veracruz, Mexico. We collected 58 frogs and analyzed the stomach contents of 25 individuals. In total, we identified 46 prey items from twelve taxonomic categories at Order level. The diet of frogs from the two environments studied tended to differ (59 % dissimilarity) in the type of prey consumed, although the most numerous prey were from the same taxonomic Orders in frogs from both environments. Contrary to our expectations, size, weight, and body condition did not differ significantly between forest frogs and cattle pasture frogs. Faced with the transformation of forest into cattle pasture, the frog species *Rheohyla miotympanum* seems to be able to partially modify its diet, without this resulting in a decrease in the size, weight and body condition of individuals in the transformed environment.

Keywords: Amphibians, cattle pasture, cloud forest, habitat modification, trophic ecology.

INTRODUCCIÓN

La transformación del hábitat, considerada la mayor amenaza para la biodiversidad, provoca modificaciones en la estructura, la composición y el funcionamiento del ecosistema, así como en la provisión de servicios ecosistémicos (Dornelas et al., 2010; Laurence, 2010; Sekercioglu, 2010). En ambientes altamente transformados, las comunidades bióticas tienden a homogeneizarse (Battles et al., 2013) generando impactos notables en interacciones ecológicas como el mutualismo, el parasitismo y la depredación (Laurence, 2010; Primack, 2010). Los cambios en la interacción presa-depredador, derivados de la modificación del hábitat, pueden alterar la fisiología, el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de los organismos interactuantes, generando efectos en cascada en la red trófica de la que forman parte (Flowers & Graves, 1995; Newman, 1999). En los depredadores, los cambios pueden manifestarse en su tamaño y peso corporal debido a alteraciones en la abundancia y la composición de las presas disponibles en su entorno (Battles et al., 2013; Flowers & Graves, 1995). La sobrevivencia de una especie frente a la transformación del ambiente puede implicar una modificación de su dieta, empieza a consumir las presas que encuentre

y limita su consumo en función de la abundancia de dichas presas, lo cual puede alterar su estrategia de captura (Berazategui et al., 2007). Por el contrario, los depredadores especialistas en un tipo particular de presa pueden volverse vulnerables cuando la modificación del hábitat reduce la disponibilidad de dicha presa o provoca su desaparición (Anderson et al., 1999).

Los anfibios son vertebrados que abundan en ambientes boscosos (Wells, 2007) y desempeñan un papel importante en la red trófica, ya que son depredadores primarios de invertebrados y, a la vez, son presa de reptiles, aves, mamíferos, peces e invertebrados (Duellman & Trueb, 1986; Stebbins & Cohen, 1995). Asimismo, debido a sus atributos biológicos y ecológicos, una gran cantidad de especies de anfibios son altamente sensibles a los cambios ambientales (Stuart et al., 2008; Wyman, 1990) aunque hay especies capaces de tolerar elevados niveles de perturbación (Ordoñez-Ifarraguerri et al., 2017; Suazo-Ortuño et al., 2007). La dieta de los anfibios se relaciona con su morfología, fisiología y hábitat (Solé & Rödder, 2010), así como la etapa de desarrollo en la que se encuentra el individuo, sus mecanismos de defensa, la época reproductiva, el sexo y el tamaño (Stebbins & Cohen, 1995). La mayoría

de las especies de anfibios son consideradas depredadoras generalistas, aunque hay especies que se especializan en consumir un tipo particular de presa, como varias especies de ranas venenosas dendrobátidas de Centroamérica, que consumen principalmente hormigas y termitas, o la rana *Paracassina kounhiensis* (Mocquard, 1905) que se alimenta de caracoles (Solé & Rödder, 2010; Stebbins & Cohen, 1995; Wells, 2007). Los atributos de las presas como el tamaño, el tipo de movimiento y el valor nutritivo también influyen en la selección por parte de los anfibios (Solé & Rödder, 2010). Los anfibios que sobreviven a la transformación del hábitat o que habitan en diferentes ambientes naturales pueden ajustar su dieta a las presas disponibles en el ambiente modificado (Luría-Manzano & Ramírez-Bautista, 2017).

La composición de la dieta de los anfibios influye sobre sus atributos morfológicos, fisiológicos y fenológicos e interviene en el flujo de materia y energía dentro del ecosistema (Cortés-Gómez et al., 2016). Dentro de los atributos corporales de los anfibios, la condición corporal (la relación entre el tamaño y el peso del organismo) refleja la energía acumulada en el cuerpo del individuo (Peig & Green, 2009). La condición corporal se relaciona con la alimentación del individuo y proporciona información sobre su historia de vida, morfología, bioquímica, interacciones ecológicas y estrés ambiental (Bâncilă et al., 2010; MacCracken & Stebbins, 2012; Peig & Green, 2009). Por consiguiente, la transformación del hábitat puede influir en la disponibilidad de presas en el hábitat del individuo y repercutir en su condición corporal (Battles et al., 2013).

La rana *Rheohyla miotympanum* (Cope, 1863), de la familia Hylidae, conocida comúnmente como Calate, es endémica a México, se distribuye naturalmente en el bosque de niebla (Frost, 2021) y es capaz de tolerar altos niveles de disturbio antropogénico (Juárez-Ramírez et al., 2024; MacGregor-Fors et al., 2016; Tobar-Suárez, 2012). El Calate es una de las especies de anfibios más comunes en paisajes antropizados del centro de Veracruz y está presente, además de en los fragmentos de bosque de niebla, en plantaciones de café bajo sombra, en bosques secundarios, en pastizales para ganado e, incluso, en espacios verdes en entornos urbanos (Juárez-Ramírez et al., 2024; MacGregor-Fors et al., 2016; Meza-Parral & Pineda, 2015; Murrieta-Galindo et al., 2018).

La capacidad de especies como la rana *R. miotympanum* para sobrevivir y reproducirse en ambientes notablemente transformados es una oportunidad para entender cómo las especies nativas de bosque modifican su alimentación frente a la transformación drástica de su entorno y cómo dicha modificación influye en la morfología de los individuos. Pese a que la transformación del hábitat se reconoce como la principal amenaza para los anfibios a nivel global, son pocos los estudios que comparan la dieta y morfología de ranas y salamandras entre bosques y ambientes modificados, particularmente en paisajes tropicales (Le et al., 2020; Ordoñez-Ifarraguerri et al., 2017; Suazo-Ortuño et al., 2007). El análisis comparativo de la dieta y la morfología de una misma especie en ambientes contrastantes, producto del disturbio antrópico, contribuye a entender cómo la diversidad biológica responde frente a la transformación del hábitat, cómo se modifica la interacción entre especies y cómo cambia su papel en el ecosistema.

En este trabajo, comparamos la dieta, el tamaño, el peso y la condición corporal de poblaciones *R. miotympanum* que habitan en dos ambientes contrastantes, bosque de niebla y pastizal para ganado, en el centro de Veracruz, México. Dado que la transformación del bosque de niebla en pastizal para ganado implica cambios en la estructura, composición y funcionalidad del ecosistema, hipotetizamos que la dieta y atributos morfológicos de *R. miotympanum* diferirán entre ambos ambientes. Esperamos que las ranas que habitan en bosque tengan una dieta más variada en cuanto a la composición taxonómica de presas, así como mayor número y frecuencia de presas en comparación con las ranas de pastizal. Asimismo, esperamos que las ranas del bosque sean de mayor tamaño corporal, peso y condición corporal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área y sitios de estudio

Los sitios de estudio se encuentran al oeste-suroeste de la ciudad de Xalapa, en la región montañosa del centro de Veracruz, México, entre los 1300 y 1800 msnm (Fig. 1). El paisaje está conformado por cafetales con sombra, pastizales para ganado, fragmentos de bosque de niebla, otros cultivos y asentamientos humanos (Williams-Linera et al., 2007). El bosque de niebla en la zona de estudio

se caracteriza por la abundancia y diversidad de epífitas, de trepadoras leñosas y de pteridofitas. Son comunes árboles de los géneros *Liquidambar*, *Quercus*, *Clethra*, *Carpinus* y *Pinus* (García-Franco et al., 2008; Williams-Linera, 2002). La cobertura del dosel comúnmente oscila entre 80 % y 95 % y la profundidad de la hojarasca varía entre 5 cm y 7 cm (Meza-Parral & Pineda, 2015). En el pastizal para ganado predominan especies de las familias Asteraceae, Poaceae, Piperaceae, Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y Solanaceae (Lira-Noriega et al., 2007) y es posible observar árboles aislados, por lo que la cobertura del dosel puede variar entre 0 % y 13 %, mientras que la profundidad de la hojarasca es nula (Tobar-Suárez, 2012). Los sitios de estudio seleccionados (dos con bosque de niebla y dos con pastizal para ganado) están distanciados entre sí por más de 3 km y en cada uno atraviesa un arroyo permanente.

Especie de estudio

Rheohyla miotympanum es una rana de tamaño mediano, las hembras son de mayor tamaño que los machos

(longitud hocico-cloaca [LHC] hasta 51 mm en hembras y 38 mm en machos). Su piel es lisa sobre el dorso y granulosa en la zona ventral, en general, tienen coloración verde pálida en el dorso y blanco en el vientre, presenta metacrosis. Posee una línea delgada distintiva de color blanco en el margen del labio superior, en los bordes exteriores del antebrazo y de los pies, así como por encima de la abertura anal. La especie tiene hábitos arborícolas y su actividad es nocturna (Duellman, 2001; Duellman et al., 2016). Se le puede observar perchada en ramas de árboles, de arbustos o en hierbas, generalmente en cercanía a cuerpos de agua (Murrieta-Galindo et al., 2018). La especie se distribuye principalmente en bosque de niebla de la vertiente del Atlántico, a lo largo de la Sierra Madre Oriental, desde el centro del estado de Nuevo León hasta el centro de Veracruz. También se reportan poblaciones de la especie en montañas del norte de Chiapas, la Sierra de los Tuxtlas, al sureste de Veracruz y en Tehuantepec, Oaxaca (Duellman, 2001). Su distribución elevacional va de los 1000 a los 2282 msnm (Frost, 2021).

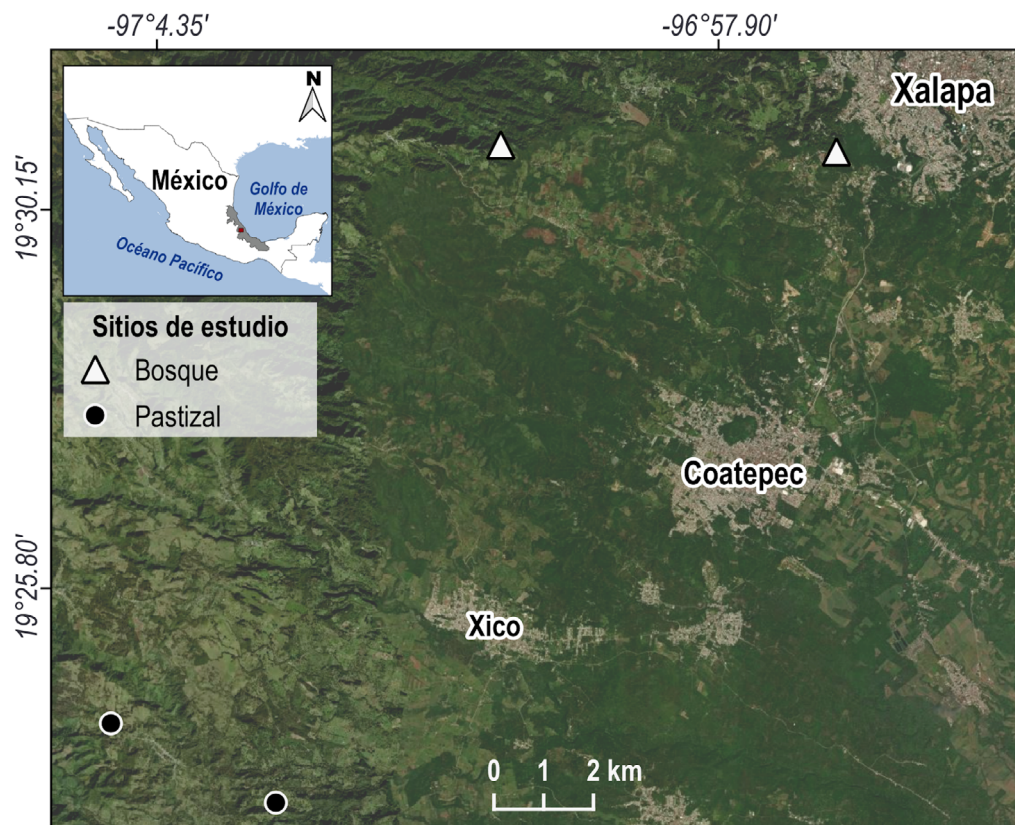


Figura 1. Ubicación del área y sitios de estudio en la región montañosa del centro de Veracruz, México.

Colecta de muestras

En cada sitio de estudio, entre los meses de noviembre de 2020 y febrero de 2021 (periodo que se ubica en la temporada húmeda-fría de la zona de estudio), se buscaron ranas adultas mediante el método de encuentro visual en búsqueda libre (Crump & Scott, 1994) a lo largo de dos franjas de 100 m × 3 m aproximadamente, ubicadas de manera paralela a cada lado de un arroyo. El muestreo se llevó a cabo por tres personas en horario de 20:00 h a 22:00 h. Las ranas capturadas se depositaron individualmente en bolsas de plástico y, posteriormente, fueron transportadas al laboratorio para llevar a cabo el lavado estomacal y medir los atributos corporales. En el laboratorio, cada rana fue pesada con una báscula de resorte (de 10 g de límite máximo y 0,1 g de precisión) antes de hacerle el lavado estomacal. El lavado estomacal se llevó a cabo siguiendo el método sugerido por Legler & Sullivan (1979) y modificado por Solé et al. (2005). El lavado estomacal se realizó antes de las cuatro horas posteriores a la captura de las ranas, ya que después de ese tiempo las presas tienen una mayor descomposición y se dificulta su identificación (Caldwell, 1996; Luría-Manzano, 2012; Woolbright & Stewart 1987). Las presas que fueron expulsadas al lavar cada estómago se depositaron en tubos eppendorf con un ml de alcohol al 70 %. Al final del lavado estomacal se midió el tamaño (LHC) de cada rana con un calibrador milimétrico (0,02 mm de precisión). Después de registrar el tamaño, cada rana fue liberada en el sitio de colecta. La colecta y manipulación de los ejemplares se llevó a cabo con el permiso otorgado por la Dirección General de Vida Silvestre de la SEMARNAT, México (permiso de colecta SEMARNAT-FAUT-0303).

El contenido estomacal de cada rana fue analizado a través de un microscopio estereoscópico. Las presas fueron identificadas taxonómicamente a nivel de orden, con el apoyo de las claves de Triplehorn & Johnson (2005). Los insectos holometábolos larvas fueron incluidos en la categoría “Otras” (Luría-Manzano, 2012) y los de la categoría de himenópteros fueron formícidos (Whitfield & Donnelly, 2006).

Análisis de datos

Para comparar el número de categorías taxonómicas consumidas por las ranas de los dos hábitats y debido a que encontramos un número desigual de ranas con contenido estomacal en cada hábitat, usamos curvas de acumulación de especies (en este caso de categorías taxonómicas) y sus intervalos de confianza al 95 % (generados mediante 100 bootstraps). Las curvas de acumulación se elaboraron

en función del número de presas encontradas en el conjunto de ranas con contenido estomacal de cada hábitat. Asimismo, se calculó la cobertura de la muestra para cada ambiente. Tanto el análisis de las curvas de acumulación como el cálculo de la cobertura de la muestra se llevaron a cabo mediante el programa iNEXT (Chao et al., 2016).

La comparación de la composición taxonómica de las presas entre las ranas de los dos hábitats estudiados se llevó a cabo mediante el cálculo de dos índices: el índice de similitud de Jaccard (el cual se basa en datos de presencia-ausencia) y el índice de similitud de Bray-Curtis (el cual se basa en datos de abundancia) (Moreno, 2001).

El cálculo del índice de similitud de Jaccard (I_j) se llevó a cabo mediante la siguiente ecuación:

$$I_j = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde a es el número de categorías (tipos) de presas registradas en ranas del bosque, b es el número de categorías de presas detectadas en ranas del pastizal para ganado y c es el número de categorías de presas compartidas en ranas de ambos ambientes. El intervalo de valores del índice va de 0 a 1, donde 0 indica que ninguna categoría taxonómica de presas estuvo en los dos ambientes estudiados, mientras que 1 significa que todas las categorías taxonómicas de presas estuvieron en los dos ambientes.

El cálculo del índice de Bray-Curtis (I_{bc}) se llevó a cabo mediante la siguiente fórmula:

$$I_{bc} = \frac{2 \cdot jN}{N_a + N_b}$$

Donde N_a es el número total de presas registradas en ranas del bosque, N_b es el número total de presas detectadas en ranas del pastizal para ganado y jN es la suma del número de presas más bajo de cada una de las categorías de presas compartidas entre ranas de ambos ambientes. El intervalo de valores del índice oscila entre 0 y 1, donde 0 indica que entre las ranas de los dos ambientes no hay categorías de presas en común, mientras que 1 indica que en los dos ambientes se registraron exactamente las mismas categorías de presas, así como el mismo número de presas en cada categoría (i.e. las muestras son idénticas).

De cada orden taxonómico se determinó el número de presas (cantidad de individuos de esa categoría taxonómica), el porcentaje del número de presas (%N), la frecuencia de

aparición (número de estómagos en los que aparecía al menos una presa de cada categoría), así como el porcentaje de frecuencia de aparición (%F). Para calcular el valor de importancia (VI) de presas en la dieta de ranas de cada ambiente, se usó una modificación de la fórmula propuesta por Biavati y colaboradores (2004):

$$VI = \frac{\%N + \%F}{2}$$

La propuesta de Biavati y colaboradores (2004) incluye, además de %N y %F, el porcentaje volumétrico de la categoría de presa (%V). En nuestro estudio, debido a que durante la revisión del contenido estomacal de varias ranas no fue posible estimar el volumen de las presas (por el grado en el que estaban fragmentadas), no se calculó el porcentaje volumétrico y, por lo tanto, el valor de importancia se basa en una relación aditiva, dividida entre dos, de abundancia relativa y de frecuencia relativa. En ese sentido, el índice resultante no integra al porcentaje volumétrico, el cual es el componente que menos peso tiene en el índice (Tabla 1 de Biavati et al., 2004). Para mostrar visualmente la importancia de cada orden en la dieta de las ranas de los dos ambientes estudiados se usaron gráficos de rango-abundancia (Magurran, 2004).

El análisis de los atributos corporales se dividió en tres grupos: el total de ranas capturadas, las ranas con contenido estomacal y las ranas sin contenido estomacal. Para estimar la condición corporal de las ranas de cada ambiente, se utilizó la fórmula del Índice de Masa Escalada, propuesta por Peig & Green (2009):

$$\widehat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right] b_{SMA}$$

Donde M_i es el peso de la rana, L_o el tamaño de la rana, L_i la media del tamaño de las ranas por ambiente y b_{SMA} es el coeficiente de regresión de una ecuación lineal, obtenida a partir del logaritmo natural del peso y el tamaño de las ranas de cada hábitat.

Los datos del tamaño, peso y condición corporal de las ranas fueron agrupados por hábitat y se evaluó la normalidad de la distribución de los datos, así como la homogeneidad de varianzas (Ambrose & Ambrose, 1987; Hammer et al., 2001). El peso y el tamaño de todas las ranas de bosque y las ranas de pastizal, así como el peso de las ranas sin contenido estomacal, se compararon mediante una prueba U de Mann-Whitney. El resto de los atributos corporales

Tabla 1. Dieta de ranas *Rheohyla miotympanum* en bosque de niebla y en pastizal para ganado en el centro de Veracruz, México. Se muestran el número total (N) y la frecuencia de aparición (F) de cada categoría de presa (a nivel de orden), así como su porcentaje con respecto a todas las presas en cada ambiente (%) y su valor de importancia (VI).

Categorías de presa	Bosque (n=9)			Pastizal para ganado (n=16)		
	N (%)	F (%)	VI	N (%)	F (%)	VI
Araneae	4 (19,0)	4 (44,4)	31,7	4 (16,0)	3 (18,7)	17,3
Coleoptera	3 (14,2)	2 (22,2)	18,2	2 (8,0)	2 (12,5)	10,2
Dermaptera	1 (4,7)	1 (11,1)	7,9	3 (8,0)	2 (12,5)	10,2
Diptera	8 (38,0)	6 (66,6)	52,3	8 (32,0)	7 (43,7)	37,8
Geophilomorpha	1 (4,7)	1 (11,1)	7,9	-	-	-
Hemiptera	-	-	-	1 (4,0)	2 (12,5)	8,2
Hymenoptera (Formicidae)	1 (4,7)	1 (11,1)	7,9	-	-	-
Isoptera	1 (4,7)	1 (11,1)	7,9	-	-	-
Lepidoptera	-	-	-	1 (4,0)	1 (6,2)	5,1
Opilionida	-	-	-	4 (16,0)	4 (25,0)	20,5
Pseudoscorpionida	-	-	-	1 (4,0)	1 (6,2)	5,1
Otras	2 (9,5)	2 (22,2)	15,8	2 (8,0)	2 (12,5)	10,2

de ranas de bosque y de ranas de pastizal se compararon mediante pruebas t de Student (Zar, 1999).

RESULTADOS

En total se recolectaron 58 ranas, 24 en bosque (16 en un sitio y ocho en otro) y 34 en pastizal para ganado (17 en cada sitio de recolecta). De todos los individuos recolectados, solo uno fue hembra (en pastizal para ganado). En 25 individuos se encontró e identificó contenido estomacal: nueve individuos fueron de bosque, seis de un sitio (lo cual representa el 38 % de los individuos recolectados en ese sitio) y tres del otro sitio (38 % de los individuos recolectados en dicho sitio); mientras que en pastizal para ganado 16 individuos tuvieron contenido estomacal, nueve de un sitio (53 % de los individuos recolectados en ese sitio) y siete del otro sitio (41 % de los individuos recolectados). En total, se identificaron 47 presas (21 en ranas de bosque y 26 en ranas de pastizal para ganado), las cuales correspondieron a doce categorías taxonómicas de artrópodos a nivel de orden. Las presas de las ranas de bosque fueron de ocho categorías taxonómicas, mientras que las presas de las ranas de pastizal para ganado correspondieron a nueve categorías (Tabla 1). La cobertura de la muestra en ranas de bosque fue del 81 %, mientras que en ranas de pastizal para ganado fue del 89 %. No se encontró diferencia significativa en el número total de presas encontra-

das en estómagos de ranas de los dos hábitats estudiados (Fig. 2). El número de ítems en los estómagos con contenido de las ranas de bosque osciló entre uno y cuatro ($2,33 \pm 1,33$; $\bar{x} \pm DE$), mientras que en las ranas de pastizal para ganado varió entre uno y tres ($1,63 \pm 0,93$; $\bar{x} \pm DE$). Presas de cinco categorías taxonómicas se encontraron tanto en ranas de bosque como en ranas de pastizal para ganado (Tabla 1).

El valor del índice de similitud de Jaccard (basado en datos de presencia-ausencia) fue 0,41, esto es, el 41 % de todas las categorías de presa registradas se encontraron en los dos ambientes estudiados. Las presas de los órdenes Geophilomorpha, Hymenoptera (formícidos) e Isoptera se encontraron exclusivamente en ranas del bosque, mientras que las presas de los órdenes Hemiptera, Lepidoptera, Opilionidae y Pseudoescorpionidae fueron encontradas únicamente en ranas del pastizal para ganado. Con respecto a la similitud en composición taxonómica basada en el número de presas por categoría, el valor del índice de Bray-Curtis fue 0,74.

Las presas con mayor porcentaje numérico, frecuencia de aparición y valor de importancia en la dieta de las ranas del bosque fueron de los órdenes Diptera, Araneae y Coleoptera; mientras que en las ranas del pastizal para ganado también fueron los órdenes Diptera, Araneae y Opilionidae (Fig. 3).

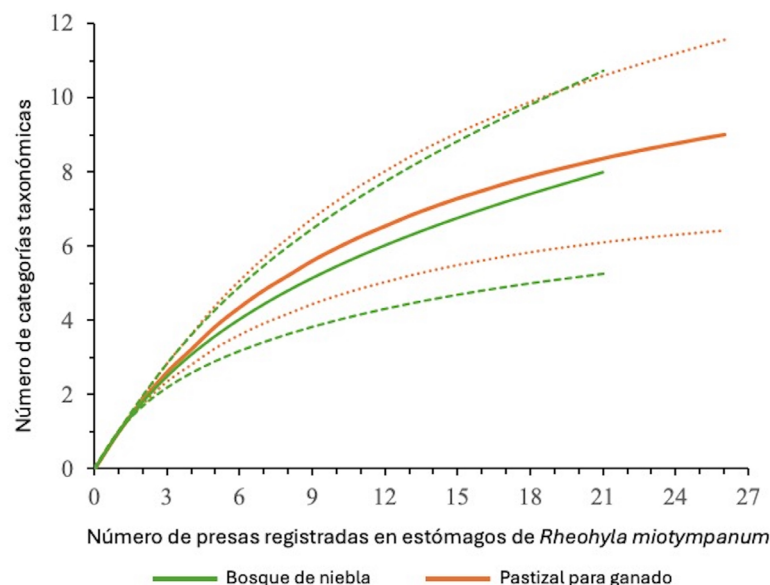


Figura 2. Curvas de acumulación del número de categorías taxonómicas de artrópodos encontradas en estómagos de ranas *Rheohyla miotympanum* en dos hábitats contrastantes en México. Las líneas continuas denotan el número de categorías taxonómicas estimadas en función del número de presas encontradas en ranas con contenido estomacal de cada ambiente (nueve ranas en bosque de niebla y 16 en pastizal para ganado). Las líneas discontinuas indican los intervalos de confianza (al 95 %) superior e inferior del número de categorías taxonómicas de artrópodos estimadas en cada ambiente.

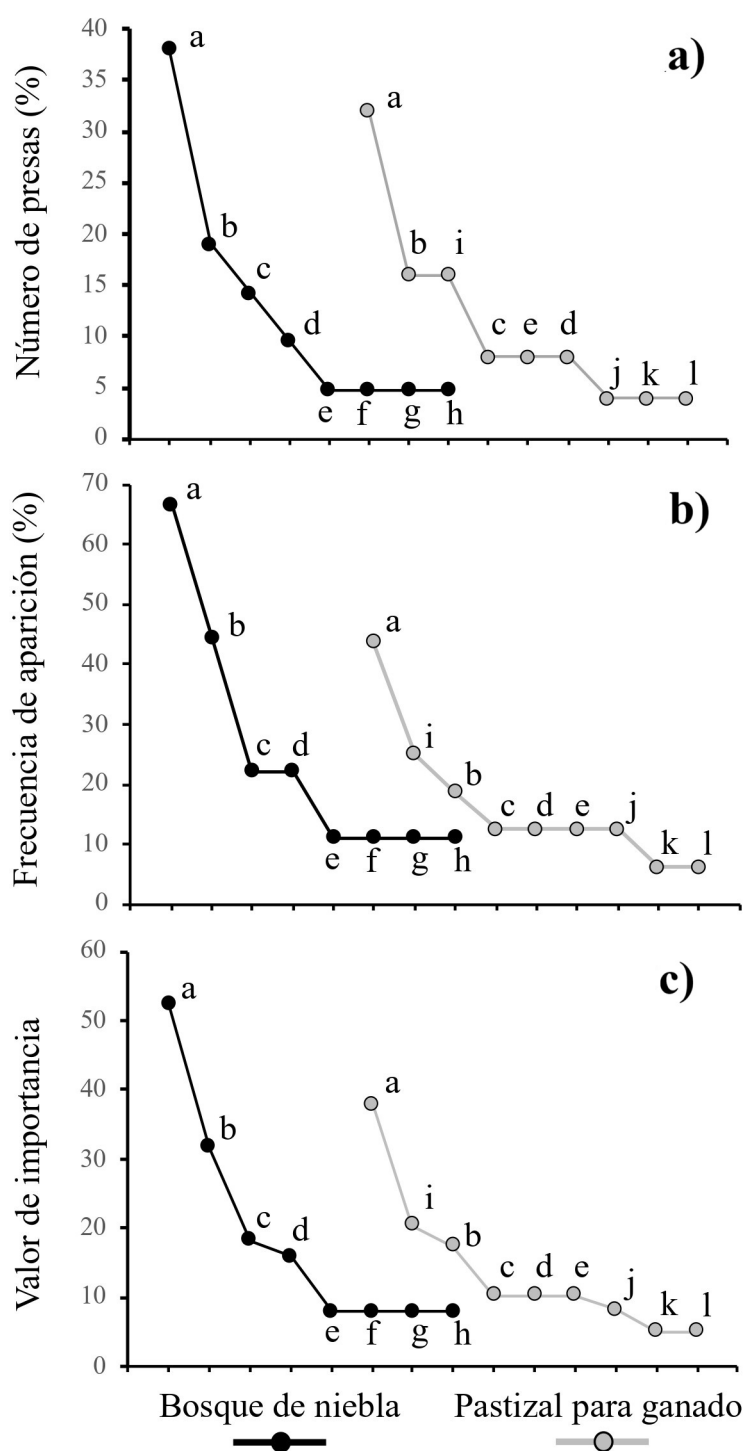


Figura 3. Importancia relativa de las presas, a nivel de orden y en tres rubros, que conformaron la dieta de ranas *Rheohyla miotympanum* en bosque de niebla y en pastizal para ganado en el centro de Veracruz, México. **a.** Porcentaje numérico de las presas; **b.** porcentaje de frecuencia de aparición de las presas en los estómagos de las ranas; **c.** valor de importancia de las presas. Las letras minúsculas en los gráficos denotan el orden al que pertenecen las presas: a= Díptera, b= Araneae, c= Coleoptera, d= Otras, e= Dermaptera, f= Geophilomorpha, g= Hymenoptera (Formicidae), h= Isoptera, i= Opilionida, j= Hemiptera, k= Lepidoptera, l= Pseudoscorpionida.

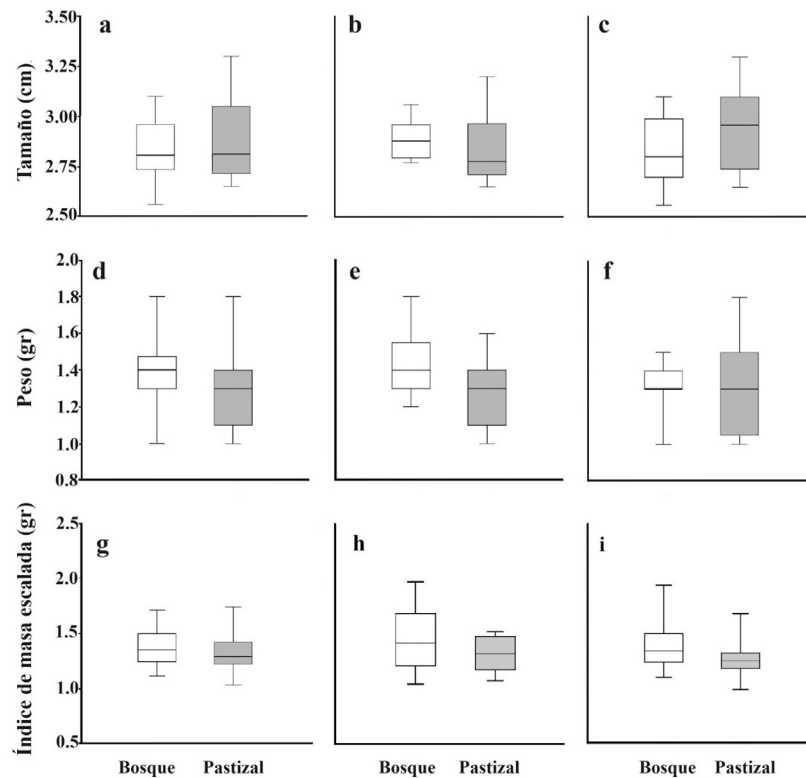


Figura 4. Comparación de tres atributos morfológicos de ranas *Rheohyla miotympanum* colectadas en bosque de niebla y en pastizal para ganado, en el centro de Veracruz, México. **a.** Tamaño de todas las ranas del estudio; **b.** tamaño de las ranas con contenido estomacal; **c.** tamaño de las ranas sin contenido estomacal; **d.** peso de todas las ranas del estudio; **e.** peso de las ranas con contenido estomacal; **f.** peso de las ranas sin contenido estomacal; **g.** condición corporal (índice de masa escalada) de todas las ranas del estudio; **h.** condición corporal de las ranas con contenido estomacal; **i.** condición corporal de las ranas sin contenido estomacal.

Con respecto a la comparación de atributos corporales entre ranas de los dos ambientes estudiados, la única hembra colectada (en el pastizal para ganado) se excluyó del análisis. La rana hembra midió 4,18 cm, pesó 5,7 g y tuvo una condición corporal de 2,28 g. Al comparar el tamaño, el peso y la condición corporal de ranas macho de los dos ambientes estudiados, no se encontraron diferencias significativas en ningún caso, salvo al comparar el peso de las ranas con contenido estomacal, donde las ranas de bosque fueron más pesadas que las de pastizal para ganado (Fig. 4, Tabla S1).

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo respaldan parcialmente nuestra hipótesis ya que, si bien la composición taxonó-

mica de la dieta de ranas de los dos ambientes estudiados difirió casi en 60 %, cuando se considera la abundancia de las presas, el valor del índice de similitud (0,74) sugiere que la dieta tiende a ser muy parecida, debido a que las presas más numerosas en ranas de ambos ambientes son de los mismos órdenes taxonómicos. Con respecto a las predicciones planteadas, ninguna se cumplió. La dieta de las ranas de bosque no fue más variada en composición taxonómica que la dieta de las ranas de pastizal para ganado, ni hubo un mayor número o mayor frecuencia de presas. Las ranas de bosque tampoco fueron más grandes, más pesadas, ni con mayor condición corporal que las ranas de pastizal para ganado. La variación parcial en la dieta *R. miotympanum* no parece derivar en diferencias en el tamaño, el peso o la condición corporal entre individuos macho que habitan en ambientes tan contrastantes como los estudiados.

La cantidad de presas consumidas, los órdenes taxonómicos al que pertenecen las presas y su importancia en la dieta de ranas en bosque y de ranas en pastizal para ganado sugiere que la transformación del hábitat influye parcial o moderadamente en el tipo de presas que consume *R. miotympanum*. La cantidad y las categorías taxonómicas de artrópodos que hay en un ambiente son modificadas por la transformación del hábitat (Barberena-Arias *et al.*, 2012) siendo que generalmente la cantidad de presas decrece conforme incrementa la perturbación (López *et al.*, 2015). Sin embargo, algunos estudios (Gelover *et al.*, 2001; Santana *et al.*, 2019) han evidenciado que en ambientes transformados, como en campos agrícolas en Hidalgo, México, la composición de la dieta de anuros es mayor en número y categorías taxonómicas de presas que en ambientes poco perturbados. En dichos campos agrícolas la presencia de cuerpos de agua artificiales que abastecen a los cultivos benefician la reproducción y presencia de artrópodos (Gelover *et al.*, 2001) de los que se alimentan las ranas. En Kenia, la rana *Xenopus borealis* Parker, 1936 puede habitar en ambientes perturbados y los individuos pueden ser incluso de mayor talla que los individuos de ambientes naturales, lo cual se vincula con la gran abundancia de alimento que prevalece en dichos hábitats perturbados (Bwong & Measey, 2010). En nuestro estudio, en el pastizal para ganado, la introducción de ganado vacuno y el estiércol que generan podrían estar atrayendo una gran cantidad de artrópodos como dípteros (uno de los órdenes más relevantes en este estudio), lo cual representaría una oportunidad para las ranas de este hábitat para alimentarse abundantemente de este tipo de presas.

Artrópodos de los órdenes Araneae y Diptera generalmente son comunes y abundantes en pastizales y en bosques (Barberena-Arias *et al.*, 2012; López *et al.*, 2015). El consumo de estas presas por las ranas de ambos ambientes estudiados, además de su disponibilidad, podría deberse al alto contenido proteico que tienen dichas presas (Robel *et al.*, 1995). La preferencia en el consumo de una presa de un orden sobre una presa de otro orden puede estar relacionada con el requerimiento de proteína y la demanda energética del organismo en una determinada etapa de su vida, como ocurre con los requerimientos asociados a la reproducción (Anderson & Smith, 1998). Las ranas de *R. miotympanum* se reproducen durante casi todo el año, excepto en los meses de octubre y noviembre (Duellman, 2001), lo cual sugiere que durante gran parte del año podrían estar requiriendo presas con alto contenido proteico y energético.

Presas de los órdenes Diptera y Araneae se han reportado como parte relevante de la dieta de otras especies de la familia Hylidae que habitan en ambientes transformados y no transformados (Hernández-Salinas *et al.*, 2018; Hirai & Matsui, 2000; López *et al.*, 2015). En cultivos de arroz rodeados por bosque de coníferas en Japón, la rana *Dryophytes japonicus* (Günther, 1859) durante su época reproductiva (hembras y machos) tiene una dieta con una frecuencia de aparición de presas del orden Diptera del 35,5 % y del orden Araneae del 25,9 % (Hirai & Matsui, 2000). En bosque de pino en Hidalgo, México, la dieta de la rana *Dryophytes eximius* (Baird, 1854) difiere en función del sexo, en el consumo de dípteros y de arácnidos. En ranas hembra las presas de los órdenes Diptera y Araneae son las más importantes, mientras que en machos las presas del orden Diptera son las más relevantes y en menor importancia las del orden Araneae (Hernández-Salinas *et al.*, 2018). En ambientes transformados en distinto grado, seis especies de ranas de la familia Hylidae consumieron presas del orden Diptera y Araneae en diferentes proporciones, difiriendo el consumo debido al nivel de transformación del hábitat. El mayor consumo de presas del orden Diptera fue en pastizal para ganado, donde el 50 % de la dieta de las ranas se conformó de presas de este orden (López *et al.*, 2015).

Los adultos de *R. miotympanum* reposan sobre plantas que estén a la orilla de los cuerpos de agua, ya que su reproducción y parte de su ciclo de vida están relacionados con los cuerpos de agua (Murrieta-Galindo *et al.*, 2018; Tobar-Suárez, 2012). La presencia de algunos árboles y arbustos en el pastizal para ganado podrían influir en la presencia de presas del orden Araneae, ya que los arácnidos se posan sobre las hojas de arbustos y árboles y, en algunas ocasiones, se les puede encontrar sobre las hojas del suelo (Triplehorn & Johnson, 2005). Por otra parte, el consumo de las presas del orden Diptera puede no estar directamente relacionado con los árboles y arbustos del pastizal, pero sí con la cercanía a cuerpos de agua (Montalto & Paggi, 2006). El reposo de las ranas sobre los arbustos cerca del cuerpo de agua también puede estar relacionado con su forrajeo de acecho, aumentando la probabilidad de captura de las presas.

Los individuos de *R. miotympanum* con contenido estomacal del bosque de niebla tuvieron mayor cantidad de presas y mayor peso, pero no fueron de mayor tamaño. La relación de ambos atributos (peso y tamaño) no fue reflejada en la energía acumulada en el cuerpo de las ranas,

esto es, no se reflejó en una mayor condición corporal. Una hipótesis para explicar este resultado podría ser que la demanda energética en individuos que habitan en ambientes boscosos es mayor que en individuos que habitan en ambientes simplificados, como los pastizales, debido, por un lado, a la complejidad estructural del bosque y al gasto energético que implicaría el movimiento a través de un ecosistema más heterogéneo, y, por otro, a una interacción interespecífica más intensa (e.g. evasión de depredadores). En la rana arborícola *Tripurion spatulatus* Günther, 1882, en Jalisco, México, tampoco se encontraron diferencias significativas en la condición corporal entre individuos que viven en diferentes estados sucesionales del bosque tropical seco (incluyendo bosque maduro y pastizales) a pesar de que sí se detectaron diferencias en la dieta de las ranas (Ordoñez-Ifarraguerri et al., 2017). Matías-Ferrer & Escalante (2015) compararon la condición corporal de dos especies de ranas arborícolas en hábitats con distinto grado de disturbio en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, México, y encontraron que la condición corporal de *Agylychnis taylori* (Funkhouser, 1957) no difiere significativamente entre las categorías de disturbio estudiadas, mientras que en el caso de *Dendropsophus ebraccatus* (Cope, 1874) sí difiere; en esta última especie, la condición corporal disminuyó conforme el hábitat estaba más perturbado.

La condición corporal de lacertilios hembras de *Anolis carolinensis* Voigt, 1832 en Texas, EUA, cambia en ambiente transformado y no transformado. La condición corporal de las hembras es mayor en el ambiente no transformado; pero, las lagartijas macho no muestran diferencias en la condición corporal. Esto sugiere que los cambios en la condición corporal de esta especie no están asociados con la abundancia, biomasa y diversidad de artrópodos en el entorno sino con la fisiología reproductiva relacionada con el sexo (Battles et al., 2013). En el presente trabajo solo se compararon ranas macho entre los dos hábitats estudiados y no se encontraron diferencias significativas en la condición corporal. En ambos ambientes, las presas más importantes que conformaron la dieta de la rana *R. miotympanum* fueron de los mismos órdenes. Esto podría explicar, al menos en parte, que el tamaño, peso y la condición corporal de las ranas de ambos ambientes no fuesen diferentes, además de que solo se compararon ranas macho, cuya fisiología reproductiva difiere de la fisiología de las hembras.

La dieta de *R. miotympanum* ha sido descrita en un par de estudios, pero en otros ambientes boscosos y en otras regiones de México. En bosque de encino, en el Valle de Cuicatlán, se reporta como una especie que consume avispas (Hymenoptera) (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010), presas que en nuestro estudio solo se encontraron en una ocasión en una rana de bosque de niebla. Al sureste del estado de Puebla, en bosque tropical se informa que la especie consume artrópodos de los órdenes Araneae, Orthoptera y Lepidoptera (dos de esos órdenes detectados en el presente estudio); pero, además, presas de los órdenes Psocodea, Trichoptera y Hemiptera (Luría-Manzano, 2012), las cuales no se encontraron en el presente trabajo. La información en el presente estudio acerca de la dieta de *R. miotympanum*, así como lo reportado en otros tipos de bosque (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010; Luría-Manzano, 2012), sugiere que la especie es una depredadora generalista y oportunista, cuya dieta es amplia con respecto a su composición taxonómica y puede habituarse fácilmente a ambientes altamente transformados por el ser humano. Esto contribuiría a justificar, parcialmente, la capacidad que tiene la especie para sobrevivir y reproducirse en hábitats con un alto grado de disturbio. Las especies de anuros que sean capaces de ajustar su dieta a la disponibilidad de presas pueden tener una ventaja adaptativa en ambientes cambiantes asociados con los disturbios antropogénicos (López et al., 2015; Peltzer et al., 2010).

Los resultados del presente trabajo se limitan al análisis de ranas macho en la época húmeda-fría de la zona de estudio (noviembre a febrero), la cual no es la más favorable para la especie y donde la abundancia de individuos es relativamente baja (y probablemente la diversidad y abundancia de presas). Asimismo, nuestros resultados pueden estar condicionados por un tamaño de muestra desigual, ya que las comparaciones de la dieta se basaron en el análisis de nueve individuos de bosque y 16 individuos de pastizal para ganado. Si bien la cobertura de la muestra superó el 80 % en ambos casos, en el pastizal para ganado la cobertura de la muestra fue un 8 % mayor que en el bosque, lo cual implica que, al aumentar el tamaño de muestra de individuos de bosque a una cantidad similar a la del pastizal, se incrementará el número de presas y número de categorías taxonómicas en los estómagos de las ranas de bosque. Asimismo, un incremento en el tamaño de muestra y en su cobertura podría influir en los niveles de similitud de la composición taxonómica de las presas.

En futuros estudios, es recomendable evaluar la dieta con base en un tamaño de muestra lo más parecido entre hábitats, más amplio y que incluya ambos sexos; adicionalmente, sería aconsejable examinar la dieta de la especie en diferentes épocas, particularmente durante la época cálido-húmeda (óptima para la especie), explorar la relación entre los atributos morfológicos de las ranas y la dieta, así como la disponibilidad de presas en los diferentes hábitats, e identificar las presas a niveles taxonómicos inferiores a orden. Durante la época cálido-húmeda la dieta de las ranas podría ser más variada y mostrar diferencias entre sexos, debido a los requerimientos energéticos relacionados con la reproducción, la producción de huevos y la acumulación de grasa por parte de las hembras. De esta manera, se tendría un panorama más amplio acerca del impacto de la transformación del hábitat sobre especies como la estudiada, contribuyendo con ello a entender cómo algunas especies de ranas sortean una de las mayores amenazas para los anfibios a nivel global.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

TCZ: registro y análisis de datos, escritura del borrador original, revisión y edición del documento final. EP: concepción, diseño, revisión y edición del documento final, supervisión.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Adriana Sandoval Comte por su apoyo en el trabajo de campo y en la elaboración del mapa. A J.M. Díaz-García, M.T. Oropeza-Sánchez, R. Luría-Manzano y J. Gómez-Díaz por su apoyo y orientación en distintas tareas o etapas del estudio. A E. Suárez Domínguez, E. Montes de Oca, M. Camacho Pernas y P. Linares Márquez por sus útiles sugerencias durante las primeras versiones del manuscrito. Al Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-Conacyt por financiar el estudio a través del proyecto “Importancia de la vegetación ribereña en los ecosistemas acuáticos: Su función en la conservación de la calidad de agua de ríos en paisajes agropecuarios tropicales” (Clave 285962).

LITERATURA CITADA

Ambrose, H. W. & Ambrose, K. P. (1987). *A handbook of biological investigation*. Hunter Textbooks Inc.

- Anderson, J. T. & Smith, L. M. (1998). Protein and energy production in playas: implications for migratory bird management. *Wetlands*, 18(3), 437-446. <https://doi.org/10.1007/BF03161536>
- Anderson, A. M., Haukos, D. A. & Anderson, J. T. (1999). Diet composition of three anurans from the Playa Wetlands of Northwest Texas. *Copeia*, 1999(2), 515-520. <https://doi.org/10.2307/1447502>
- Bâncilă, R. I., Hartel, T., Plăiasu, R., Smets, J. & Cogălniceanu, D. (2010). Comparing three body condition in amphibians: a case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), 558-562. <https://doi.org/10.1163/017353710X518405>
- Barberena-Arias, F., Ortiz-Zayas, J., Abad, C., Almodóvar, G., López, E., Rodríguez, M., Samó, M., Dávila, G. & Troche, L. (2012). Comparación de la fauna de artrópodos terrestres entre pastizales y bosque dominados por el tulipán africano (*Spathodea campanulata*), en tres zonas del carso norteño en Puerto Rico. *Acta Científica*, 26(1-3), 68-79. https://data.fs.usda.gov/research/pubs/iitf/Acta_Cientifica_26.pdf
- Battles, A. C., Whittle, T. K., Stehle, C. M. & Johnson, M. A. (2013). Effects of human land use on prey availability and body condition in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetological Conservation Biology*, 8(1), 16-26. https://herpconbio.org/Volume_8/Issue_1/Battles_et_al_2013.pdf
- Berazategui, M., Camargo, A. & Maneyro, R. (2007). Environmental and seasonal variation in the diet of *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838) (Anura: Microhylidae) from Northern Uruguay. *Zoological Science*, 24(3), 225-231. <https://doi.org/10.2108/zsj.24.225>
- Biavati, G. M., Wiederhecker, H. C. & Colli, G. R. (2004). Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, 38(4), 510-518. <https://doi.org/10.1670/30-04A>
- Bwong, B. A. & Measey, G. J. (2010). Diet composition of *Xenopus borealis* in Taita Hills: effects of habitat and predator size. *African Journal Ecology*, 48(2), 299-303. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2009.01149.x>
- Caldwell, J. P. (1996). The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frog (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, 240(1), 75-101. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05487.x>
- Canseco-Márquez, L. & Gutiérrez-Mayén, M. G. (2010). *Anfibios y reptiles del valle de Tehuacán-Cuicatlán* (1era Ed). CONABIO, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán, A.C., BUAP. <https://www.biodiversidad.gob.mx/pdf/libros/AvtparteA.pdf>
- Chao, A., Ma, K. H. & Hsieh, T. C. (2016). *iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity*. Anne Chao's Website. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/inext-online/
- Cortés-Gómez, Á. M., Ramírez-Pinilla, M. P. & Urbina-Cardona, N. (2016). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en

- anfibios. En: B. Salgado-Negret (Ed.), *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones* (pp. 127-155). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Crump, M. L. & Scott, N. J. (1994). Visual encounter survey. En: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, M.S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians* (pp. 84-92). Smithsonian Institution Press.
- Dornelas, M., Soykan, C. U. & Ugland, K. I. (2010). Biodiversity and disturbance. En: A. Magurran, B. J. McGill (Eds.), *Biological diversity: Frontiers in measurements and assessments* (pp. 237-251). Oxford University Press.
- Duellman, W. E. & Trueb, L. (1986). *Biology of the Amphibians*. JHU Press.
- Duellman, W. E. (2001). *The hylid frogs of Middle America*. Vols. 1 y 2. (2.^a ed). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, in cooperation with the Natural History Museum of the University of Kansas.
- Duellman, W. E., Marion, A. B. & Hedges, S. B. (2016). Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa*, 4104(1), 19-21. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4104.1.1>
- Frost, D. R. (2021). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>
- Flowers, M. A. & Graves, B. M. (1995). Prey selectivity and size-specific diet changes in *Bufo cognatus* and *B. woodhousii* during early postmetamorphic ontogeny. *Journal of Herpetology*, 29(4), 608-612. <https://doi.org/10.2307/1564745>
- García-Franco, J. G., Castillo-Campos, G., Mehlreter, K., Martínez, M. L. & Vázquez, G. (2008). Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (83), 37-52. <https://doi.org/10.17129/botsci.1787>
- Gelover, A., Altamirano, A. T. & Soriano, S.M. (2001). Hábitos alimenticios de *Bufo valliceps* bajo distintas condiciones; con aportación al conocimiento de la ecología alimenticia de *Bufo marinus* y *Bufo marmoreus*. *Revista de Zoología*, (12), 28-32. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49801203>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/>
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B. P., Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C. & Balderas-Valdivia, C. J. (2018). Amphibian life history in a temperate environment of the Mexican Plateau: dimorphism, phenology and trophic ecology of a hylid frog, *Hyla eximia* (= *Dryophytes eximius*). *PeerJ*, 6, 2-18. <https://doi.org/10.7717/peerj.5897>
- Hirai, T. & Matsui, M. (2000). Feeding habits of the Japanese tree frog, *Hyla japonica*, in the reproductive season. *Zoological Science* 17(7), 977-982. <https://doi.org/10.2108/zsj.17.977>
- Juárez-Ramírez, M. C., Lira-Noriega, A., Manson, R. H., Nori, J. & Pineda, E. (2024). Assessing the potential role of different land covers for conserving threatened amphibian diversity in a human-modified tropical mountain landscape. *Biological Conservation*, 299(2024), 110790. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110790>
- Laurence, W. F. (2010). Habitat destruction: death by a thousand cuts. En: N. S. Sodhi, P. R. Ehrlich (Eds.), *Conservation biology for all* (pp. 73-87). Oxford University Press..
- Le, D. T. T., Rowley, J. J. L., Tran, D. T. A. & Hoang, H. D. (2020). The diet of a forest dependent frog species, *Odorana morafkai* (Anura:Ranidae), in relation to habitat disturbance. *Amphibia-Reptilia*, 41(1), 29-41. <https://doi.org/10.1163/15685381-20191171>
- Legler, J. M. & Sullivan, L. J. K. (1979). The application of stomach flushing to lizards and anurans. *Herpetologica*, 35(2), 107-110. <https://www.jstor.org/stable/3891772>
- Lira-Noriega, A., Guevara, S., Laborde, J. & Sánchez-Ríos, G. (2007). Composición florística en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, (80), 59-87. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-71512007000300006&lng=es&tlng=es
- López, J. A., Scarabotti, P. A. & Ghirardi, R. (2015). Amphibian trophic ecology in increasingly human-altered Wetlands. *Herpetological Conservation and Biology*, 10(3), 819-832. https://www.herpconbio.org/Volume_10/Issue_3/Lopez_et_al_2015.pdf
- Luría-Manzano, R. (2012). *Ecología trófica del ensamble de anuros riparios de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla, México*. [Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo]. <http://dgsa.uaeh.edu.mx:8080/bibliotecadigital/handle/231104/1898>
- Luría-Manzano, R. & Ramírez-Bautista, A. (2017). Diet comparison between rainforest and cave populations of *Craugastor alfredi* (Anura: Craugastoridae): does diet vary in contrasting habitats? *Journal of Natural History*, 51(39-40), 2346-2364. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1366573>
- MacCracken, J. G. & Stebbings, J. L. (2012). Test of body condition index with amphibians. *Journal of Herpetology*, 46(3), 346-350. <https://doi.org/10.1670/10-292>
- MacGregor-Fors, I., Escobar, F., Rueda-Hernández, R., Avendaño-Reyes, S., Baena, M. L., Bandala, V. M., Chacón-Zapata, S., Guillén-Servent, A., González-García, F., Lorea-Hernández, F., de Oca, E. M., Montoya, L., Pineda, E., Ramírez-Restrepo, L., Rivera-García, E. & Utrera-Barrillas, E. (2016). City "green" contributions: The role of urban greenspaces as reservoirs for biodiversity. *Forests*, 7(7), 1-14. <https://doi.org/10.3390/f7070146>

- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Oxford.
- Matías-Ferrer, N. & Escalante, P. (2015). Size, body condition, and limb asymmetry in two hylid frogs at different habitat disturbance levels in Veracruz, México. *Herpetological Journal*, 25(3), 169-176. <https://www.thebhs.org/publications/the-herpetological-journal/volume-25-number-3-july-2015/787-07-size-body-condition-and-limb-asymmetry-in-two-hylid-frogs-at-different-habitat-disturbance-levels-in-veracruz-mexico>
- Meza-Parral, Y. & Pineda, E. (2015). Amphibian Diversity and threatened species in a severely transformed Neotropical region in Mexico. *PLoS ONE*, 10(3), e0121652. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121652>
- Montalto, L. & Paggi, A.C. (2006). Diversity of chironomid larvae in a marginal fluvial wetland of the Middle Paraná River floodplain, Argentina. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 42(4), 289-300. <https://doi.org/10.1051/limn/2006029>
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad: M&T-Manuales y Tesis SEA*. Sociedad Entomológica Aragonesa. <http://entomologia.rediris.es/sea/manytes/metodos.pdf>
- Murrieta-Galindo, R., González-Romero, R., Alfaro-Martínez, C. & Bolívar-Cimé, B. (2018). Resting microhabitats of males of the endemic *Rheohyla miotympanum* (Hylidae) in different habitats of the tropical montane forest in Central Veracruz, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 53(3), 1-11. <https://doi.org/10.1080/01650521.2018.1466847>
- Newman, R. A. (1999). Body size and diet of recently metamorphosed spadefoot toads (*Scaphiopus couchii*). *Herpetologica*, 55(4), 507-515. <https://www.jstor.org/stable/3893316>
- Ordoñez-Ifarraguerri, A., Siliceo-Cantero, H. H., Suazo-Ortuño, I. & Alvarado-Díaz, J. (2017). Does a Frog Change its Diet along a Successional Forest Gradient? The Case of the Shovel-Nosed Treefrog (*Diaglena spatulata*) in a Tropical Dry Forest in Western Mexico. *Journal of Herpetology*, 51(3), 411-416. <https://doi.org/10.1670/16-024>
- Peig, J. & Green, A. J. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118(12), 1883-1892. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>
- Peltzer, P. M., Attademo, A. M., Lajmanovich, R. C., Junges, C. M., Beltzer, A. H. & Sanchez, L. C. (2010). Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Journal*, 20(4), 261-269. <https://www.thebhs.org/publications/the-herpetological-journal/volume-20-number-4-october-2010/600-07-trophic-dynamics-of-three-sympatric-anuran-species-in-a-soybean-agroecosystem-from-santa-fe-province-argentina/file>
- Primack, R. B. (2010). *Essentials of Conservation Biology*. (5th edition). Sinauer Associates.
- Robel, R. J., Press, B. M., Henning, B. L. & Johnson, K. W. (1995). Nutrient and energetic characteristics of sweepnet-collected invertebrates. *Journal of Field Ornithology*, 66(1), 44-53. <https://www.jstor.org/stable/4513980>
- Santana, D. J., Ferreira, V. G., Crestani, G. N. & Neves, M. O. (2019). Diet of the Rufous frog *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) from two contrasting environments. *Herpetozoa*, 32, 1-6. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35623>
- Sekercioglu, C. H. (2010). Ecosystem functions and services. En: N. S. Sodhi., P. R. Ehrlich, (Eds.), *Conservation Biology for all* (pp. 45-67). Oxford University Press. https://conbio.org/images/content_publications/ConservationBiologyforAll_reducedsize.pdf
- Solé, M., Beckmann, O., Pelz, B., Kwet, A. & Engels, W. (2005). Stomach-flushing for diet analysis in anurans: An improved protocol evaluated in a case study in Araucaria forests, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 23-28. <https://doi.org/10.1080/01650520400025704>
- Solé, M. & Rödder, D. (2010). Dietary assessment of adult amphibians. En: J. C. K. Dodd, (Ed.), *Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques* (pp. 167-169). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199541188.001.0001>
- Stebbins, R. C. & Cohen, N. W. (1995). *A natural history of amphibians*. Princeton University Press.
- Stuart, S., Hoffmann, M., Chanson, J., Cox, N., Berridge, R., Ramani, P. & Young, B. E. (2008). *Threatened amphibians of the world*. (Lynx Edicions IUCN). Conservation International.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., Raya-Lemus, E. & Martinez-Ramos, M. (2007). Diet of the Mexican Marbled Toad (*Bufo marmoratus*) in conserved and disturbed Tropical Dry Forest. *The Southwestern Naturalist*, 52(2), 305-309. [http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909\(2007\)52\[305:DOTMMT\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909(2007)52[305:DOTMMT]2.0.CO;2)
- Tobar-Suárez, L. C. (2012). *Anfibios y remanentes ribereños: análisis de la diversidad funcional y de especies en un paisaje tropical de montaña en México*. [Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, A.C.]. Repositorio INECOL. <http://inecol.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1005/52>
- Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. (2005). *Borror and Delong's introduction to the study of insects*. (7th edition). Cole Cengage Learning. E.U.A.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- Whitfield, S. M. & Donnelly, M. A. (2006). Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology*, 22(4), 409-417. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003245>
- Williams-Linera, G. (2002). Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity & Conservation*, 11, 1825-1843. <https://doi.org/10.1023/A:1020346519085>

- Williams-Linera, G., Guillén, S. A., Gómez, G. O. & Lorea, H. F. (2007). Conservación en el centro de Veracruz, México. El bosque de niebla: ¿reserva o archipiélago? En: G. Halffter, S. Guevara, A. Melic (Eds.), *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica* (pp. 303-310). Sociedad Entomológica Aragonesa. <http://sea-entomologia.org/PDF/PDFSM3MVOL6/Pdf32303310032WilliamsLineraetal.pdf>
- Woolbright, L. L. & Stewart, M. M. (1987). Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: The cost of calling. *Copeia*, 1987(1), 69-75. <https://doi.org/10.2307/1446039>
- Wyman, R. L. (1990). What's happening to the amphibians? *Conservation Biology*, 4(4), 350-352. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00307.x>
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. (4th ed). Prentice Hall.