



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA  
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS**

**ECOLOGÍA TRÓFICA DEL ENSAMBLE DE ANUROS RIPARIOS DE  
SAN SEBASTIÁN TLACOTEPEC, SIERRA NEGRA DE PUEBLA,  
MÉXICO**

**TESIS  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN  
PRESENTA**

**RICARDO LURÍA MANZANO**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. AURELIO RAMÍREZ BAUTISTA**

**MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO**

**NOVIEMBRE 2012**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO

DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "ECOLOGÍA TRÓFICA DEL ENSAMBLE DE ANUROS RIPARIOS DE SAN SEBASTIÁN TLACOTEPEC, SIERRA NEGRA DE PUEBLA, MÉXICO" que presenta el alumno de la Maestría en Biodiversidad y Conservación, **Biol. Ricardo Luría Manzano**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

**PRESIDENTE:** Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

**SECRETARIO:** M. En C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén

**VOCAL:** Dr. Aurelio Ramírez Bautista

**PRIMER SUPLENTE:** Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

**ATENTAMENTE**  
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"  
Mineral de la Reforma, Hgo. a 01 de noviembre del 2012.

DR. ORLANDO AVILA ROZOS  
DIRECTOR I.C.B.I.E.C.C.



Este trabajo está dedicado a mi papá, mamá, hermano,  
abuelos y abuelas, gracias por todo, son lo mejor

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, por haberme aceptado como su alumno, y haberme apoyado siempre hasta la finalización de este proyecto, y sobre todo por ser un ejemplo incomparable de honestidad, sencillez y disciplina.

A la M. en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén, Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, y Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark, por haber aceptado ser parte de mi comité tutorial, y haber contribuido con este trabajo, siempre para mejorarlo con sus comentarios y sugerencias.

De manera especial, quiero agradecer enormemente a la M. en C. Guadalupe Gutiérrez Mayén y al M. en C. Luis Canseco Márquez, por haberme permitido formar parte de su grupo de trabajo, y de esa manera adentrarme en el estudio de los anfibios y reptiles, gracias eternas.

Al Dr. Atilano Contreras Ramos y a la Dra. Edna Naranjo García, por su ayuda en la determinación de algunos insectos, y de los moluscos encontrados en los contenidos de las ranas, respectivamente.

A mi familia, mi padre Jacinto Rafael Luría Nazará, mi madre Bertha Delia Manzano Ramírez, y mi hermano Rafael Luría Manzano, gracias por el apoyo eterno, los amo.

Por supuesto, a la banda que me ayudó durante mis salidas de campo y con la cual compartí momentos agradables: Daniel Aportela Cortés, Luis Alfredo Alcaide Carpio, Christopher Ameneyro, Flor Gabriela Vázquez Córzas, Karina Yc García, Uriel Hernández Salinas, Cristian Berriozabal Islas, Leticia Hernández Ayotla, Sarai Sánchez Silva, Tania Vianney Gutiérrez Santillán, Jorge Valencia Herverth, y Leonardo Fernández Badillo.

A las autoridades y habitantes de la localidad de San Sebastian Tlacotepec, Puebla, por facilitarnos siempre y de manera atenta nuestro trabajo en el campo, realizado en la región.

A la banda que comparte el gusto herpetológico, y con la cual he compartido innumerables experiencias: Jose Luis, Jorge Alfredo, Adriana Comte, Roberto, Juan Jesús, Flor, Tania Saldaña, Tania Ramírez, Constantino, Carlos Hernández, Carlos Castañeda, Raciél Cruz, Itzel Magno, Cristian Berriozabal, Uriel Hernández, Aarón, Abraham Lozano, David Hernández, Cynthia Sosa, Yoazim Melgarejo, y Maritza Chávez; gracias por su amistad.

A la banda que conocí en Pachuca, y me ha brindado su apoyo y amistad: Lupita Pérez, Jorge Valencia, Tania Gutiérrez, Ilse Ortega, Leo Badillo, Nallely Morales, Raciél Cruz, Itzel Magno, Uriel Hernández, Cristian Berriozabal, Abraham Lozano, Fernando Ruiz, Zaira Huerta, Carlos Maciel, Jaime Calderón, Ana Paola Martínez, Luis Bonilla, Arturo Palma, Karina Cué, Rodrigo Alam, y Rodrigo García.

A todas aquellas personas que deberían ir en los dos párrafos previos, pero que por cuestiones de lagunas mentales y distracción, he olvidado de momento, una disculpa.

Al CONACyT por el apoyo económico brindado durante mis estudios de maestría, mediante el programa de becas nacionales (becario número 367157), y al proyecto FOMIX-HGO-2008-958288 por el apoyo económico y logístico para la realización del trabajo de campo.

Una vez más, a mi lobo estepario.

Por último, pero primero en importancia, a la Sierra Negra de Puebla.

# ÍNDICE

RESUMEN.....	2
INTRODUCCIÓN.....	4
ANTECEDENTES.....	6
ESTUDIOS DE DIETA CON ENSAMBLES O COMUNIDADES DE ANUROS EN EL MUNDO.....	6
ESTUDIOS DE DIETA CON ANUROS EN MÉXICO.....	8
OBJETIVOS.....	12
OBJETIVO GENERAL.....	12
OBJETIVOS PARTICULARES.....	12
ESPECIES EN ESTUDIO.....	13
ÁREA DE ESTUDIO.....	20
UBICACIÓN GEOGRÁFICA.....	20
OROGRAFÍA.....	20
HIDROGRAFÍA.....	21
CLIMA.....	21
TIPO DE VEGETACIÓN.....	21
MATERIAL Y MÉTODOS.....	23
TRABAJO DE CAMPO.....	23
TRABAJO DE LABORATORIO Y ANÁLISIS DE DATOS.....	26
RESULTADOS.....	30
RESULTADOS GENERALES DEL ENSAMBLE.....	30
ANÁLISIS DE LA DIETA POR ESPECIE.....	31
ANÁLISIS DE SELECCIÓN DE TIPOS DE PRESAS.....	49
ANÁLISIS DEL USO DEL RECURSO ALIMENTO EN EL ENSAMBLE.....	53
DISCUSIÓN.....	56
CONCLUSIONES.....	65
LITERATURA CITADA.....	66

## RESUMEN

En este estudio se analizó la utilización del recurso alimento en un ensamble de anuros compuesto por cuatro especies: *Ecnomiohyla miotympanum*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Lithobates vaillanti* y *Ptychohyla zophodes*, las cuales habitan en simpatria y se reproducen en arroyos pequeños en la región tropical de la Sierra Negra de Puebla, localizada al sureste del estado. De manera particular, se estudió y comparó la composición y diversidad de la dieta de las cuatro especies, y su variación estacional, la relación de la morfología de las ranas con algunas características de las presas que consumieron, la sobreposición del nicho trófico en el ensamble, y la selección de distintos tipos de presas.

Para cumplir con estos objetivos, se realizaron ocho salidas de campo, con una duración de seis o siete días cada una. Se tomaron medidas morfométricas a los individuos encontrados, se aplicó la técnica del lavado estomacal con el fin de obtener el alimento consumido, y se marcó de manera individual a cada ejemplar, mediante ectomización de falanges. Se evaluó la disponibilidad del recurso alimento en el ambiente, con dos métodos: el de manta, y el de trampas pegajosas. Para determinar la composición de la dieta de cada especie, se obtuvo un valor de importancia de cada presa, y para analizar la relación entre la morfología de las ranas y las características de las presas, se utilizaron correlaciones. Para determinar si existe repartición del alimento en el ensamble, se calculó la sobreposición de nicho, con el índice  $O_{jk}$  de Pianka, se generaron pseudocomunidades con el programa EcoSim, y se utilizó un análisis de varianza de una vía.

Se encontró que *E. miotympanum* se alimenta de invertebrados, principalmente de arañas, ortópteros y lepidópteros (adultos), y presentó una variación estacional en el volumen del contenido estomacal, siendo mayor en lluvias. *Hyalinobatrachium fleischmanni* se encontró solamente en lluvias, y consumió también sólo invertebrados, principalmente homópteros y dípteros (adultos). *Lithobates vaillanti* se encontró en ambas estaciones (secas y lluvias) y se alimentó de algunos vertebrados (peces y ranas) y una gran cantidad de invertebrados, siendo las presas más importantes los ortópteros, arañas, larvas de lepidópteros y coleópteros (adultos). Se encontró una variación estacional en el número de presas consumidas, siendo mayor en lluvias. *Ptychohyla zophodes* se encontró sólo en la época de secas, y consumió únicamente invertebrados, principalmente arañas, ortópteros y dípteros

(adultos). En esta especie se encontró materia vegetal en una alta proporción, y una gran cantidad de estómagos sólo presentaron tejidos vegetales, por lo que *P. zophodes* posiblemente consuma material vegetal de manera intencional, y sea una especie omnívora. No se encontró una relación entre el tamaño de las ranas, y el volumen total del contenido estomacal, el número de presas y el tamaño de la presa más grande consumida, en las cuatro especies ( $p > 0.05$  en todos los casos), presumiblemente por el rango pequeño en el tamaño de las ranas analizadas. Las tres especies estrictamente arborícolas (*E. miotypanum*, *H. fleischmanni* y *P. zophodes*), presentaron cierto grado de selección y rechazo hacia ciertos tipos de presas, mientras que *L. vaillanti* no fue incluida en este análisis, ya que se encontró en el suelo, en el agua, y sobre la vegetación, y se evaluó la disponibilidad del recurso alimento sólo en este último microhábitat.

En este ensamble de anuros, no existen diferencias en el uso del recurso alimento, en cuanto al tipo de presas consumidas ( $p > 0.05$  en todos los casos), pero sí en el tamaño de éstas, ya que *H. fleischmanni* se alimentó de presas más pequeñas que el resto de las especies ( $F_{3, 226} = 16.07$ ,  $p < 0.01$  en todas las comparaciones). Además, esta especie perchó a una altura mayor que las demás, y *L. vaillanti* se encontró no sólo en el microhábitat arbóreo, por lo que también existe una repartición del recurso espacio. Por último, *H. fleischmanni* se encontró sólo en lluvias, *P. zophodes* sólo en secas, y *E. miotypanum* y *L. vaillanti* en ambas épocas, lo que sugiere también una repartición del tiempo en este ensamble de ranas.

**PALABRAS CLAVE:** Anuros, dieta, ensamble, pseudocomunidad, repartición de recursos, Sierra Negra, sobreposición de nicho.



## INTRODUCCIÓN

Estudios recientes han demostrado que en el mundo, la declinación de poblaciones de numerosas especies de anfibios es un fenómeno real (Houlahan et al. 2000; Stuart et al. 2004). Debido a esto, es urgente que diversos aspectos de la historia natural de estos organismos sean estudiados, con el fin de comprender el papel biológico que juegan en los ecosistemas donde habitan, y las consecuencias de su potencial pérdida en la estructura y funcionamiento de los mismos. Uno de estos aspectos es la dieta, la cual se ve reflejada en algunas características de historias de vida, como es el mantenimiento, crecimiento corporal, supervivencia, y finalmente en la reproducción de los individuos (Hughes 1993; Pough et al. 2000). Además, la información sobre los hábitos alimentarios es necesaria para proponer estrategias de conservación adecuadas *in-situ* y *ex-situ*, así como para detectar especies con nichos tróficos estrechos (i. e. dietas especializadas), y por lo tanto, potencialmente más sensibles a las alteraciones del hábitat (Anderson et al. 1999).

Aunque la mayoría de los anfibios son considerados depredadores generalistas, alimentándose de una gran diversidad de insectos y otros invertebrados (Duellman y Trueb 1986; Wells 2007), existen varias especies de anuros con dietas especializadas, y por lo tanto, con nichos tróficos estrechos. Por ejemplo, la mirmecofagia (dieta especializada en hormigas) está ampliamente distribuida entre los dendrobátidos (Toft 1980a; Donnelly 1991; Biavati et al. 2004) pero también se encuentra en algunas especies de las familias Bufonidae (Toft 1980a; Hirai y Matsui 2002), Microhylidae (Parmelee 1999; Berazategui et al. 2007) y al menos en una especie de la familia Hylidae (*Sphaenorhynchus lacteus*, Parmelee 1999). Mientras tanto, las dos especies descritas de *Paracassina* son especialistas en moluscos terrestres (Drewes y Roth 1981), y *Fejervarya cancrivora* se alimenta principalmente de cangrejos y caracoles (Premo y Atmowidjojo 1987).

Tanto en anfibios especialistas como generalistas, la composición de la dieta varía en función de diversos factores, siendo algunos de los más importantes el tipo de microhábitat, la estrategia de forrajeo, el tamaño de los organismos, y la defensa de las presas (Parmelee 1999; Wells 2007). La relación entre estos factores y la dieta es tan marcada que incluso hay una variación intraespecífica a causa de la ontogenia y del microhábitat en algunas especies (Hirai 2002; Blackburn y Moreau 2006; Mahan y Johnson 2007). Debido a que los anuros exhiben

una amplia gama de tamaños corporales y usan una gran variedad de tipos de microhábitats en distintos hábitats (Wells 2007), los hábitos alimentarios en este grupo de vertebrados son muy diversos.

La mayoría de los estudios que han documentado la diversidad en la composición de la dieta en anuros, se basan en individuos de una población de una especie en particular, siendo escasos los trabajos enfocados a nivel de comunidad o ensamble (Toft 1980a,b, 1981; Parmelee 1999; Cogalniceanu et al. 2000), por lo tanto, la dieta es considerada como el aspecto ecológico menos estudiado a este nivel en el grupo de los anuros (Duellman 1993).

El estudio de la repartición de los recursos alimentarios de un ensamble o comunidad, permite determinar la sobreposición del nicho trófico (y potencial competencia en algunos casos) entre las distintas especies, y provee información necesaria para dilucidar los mecanismos de coexistencia en comunidades muy diversas (Toft 1980a; Parmelee 1999). Además, este tipo de trabajos permiten una mejor comparación entre las especies estudiadas que aquellas comparaciones hechas entre distintos estudios, ya que la metodología que se ha usado en trabajos de dieta, difiere en varios aspectos, como son los índices de diversidad usados (Anderson et al. 1999; Cogalniceanu et al. 2000), órganos del aparato digestivo examinados (Parmelee 1999; Biavati et al. 2004), categoría taxonómica a la que son determinadas las presas (Ovaska 1991; Anderson et al. 1999) y la forma de medir el volumen de las mismas (Anderson et al. 1999; Berazategui et al. 2007).

A pesar de que México ocupa el quinto lugar en el mundo en cuanto a riqueza de anfibios (Stuart et al. 2006), relativamente pocos son los estudios relacionados a la ecología trófica de comunidades de anuros en el país (p. ej. Oliver-López et al. 2004; Barrios-Damián y Melgoza-Plascencia 2005). En la región tropical de la Sierra Negra, localizada al sureste del estado de Puebla (que comprende principalmente al Municipio de San Sebastián Tlacotepec) habitan aproximadamente 15 especies de anuros. En el presente trabajo se estudiaron algunos aspectos de la dieta de un ensamble de ranas, conformado por cuatro de estas especies: *Ennomiophyla miotympanum*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Lithobates vaillanti* y *Ptychohyala zophodes*, las cuales habitan en simpatria, ya que se encuentran en distintos tipos de microhábitats a lo largo de los arroyos de esta zona.

## ANTECEDENTES

### ESTUDIOS DE DIETA CON ENSAMBLES O COMUNIDADES DE ANUROS EN EL MUNDO

La mayoría de estos estudios han sido llevados a cabo en Sudamérica, debido principalmente a que las comunidades de anuros en esa región son muy diversas, por lo tanto, han llamado la atención de numerosos ecólogos, debido a que representan excelentes modelos para analizar la repartición de recursos entre especies. Una menor cantidad de estudios han sido realizados en Centroamérica, África, Norteamérica y Europa.

Dentro de los primeros trabajos enfocados a la ecología trófica de ensambles de anuros, destacan los de Toft (1980a, 1981), realizados en Panamá y en la Amazonía peruana, respectivamente. En éstos analizó las diferencias en el uso del recurso alimento entre las especies que conforman el ensamble de anuros que cohabitan en la hojarasca, así como la variación estacional en la composición de la dieta de estas especies, y la relación de esta con el modo de forrajeo y otras características ecológicas. Estos estudios muestran que los anuros de ambas localidades están distribuidos a lo largo de un continuo en cuanto a su dieta (i. e. de especialistas a generalistas), clasificándose sin embargo, en tres gremios: especialistas en hormigas, generalistas y especialistas en otras presas (omitiendo hormigas), dentro de los cuales el gremio generalista se encuentra representado por menos especies que cualquiera de los otros dos gremios. Los anuros especialistas en hormigas se alimentan de presas más pequeñas y consumen una mayor cantidad de éstas, que los generalistas y los especialistas en otras presas.

Posteriormente, también en Perú, Parmelee (1999) analizó la dieta de 58 especies de anuros de diversas familias y de distintos hábitos, en el Cuzco Amazónico. De manera general, los bufónidos, microhílidos y dendrobátidos consumen una gran cantidad de presas, y éstas son de un tamaño relativamente pequeño. Por el contrario, la mayoría de los hílidos consumen pocas presas de talla grande, y los leptodactílidos son intermedios en cuanto al número de presas y el tamaño de las mismas. En el caso de los hílidos, las especies más grandes se alimentan principalmente de ortópteros, cucarachas y polillas, mientras que las especies

pequeñas consumen fundamentalmente arañas, escarabajos y larvas. La mayoría de los leptodactílidos tienen nichos tróficos amplios, ya que se alimentan de una gran diversidad de presas, entre las que destacan escarabajos, ortópteros y milpiés. La sobreposición en la dieta entre distintas especies, es menor en aquellas que se encuentran en la hojarasca que en las arbóricolas.

También en Sudamérica, Caldwell y Vitt (1999) determinaron y compararon la composición de la dieta de un gremio de 16 especies de herpetozoos (nueve de anuros y siete de lagartijas) de hojarasca en una selva lluviosa de Brasil, así como la amplitud y la sobreposición del nicho trófico. En lo que se refiere a las nueve especies de anuros, los autores encontraron la existencia de un sólo gremio bien definido: especialista en termitas y hormigas, que comprende a dos especies. Las demás se agrupan en gremios pobremente definidos, y se alimentan principalmente de coleópteros, larvas de insectos, hormigas, termitas, gasterópodos y dípteros. A pesar de estas similitudes, la mayoría de los valores de sobreposición de nicho trófico entre pares de especies, son menores a 0.6, debido al gran número de categorías de presas consumidas, y al uso diferencial de las principales presas por los depredadores.

Dentro de los trabajos realizados en Norteamérica, se encuentra el de Anderson et al. (1999), quienes compararon los hábitos alimentarios de tres especies de anuros (*Anaxyrus cognatus*, *Spea bombifrons* y *Spea multiplicata*) durante dos épocas reproductivas consecutivas, en humedales del noroeste de Texas, Estados Unidos. La amplitud del nicho trófico resultó ser muy baja en *A. cognatus*, baja en *S. multiplicata* y moderada en *S. bombifrons*, por lo que los autores sugieren que *A. cognatus* es potencialmente más susceptible a las alteraciones del hábitat que afectan la abundancia de las presas, que las otras dos especies de anuros. Debido a esto, consideran que los esfuerzos de conservación en esta región deben estar enfocados a las especies con nichos tróficos más estrechos y dietas más especializadas (p. ej. *A. cognatus*). A pesar de las diferencias interespecíficas en la amplitud de la dieta, las tres especies se alimentan principalmente de coleópteros, de las familias Carabidae, Curculionidae, Scarabaeidae y Coccinellidae.

Cogalniceanu et al. (2000) analizaron los hábitos alimentarios de una comunidad de anuros compuesta por cinco especies (*Bombina bombina*, *Hyla arborea*, *Pelobates fuscus*, *Pelophylax esculenta* y *Pelophylax ridibundus*), en islas de las llanuras inundables del Danubio. Las tres primeras especies se alimentan exclusivamente de invertebrados terrestres,

mientras que el complejo *P. esculenta* (que incluye a *P. esculenta* y *P. ridibundus*) consume también organismos acuáticos (crustáceos, lamelibranquios, heterópteros y peces). Los coleópteros, seguidos de dípteros, son las presas más consumidas por la comunidad. Mientras que los caracoles son importantes en la dieta de *B. bombina* y *P. fuscus*, las hormigas lo son para todas las especies, exceptuando a *B. bombina*.

Recientemente, en Centroamérica, Whitfield y Donnelly (2006) analizaron la variación intraespecífica en la composición de la dieta, entre épocas y clases de edad de 11 especies de anuros y lagartijas que habitan en la hojarasca de la Estación Biológica La Selva, en Costa Rica. Las presas más consumidas (en cuanto a volumen) por el ensamble entero resultaron ser ortópteros, cucarachas, isópodos, hormigas, larvas de insectos y arañas, encontrándose tres especies de anuros especialistas en hormigas y las demás especies generalistas en su dieta. Cuatro especies (tres anuros y una lagartija) mostraron cambios ontogenéticos en la composición de su dieta, mientras que ninguna presentó cambios estacionales en la misma.

Por otra parte, Hothem et al. (2009) estudiaron la dieta de tres anuros simpátricos (*Lithobates catesbeianus*, *Rana boylei* y *Pseudacris regilla*) en una cuenca hidrográfica en California, Estados Unidos. Los autores encontraron que la primera especie presenta una dieta basada principalmente en presas acuáticas (escarabajos de la familia Hydrophilidae y hemípteros de la familia Gerridae), a diferencia de las otras dos especies, que se alimentan principalmente de presas de afinidades terrestres (arañas y lepidópteros adultos).

## ESTUDIOS DE DIETA CON ANUROS EN MÉXICO

En México, los estudios de dieta a nivel de ensambles o comunidades de anuros, son escasos. Entre estos se encuentra el de Oliver-López et al. (2004), quienes analizaron la repartición del recurso alimento entre cuatro especies de anuros que habitan en simpatria (*Exerodonta xera*, *Hyla arenicolor*, *Incilius occidentalis* y *Lithobates spectabilis*) en un ambiente semiárido al sur del estado de Puebla. En este estudio, los autores encontraron que estas especies no son selectivas en cuanto al tipo de presas que consumen, alimentándose de manera general de insectos, en su mayor parte de las familias Formicidae, Termitidae y Gerridae, así como de coleópteros y un tipo de larva acuática no determinado. Encontraron casos de canibalismo en

*L. spectabilis*, así como depredación de esta especie sobre individuos juveniles de *I. occidentalis*. En la misma zona, Abbadie-Bisogno (2004) estudió varios aspectos ecológicos (incluyendo la dieta) de los hílidos *E. xera* y *H. arenicolor*. Para el caso de *E. xera*, únicamente registró la presencia de hormigas en su dieta, debido a que el tamaño de muestra fue muy reducido. Con un tamaño de muestra mayor, documentó que *H. arenicolor* se alimenta principalmente de hemípteros y formícidos.

En otro ambiente marcadamente estacional, selva baja caducifolia, en el estado de Morelos, Barrios-Damián y Melgoza-Plascencia (2005) estudiaron la repartición del alimento entre seis especies de anuros (*Incilius marmoratus*, *L. spectabilis*, *Pachymedusa dacnicolor*, *Rhinella marina*, *Smilisca baudinii* y *S. multiplicata*). Estos autores encontraron que los lepidópteros y coleópteros son importantes en la dieta de todas las especies, con excepción de *S. multiplicata*, en la que sobresalen himenópteros e isópteros. Además, registraron casos de depredación de *L. spectabilis* y *R. marina* sobre otros anuros.

Aunque en nuestro país los estudios de dieta con una especie son relativamente más numerosos que los realizados con ensambles de especies, los hábitos alimentarios de la mayoría de los anuros que se distribuyen en México, siguen siendo prácticamente desconocidos. Entre este tipo de trabajos se encuentra el de Rodríguez-Blanco (1990), quien analizó la dieta de una población de *Lithobates montezumae* en un ambiente templado del estado de Hidalgo. El autor encontró que esta especie se alimenta tanto de presas acuáticas como terrestres, aunque muestra una mayor preferencia por las primeras (crustáceos decápodos y moluscos).

En un ambiente tropical, en los Tuxtlas, Veracruz, Ramírez et al. (1998) estudiaron diversos aspectos poblacionales de *L. vaillanti*. En cuanto a sus hábitos alimentarios, encontraron que esta especie es un depredador de acecho, que se alimenta principalmente de invertebrados, aunque también consume vertebrados (peces, aves y anuros). Dentro de los invertebrados, predominan por su volumen en la dieta, los arácnidos, seguidos de coleópteros y odonatos. También en los Tuxtlas, Ramírez-Bautista y Lemos-Espinal (2004) estudiaron la dieta de esta misma especie de rana (*L. vaillanti*) y de *Lithobates brownorum*, encontrando que *L. vaillanti* forrajea a orillas de los cuerpos de agua (arroyos y lagunas), en donde se alimenta principalmente de dípteros, decápodos y ortópteros. Los autores también encontraron que la diversidad de la dieta de *L. vaillanti* es menor que la de *L. brownorum*, lo que posiblemente

está relacionado con el uso de distintos tipos de microhábitats, más acuático y más terrestre, respectivamente.

Barrios-Damián (2006) estudió los hábitos alimentarios de *L. spectabilis* en la Reserva estatal Sierra de Montenegro, en el estado de Morelos, analizando específicamente las variaciones en la dieta entre sexos, clases de edad y estaciones del año. De manera general, *L. spectabilis* se alimenta tanto de invertebrados como de vertebrados, destacando dentro de los primeros, los lepidópteros, coleópteros y ortópteros. La amplitud del nicho trófico es mayor en machos que en hembras y juveniles, lo cual sugiere que los primeros son menos selectivos en cuanto a las presas que consumen. Por otra parte, en la época de secas, la amplitud del nicho es mayor que en la de lluvias, probablemente debido a la escasez de los recursos durante las primeras, lo que propicia una conducta oportunista de los depredadores.

Suazo-Ortuño et al. (2007) compararon la dieta de *I. marmoreus* en hábitats conservados y perturbados en Chamela, Jalisco, donde el tipo de vegetación es selva baja caducifolia. Estos autores encontraron que la composición y la diversidad de la dieta varían entre los hábitats, ya que mientras en el hábitat conservado, la presa más importante son las hormigas y la diversidad es alta, en el ambiente perturbado la principal presa son los coleópteros y la diversidad de la dieta es relativamente más baja. De acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo, estos resultados sugieren que la disponibilidad de las presas en el ambiente perturbado no se ve disminuida.

Recientemente, Matías-Coronel y Pérez-Gutiérrez (2011), analizaron la composición de la dieta de *Craugastor lineatus*, en un bosque mesófilo del norte de Chiapas, encontrando que las principales presas de esta especie son los ortópteros, coleópteros, arañas, formícidos e isópodos. Encontraron además que este anuro presenta cambios ontogenéticos en su dieta, ya que mientras los juveniles se alimentan principalmente de coleópteros, formícidos e isópodos, los adultos (machos y hembras) consumen más ortópteros y arañas.

Los estudios arriba mencionados sobre dieta de una sola especie, son trabajos de tesis o artículos científicos, además de estos, existen algunos estudios presentados en diversos congresos nacionales, que tratan algunos aspectos generales y resumidos de la dieta de los anuros que habitan en México (p. ej. Barrios-Damián 2004; Cruz-Ruiz y Manjarrez 2004; Fernández-López y Lavín-Murcio 2006; Luría-Manzano y Gutiérrez-Mayén 2010).

Para el caso de *E. miotympanum*, *H. fleischmanni*, *L. vaillanti* y *P. zophodes*, la información acerca de su dieta es muy escasa. De estas especies, la única para la cual existen estudios detallados acerca sus hábitos alimentarios, es *L. vaillanti* (Ramírez et al. 1998; Ramírez-Bautista y Lemos-Espinal 2004). Sin embargo, existen algunos datos generales para las demás especies. Por ejemplo, en el libro de los Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén (2010) mencionan que *E. miotympanum* es una especie insectívora, alimentándose de avispas. Por otra parte, Guyer y Donnelly (2004) mencionan que *H. fleischmanni* presumiblemente se alimenta de pequeños artrópodos.

Aunado a la escasez de información de las especies estudiadas en este trabajo, es relevante mencionar que las poblaciones estudiadas aquí han sido recientemente encontradas, y para tres (*H. fleischmanni*, *L. vaillanti* y *P. zophodes*) de las cuatro especies, representan los primeros registros de su presencia en el estado de Puebla (García-Vázquez et al. 2009). Por lo tanto, no existe información de la historia natural de estas poblaciones.



## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

-Determinar si existen diferencias en el uso del recurso alimento entre cuatro especies de anuros (*Ecnomiohyla miotympanum*, *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *Lithobates vaillanti* y *Ptychohyla zophodes*) que habitan en simpatria en un ambiente tropical del estado de Puebla, México.

### OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar taxonómicamente los tipos de presas consumidas por las cuatro especies antes mencionadas.
2. Identificar las principales presas (en base al valor de importancia) en la dieta de cada una de las especies que forman este ensamble.
3. Evaluar si el tamaño y cantidad de presas consumidas están relacionadas con la morfología (tamaño del cuerpo y ancho de la mandíbula) de las ranas.
4. Determinar si existe variación en la composición y diversidad de la dieta, y en el volumen y la cantidad de presas consumidas entre época de secas y lluvias para cada especie.
5. Calcular la diversidad de la dieta de cada especie.
6. Evaluar si la composición de la dieta de tres de las cuatro especies está en función del recurso alimento disponible en el ambiente.
7. Calcular la sobreposición del nicho trófico entre pares de especies.
8. Evaluar si existen diferencias en la composición de la dieta, y en el tamaño de las presas consumidas entre las cuatro especies.

## ESPECIES EN ESTUDIO

### *ECNOMIOHYLA MIOTYMPANUM* (COPE, 1863)

*Descripción.*— Rana moderadamente pequeña (longitud hocico-cloaca [LHC] en machos 38.4 mm y en hembras 51 mm). Presenta membranas interdigitales desarrolladas hasta 1/3 y 3/4 la longitud total de los dedos de las extremidades anteriores y posteriores, respectivamente. Los discos adhesivos de los dedos de las manos son ligeramente más grandes que los de los pies. La piel es lisa en toda la región dorsal del cuerpo, y en algunas partes de la región ventral, con excepción de la garganta, el vientre, y la parte proximal de las superficies posteroventrales de los muslos, donde es granular. La coloración general consiste de un dorso verde pálido y un vientre de tono blanco a cremoso. Presenta una línea delgada distintiva de color blanco en el margen del labio superior, por encima de la abertura anal, y en los bordes exteriores de antebrazos y pies. Las hembras son notablemente más grandes que los machos (Fig. 1); estos últimos, cuando son sexualmente maduros y se encuentran en la época reproductiva, presentan excrescencias nupciales córneas (Duellman 2001).



Figura 1. Pareja (macho y hembra) en amplexo de *Ecnomiohyla miotympanum* de Xocoyolo, Sierra Norte de Puebla.

*Historia natural.*— En la mayor parte de su área de distribución, *E. miotympanum* se encuentra en bosques mesófilos de montaña, donde está activa la mayor parte del año. El comportamiento reproductivo y vocalización de los machos a lo largo de los arroyos, ocurren durante todos los meses del año (con excepción de octubre y noviembre), sin embargo, la mayor actividad reproductiva de la especie, aparentemente ocurre en la época de secas (diciembre-abril). Durante el día se refugia en bromelias o en plantas “orejas de elefante”, de las cuales desciende al atardecer a vegetación más baja o rocas que se encuentran a lo largo de los arroyos (Duellman 2001). Es una especie insectívora, que se alimenta de avispas (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén 2010). Se conoce al menos un depredador de esta especie, ya que Pineda (2003) encontró una chinche de agua succionando los fluidos de un adulto de *E. miotympanum*.

*Distribución.*— Esta especie es endémica de México, se distribuye en la Vertiente del Atlántico, a lo largo de la Sierra Madre Oriental, en los estados de Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y Veracruz; además de ocurrir en poblaciones aisladas en Los Tuxtlas (al sureste de Veracruz), Oaxaca y Chiapas. Está distribuida a elevaciones que van de los 100 a los 2,280 m (Duellman 2001).

*Estado de conservación.*— Esta especie no se encuentra dentro de alguna categoría de riesgo según la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT 2010). La UICN la considera en la categoría de “cerca de estar amenazada” (IUCN 2010).

### ***HYALINOBATRACHIUM FLEISCHMANNI* (BOETTGER, 1893)**

*Descripción.*— Rana pequeña (LHC 25 mm) que se caracteriza por presentar un vientre translúcido, en el cual se pueden observar sus órganos, y un dorso color verde con numerosas manchas pequeñas color amarillo. Presenta una cabeza amplia y hocico redondeado en vista dorsal, y truncado en vista lateral (Fig. 2). El tímpano es pequeño, apenas visible, y el iris es color dorado. Las puntas de los dígitos se encuentran ligeramente expandidas. Los pies se

encuentran ampliamente palmeados, mientras que las manos presentan membranas interdigitales ampliamente desarrolladas únicamente entre el tercer y cuarto dígito (Lee 1996).



Figura 2. Macho adulto de *Hyalinobatrachium fleischmanni* de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla.

*Historia natural.*— *Hyalinobatrachium fleischmanni* está restringida a las inmediaciones de arroyos con corriente rápida, donde se reproduce durante la mayor parte de la época de lluvias. En ésta, los machos vocalizan situándose en el haz o el envés de las hojas, en la vegetación que se encuentra sobre el agua. Estos son territoriales, y los encuentros macho-macho algunas veces se intensifican hasta llegar a agresiones físicas. Las hembras tienen puestas de 25 a 30 huevos, que depositan en el envés de las hojas. Los huevos son atendidos periódicamente durante la noche por los machos, hidratándolos para evitar su desecación (Lee 1996).

*Distribución.*— Esta especie presenta una amplia distribución, extendiéndose desde los estados de Guerrero y Puebla en México, hacia el sur hasta Ecuador, Colombia, Venezuela, y Surinam, pasando por los países centroamericanos. Se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1,600 m (Lee 1996).

*Estado de conservación.*— Esta especie no se encuentra en alguna categoría de riesgo en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT 2010). En la lista roja de la UICN se encuentra en la categoría de “menor preocupación” (IUCN 2010).

### ***LITHOBATES VAILLANTI* (BROCCHI, 1877)**

*Descripción.*— Rana de talla grande (LHC en machos 80 mm y en hembras 100 mm). Esta especie presenta el hocico bastante puntiagudo. Tiene las extremidades posteriores bien desarrolladas, y los dedos de estas ampliamente palmeados; la punta de estos últimos se encuentra muy ligeramente expandida. La piel es lisa, y presenta pliegues dorsolaterales que se extienden desde el margen posterior del ojo hasta la región sacra, volviéndose indistintos posteriormente. En general, el dorso del cuerpo es de color café oscuro, con pocas manchas o barras indistintas más oscuras. La superficie dorsal de la cabeza y la parte anterior del cuerpo son verde brillante (Fig. 3). Las extremidades posteriores presentan barras transversales indistintas, y el vientre es color gris claro o crema (Lee 1996).



Figura 3. Individuo adulto de *Lithobates vaillanti* de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla.

*Historia natural.*— Esta especie vive generalmente asociada a lagos y pozas que se forman en arroyos y ríos, aunque también se han encontrado individuos sobre el suelo de la selva. Frecuentemente está en cuerpos de agua permanentes, donde está activa durante todo el año, aunque se reproduce principalmente durante la época de lluvias. Se alimenta de una gran variedad de presas, principalmente invertebrados, como coleópteros, dípteros, odonatos, decápodos, arañas, ortópteros y moluscos. Sin embargo, su tamaño le permite alimentarse también de pequeños vertebrados como individuos de su misma especie y peces (Lee 1996; Campbell 1998; Ramírez et al. 1998; Ramírez-Bautista y Lemos Espinal 2004).

*Distribución.*— *Lithobates vaillanti* presenta una amplia distribución, encontrándose desde el centro de Veracruz y sureste de Puebla, en México, hacia el sur hasta Ecuador y Colombia, pasando por los países de Centroamérica. Habita desde el nivel del mar hasta los 750 m (Lee 1996; Campbell 1998).

*Estado de conservación.*— Esta especie no se encuentra en alguna categoría de riesgo en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT 2010). De manera similar, la UICN la considera en la categoría de “menor preocupación” (IUCN 2010).

### ***PTYCHOHYLA ZOPHODES* CAMPBELL Y DUELLMAN, 2000**

*Descripción.*— Rana de tamaño moderado (LHC en machos 37 mm y en hembras 43 mm); presenta membranas interdigitales desarrolladas hasta 1/3 y 3/4 la longitud total de los dedos de las extremidades anteriores y posteriores, respectivamente. La piel es finamente rugosa en la región dorsal del cuerpo, mientras que en la garganta, pecho, vientre y muslos, es granular. Presenta una quilla rostral vertical y una membrana axilar pobremente desarrollada. La coloración general consiste de un dorso del cuerpo café o café grisáceo con manchas cafés o grises, y el vientre es de color blanco cremoso con numerosas manchas pequeñas de color café o negro (Fig. 4). Los machos sexualmente maduros, durante el periodo reproductivo, presentan glándulas ventrolaterales bien desarrolladas y excrescencias nupciales oscuras, las cuales consisten de numerosas espinas pequeñas (Campbell y Duellman 2000; Duellman 2001).



Figura 4. Macho adulto de *Ptychohyla zophodes* de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla.

*Historia natural.*— Muy poco se conoce de la historia natural de esta especie (Duellman 2001). Es arborícola, y se encuentra sobre la vegetación que está a lo largo de los arroyuelos, en bosques mesófilos de montaña y selvas lluviosas. Aunque la mayoría de los adultos y renacuajos han sido recolectados de junio a agosto (época de lluvias), se han encontrado algunos machos cantando en los primeros (febrero) y últimos meses (noviembre y diciembre) del año, en la época de secas (Campbell y Duellman 2000; Duellman 2001).

*Distribución.*— Descrita para la Sierra Mazateca, Sierra de Juárez y Sierra Mixe, del norte del Estado de Oaxaca, esta especie fue recientemente encontrada en el sureste de Puebla (García-Vázquez et al. 2009), regiones localizadas en la Vertiente del Atlántico de México. Se distribuye a elevaciones que van de los 400 a los 1,500 m (Campbell y Duellman 2000; Duellman 2001).

*Estado de conservación.*— Esta especie no se encuentra en alguna categoría de conservación según la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT 2010). La UICN considera que se cuentan con datos deficientes para colocarla en alguna categoría (IUCN 2010).



## ÁREA DE ESTUDIO

### UBICACIÓN GEOGRÁFICA

El área de estudio se encuentra ubicada en los alrededores de la localidad de San Sebastián Tlacotepec, en el municipio del mismo nombre (también conocido como Tlacotepec de Porfirio Díaz), localizado al sureste del estado de Puebla, en la región conocida como la Sierra Negra (18° 24' N, 96° 50' O; elevación de 328 m; Fig. 5). El municipio de San Sebastián Tlacotepec colinda al norte con Eloxochitlán y el estado de Veracruz, al oeste con Coyomeapan, Zoquitlán y Eloxochitlán, al sur con el estado de Oaxaca, y al este con Veracruz y Oaxaca (INEGI 1988).

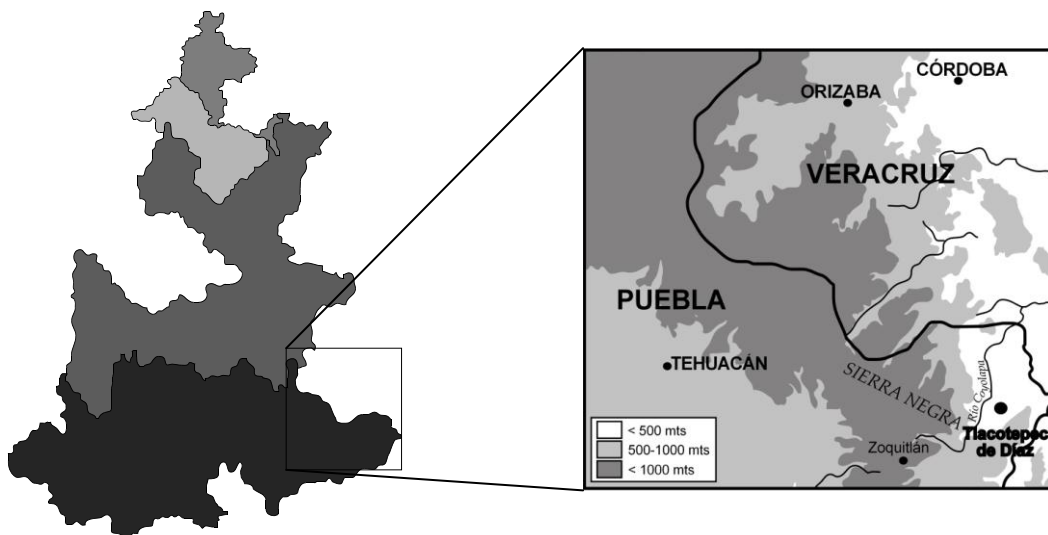


Figura 5. Localización geográfica de Tlacotepec de Porfirio Díaz (San Sebastián Tlacotepec), en la Sierra Negra, al sureste de Puebla.

### OROGRAFÍA

La parte oeste del municipio pertenece a la Sierra del Ajusco, mientras que la parte este, en la cual el relieve desciende abruptamente, forma parte de la Sierra de Zongolica. Ambas sierras

son estribaciones de la porción sur de la Sierra Madre Oriental, y se caracterizan por su rápido descenso hacia la Planicie Costera del Golfo. En el municipio destacan algunas formaciones montañosas, como la Sierra Negra y el Cerro Cebaltépec (INEGI 1988).

## HIDROGRAFÍA

El municipio pertenece a la cuenca del Papaloapan. Tres principales ríos lo recorren: el Río Tonto, proveniente de la Sierra de Zongolica y uno de los principales formadores del Papaloapan, el Río Coyolapa, que nace en la Sierra de Zongolica y se une al Río Tonto, y por último el Río Petlapa, proveniente de la Sierra Mazateca y de Zongolica, el cual recorre el sur y este del municipio, sirviendo en algunos tramos de límite con el estado de Oaxaca. Al interior, el municipio es recorrido por numerosos arroyos temporales y permanentes, que son afluentes de los ríos mencionados (INEGI 1988).

## CLIMA

Debido a su ubicación geográfica y accidentada topografía, en el municipio se presentan cuatro tipos de climas: templado subhúmedo con lluvias en verano, semicálido subhúmedo con lluvias todo el año, cálido húmedo con lluvias todo el año, y cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (INEGI 1988). En el área de estudio se presenta el clima cálido húmedo con lluvias todo el año, con una temperatura media anual de 24.2° C, y una precipitación anual de 3,254 mm, la cual se encuentra concentrada en la temporada de lluvias, que dura de mayo a noviembre (CONAGUA 2010).

## TIPO DE VEGETACIÓN

El tipo de vegetación que cubre la mayor parte del municipio, y que también se encuentra en el área de estudio, es el bosque tropical subperennifolio (INEGI 1988; Fig. 6). Este se encuentra

dominado por árboles que van de los 10-15 m de altura, tales como: *Heliocarpus appendiculatus*, *Cecropia obtusifolia*, *Cordia alliodora*, *Spondias mombin*, *Acacia glomerosa*, *Bursera simaruba*, *Pouteria sp.*, *Dendropanax sp.*, *Talauma mexicana* y *Rollinia sp.* (INEGI 2011).



Figura 6. Vista del bosque tropical subperennifolio presente en el área de estudio.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### TRABAJO DE CAMPO

El muestreo fue de ocho salidas de campo al área de estudio, de enero de 2011 a febrero de 2012. De éstas, cinco se realizaron en la época de secas (diciembre-abril) y tres en la época de lluvias (julio-septiembre). Cada una tuvo una duración de seis o siete días, durante los cuales se hicieron recorridos nocturnos (20:00-04:00 hrs, que es el horario en el que se encuentran activas las cuatro especies) a lo largo de dos arroyos: Zihuapilapa (Fig. 7A) y Xochiteopan (Fig. 7B), donde habitan en simpatria las especies en estudio. Para cada organismo encontrado se tomaron los siguientes datos: fecha, hora, especie, microhábitat, sexo (cuando fue posible), actividad, altura de la percha (AP), longitud hocico-cloaca (LHC) y ancho de la mandíbula (AM). El sexo fue determinado con base en la presencia de caracteres sexuales secundarios en machos, como excrescencias nupciales y sacos vocales, el tamaño (LHC), menor en machos que en hembras (Lee 1996; Duellman 2001), y la presencia de folículos vitelogénicos durante la época reproductiva, en estas últimas. Las características morfométricas (LHC y AM) fueron medidas con un vernier digital (0.01 mm de precisión), y la altura de la percha con una cinta métrica (1 mm de precisión).



Figura 7. Vista de los arroyos muestreados, Zihuapilapa (A) y Xochiteopan (B), en San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla.

Posteriormente, y sin dejar pasar más de tres horas después de la captura de un individuo, se obtuvieron las presas consumidas por éste, mediante la técnica del lavado estomacal descrita por Legler y Sullivan (1979) para anuros, y modificada por Patto (1998), Solé et al. (2005) y Mahan y Johnson (2007). El método consiste en los siguientes pasos: 1) llenar una jeringa de 60 ml con agua del arroyo del lugar donde se encontró el ejemplar y unirla a un tubo de infusión de silicón de 1 o 2 mm de diámetro exterior (dependiendo el tamaño de la rana), 2) sujetar al organismo con una mano de tal forma que se mueva lo menos posible, 3) abrirle la boca con la ayuda del dedo pulgar, e introducir el tubo a través del esófago hasta el estómago, 4) retirar ligeramente el tubo con el fin de evitar una lesión en el estómago, 5) colocar al organismo con la cabeza hacia abajo y vaciar el contenido de la jeringa dentro del estómago (lavado estomacal) y coleccionar en un frasco los residuos del alimento regurgitados por el animal, 6) llenar una vez más la jeringa con agua para repetir el procedimiento hasta que no haya más elementos regurgitados, y 7) repetir después de esto el proceso de lavado por última vez, para asegurarse que todos los residuos han sido removidos (Fig. 8). El agua y los contenidos estomacales fueron vertidos sobre papel filtro, con el fin de separarlos y poder recoger más fácilmente los residuos de las presas, lo cual se hizo con ayuda de unas pinzas. Estos fueron almacenados en frascos viales con alcohol al 70 % para su posterior análisis.



Figura 8. Técnica del lavado estomacal en *Lithobates vaillanti* (A), y *Ecnomiohyla miotympanum* (B).

Por último, cada ejemplar fue marcado de forma individual mediante ectomización de falanges, para después ser liberado en el lugar donde se encontró. Esto se hizo con la finalidad de no hacerle el lavado estomacal más de una vez a un individuo en una misma salida, y así evitar: 1) un excesivo estrés, y 2) tener datos de dieta erróneos (p. ej. estómagos vacíos o pocas presas), influidos por el proceso de regurgitación en días recientes. Por lo tanto, los ejemplares recapturados sólo fueron tomados en cuenta para aplicarles la técnica (y para los análisis de dieta posteriores), siempre y cuando no hubieran sido capturados previamente en la misma salida.

Para determinar si la dieta de las especies de ranas estrictamente arborícolas (*E. miotympanum*, *H. fleischmanni* y *P. zophodes*) está en función del recurso alimento en el ambiente o no, es decir, para determinar si son oportunistas o selectivas en cuanto al tipo de presas que consumen, se evaluó la disponibilidad del alimento en el ambiente mediante dos métodos. Éstos se realizaron en el lugar donde se observó que las ranas estuvieran activas, aunque los sitios específicos (i. e. plantas) de los mismos fueron elegidos al azar dentro de estas áreas (Christian 1982).

El primer método consistió en colocar una manta de 1x1 m alrededor de un arbusto, el cual fue agitado vigorosamente durante cinco segundos, para inmediatamente recolectar los invertebrados que cayeran en la manta con ayuda de una pinza (Fig. 9A; Richards y Waloff 1961, en Southwood 1978). El procedimiento fue repetido por segunda ocasión, con el fin de recolectar aquellos invertebrados que no cayeron a la manta la primera vez. Es importante mencionar que al llevar a cabo este método, se procuró primero capturar los invertebrados con mayor capacidad para volar, con el objetivo de que los muestreos estuvieran sesgados lo menos posible hacia los invertebrados que no vuelan, o que no son tan hábiles para volar. El segundo método consistió en colgar en las ramas de arbustos y árboles una “trampa pegajosa”, que consiste en un tubo de PVC (de 41 cm de largo x 10 cm de diámetro) impregnado con grasa de automóvil (a la que se adhieren los invertebrados) (Kalcounis et al. 1992; Olson y Beard 2012; Fig. 9B), la cual se dejó en el hábitat durante ocho horas.

Debido a que *H. fleischmanni* generalmente perchó en ramas de árboles y a una altura mayor que las otras dos especies, y estas se encontraron principalmente perchando en arbustos, ambos muestreos del recurso alimento se hicieron a dos alturas en el estrato arbóreo, una (alta) para considerar las presas disponibles para *H. fleischmanni*, y la segunda (baja) para

considerar aquellas disponibles para *E. miotympanum* y *P. zophodes*. Para determinar la altura a la que se colocaron las trampas (manta y pegajosas), se consideró la altura promedio donde se encontraron las ranas de las especies a considerar, durante cada salida de campo. Ambos muestreos se hicieron con seis repeticiones (c/u) por cada salida de campo donde se encontraron ranas de la especie a evaluar, en un horario de las 20:00-05:00 hrs. Los invertebrados capturados fueron sacrificados y preservados en frascos con alcohol al 70 % (Hirai y Matsui 2000).



Figura 9. Método de manta (A), y de trampas pegajosas (B), para evaluar la disponibilidad del recurso alimento en el ambiente.

## TRABAJO DE LABORATORIO Y ANÁLISIS DE DATOS

El contenido estomacal de cada individuo fue vertido y extendido en una caja petri para ser analizado bajo un microscopio estereoscópico. Las presas encontradas fueron determinadas hasta el nivel de orden, categoría taxonómica que se consideró para delimitar categorías de presas diferentes en la mayoría de los casos (Whitfield y Donnelly 2006; Kovács et al. 2007). Adicionalmente, los himenópteros fueron clasificados como formícidos y no formícidos, y en el caso de insectos con metamorfosis completa (holometábolos), las larvas y los adultos fueron considerados como categorías de presas diferentes. La determinación de estas se hizo con la ayuda de las claves de Triplehorn y Johnson (2005), Peterson (1962), Chu (1949), Jaques

(1947) y Morón et al. (1997). De manera adicional, se registró la presencia/ausencia de material vegetal (p. ej. hojas, semillas y frutos) y materia inorgánica (p. ej. rocas).

De cada tipo de presa, se determinó su número (cantidad de individuos de esa categoría de presa), volumen y frecuencia de ocurrencia (número de estómagos con al menos un individuo de esa categoría) en el total de la dieta de cada una de las especies. El volumen se calculó midiendo el largo y ancho de cada presa (en aquellas completas o poco digeridas) con un vernier digital (0.01 mm de precisión), y aplicando la fórmula del elipsoide (Dunham 1983, en Duré y Kehr 2004):  $V = 4/3 \pi (\text{largo}/2) (\text{ancho}/2)^2$ . Para estimar el largo y ancho (y con esto el volumen) de las presas parcial o casi completamente digeridas, se usaron como referencia los invertebrados recolectados mediante los muestreos de manta y trampas pegajosas. Con los datos numéricos, volumétricos y de frecuencia, se obtuvo el valor de importancia de cada tipo de presa en la dieta de cada especie, por época, usando la fórmula propuesta por Biavati et al. (2004):  $I = (F\% + N\% + V\%)/3$ , donde  $F\%$  = porcentaje de ocurrencia,  $N\%$  = porcentaje numérico y  $V\%$  = porcentaje volumétrico.

Dos características morfométricas fueron consideradas para determinar si existe relación entre la morfología de las ranas y algunas características de las presas. Se analizó si existe una relación entre el tamaño (LHC) de los depredadores y el número de presas consumidas, y entre el ancho de la mandíbula (AM) y el tamaño de las presas. Para estos casos, se utilizaron correlaciones de Pearson o Spearman, dependiendo si los datos se ajustaron o no a una distribución normal (Ovaska 1991).

Con el fin de evaluar si existen diferencias en el número de presas consumidas y el volumen del contenido estomacal, entre épocas (secas y lluvias) para cada especie, se utilizaron pruebas U de Mann-Whitney y t-student, respectivamente.

La diversidad de la dieta de cada especie fue calculada con el exponencial del índice de Shannon:  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , donde  $p_i$  = proporción del recurso  $i$  en la dieta,  $\ln$  = logaritmo natural y  $s$  = número total de categorías de presas (Shannon y Weaver 1949). Al valor obtenido se le aplicó la siguiente función:  $D = \exp(H')$ , para obtener así la “diversidad verdadera”, la cual tiene como unidad de medida el número de especies efectivas (Jost 2006). Para analizar la magnitud de la variación estacional en la diversidad de la dieta para cada especie, se obtuvo el valor resultante de la división de la diversidad de una época sobre otra (Moreno et al. 2011).



Estos análisis fueron llevados a cabo tanto con los datos numéricos como con los volumétricos.

Los invertebrados recolectados en el ambiente con ambos métodos fueron tratados de la misma forma que los encontrados en los contenidos estomacales, es decir, fueron determinados hasta orden, y medidos para obtener su volumen. En lo que se refiere al análisis de preferencia por tipos de presas (selección), se utilizó la fórmula propuesta por Jacobs (1974):  $D = (R_k - P_k) / [(R_k + P_k) - (2R_k P_k)]$ , donde  $R_k$  = proporción de la categoría de presa  $k$  en los contenidos estomacales y  $P_k$  = proporción de la categoría de presa  $k$  en el ambiente. El índice da un valor por cada tipo de presa, y éste varía de -1 (completo rechazo) a +1 (completa preferencia), pasando por 0 (no selección) y demás valores intermedios (Jacobs 1974). La selección y el rechazo de los distintos tipos de presas, fueron consideradas únicamente como diferencias en las proporciones de éstas, entre los contenidos de las ranas y las obtenidas mediante los muestreos en el hábitat (Toft 1980a).

Para determinar si existen diferencias en el uso del recurso alimento en el ensamble de anuros estudiado, se consideraron el tipo y tamaño de las presas consumidas por las diferentes especies. Para el tipo de presas se calculó la sobreposición del nicho trófico entre pares de especies, usando el índice propuesto por Pianka (1973):  $O_{jk} = \sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik} / \sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}$ , donde  $P_{ij}$  y  $P_{ik}$  son las proporciones de utilización del recurso  $i$ , por la especie  $j$  y  $k$ , respectivamente.

Para determinar si los valores de sobreposición de nicho trófico obtenidos en este estudio son diferentes (mayores o menores) a los esperados en una comunidad hipotética sin una estructura subyacente (p. ej. debida a la competencia por recursos), se crearon estas comunidades (pseudocomunidades) con el programa EcoSim versión 7.0 (Gotelli y Entsminger 2001). Para esto, el programa realiza aleatorizaciones de Monte Carlo (Pianka 1986) con las proporciones de utilización de cada recurso (i. e. categoría de presa) por cada una de las especies del ensamble, calcula la sobreposición de nicho en cada una de estas comunidades simuladas, y compara estadísticamente estos valores con el obtenido del ensamble real. Se realizaron un total de 1,000 repeticiones (i. e. 1,000 pseudocomunidades), y se eligieron las siguientes opciones en EcoSim para la simulación de dichas pseudocomunidades: “ceros conservados” y “amplitud de nicho no conservada” (Macale et al. 2008; Crawford et al. 2009), lo cual equivale al algoritmo de aleatorización dos (RA2) de

Winemiller y Pianka (1990). De los cuatro algoritmos disponibles en el programa, el RA2 y RA3 son los más recomendados, porque sus propiedades estadísticas permiten crear patrones al azar de sobreposición de nicho más adecuadamente (Winemiller y Pianka 1990; Gotelli y Entsminger 2001). Este análisis fue llevado a cabo con los datos numéricos y volumétricos.

Adicionalmente, se analizó si existen diferencias en el tamaño de las presas consumidas por las especies, aplicando un análisis de varianza de una vía (ANDEVA's), con las especies como factor y el volumen de las presas como variable de respuesta. Posteriormente, se aplicaron pruebas de Tuckey de comparaciones múltiples para determinar entre que especies existieron diferencias significativas (Zar 1999).

Todos los datos fueron sometidos previamente a pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar 1999; Daniel 2004), y cuando no se ajustaron a éstas, fueron transformados, a su logaritmo natural o raíz cuadrada. Los análisis estadísticos se hicieron en el programa STATISTICA versión 7, con un nivel de significancia de 0.05. Los resultados son mostrados  $\pm 1$  Error Estandar, a menos que se indique de otra manera.

## RESULTADOS

### RESULTADOS GENERALES DEL ENSAMBLE

Considerando todas las salidas de campo, se recolectaron un total de 234 ejemplares de anuros, repartidos entre las cuatro especies de la siguiente manera: 65 para *E. miotympanum*, 49 *H. fleischmanni*, 53 *L. vaillanti*, y 67 *P. zophodes*. Todas las especies, con excepción de *L. vaillanti*, son de hábitos totalmente arborícolas, ya que se encontraron siempre a una altura determinada sobre el suelo (en hojas, ramas, tallos o troncos). *Lithobates vaillanti*, por el contrario, se encontró en diversos tipos de microhábitats (58 % de los individuos en el suelo o sobre roca, 2 % en el agua y 40 % sobre hoja, rama o tronco). Considerando los hábitos parcialmente arborícolas de *L. vaillanti*, se decidió incluirla en la mayoría de los análisis realizados, debido a las posibles interacciones interespecíficas (p. ej. competencia, depredación) que pudiera tener con las demás especies, al compartir en cierto grado el microhábitat arbóreo. Sin embargo, se optó por no incluirla en el análisis de selección de tipos de presas, ya que al habitar en el agua, suelo, y vegetación, y haber muestreado el recurso alimento sólo en esta última, se consideró que el espectro de presas obtenido no era el total disponible para esta especie. Esto fue confirmado después por la presencia de presas acuáticas en su dieta (Ver Resultados de *Lithobates vaillanti*).

Tomando en cuenta capturas y recapturas, se aplicó la técnica del lavado estomacal un total de 266 ocasiones, de las que en 225 (84.6 %) los ejemplares presentaron contenido estomacal (materia animal y/o vegetal), encontrándose en 16 de éstas únicamente material vegetal. En las 209 muestras restantes se encontró un total de 709 presas, agrupadas en 29 categorías: Acari, Anura, Araneae, Blattodea, Chilopoda, Coleoptera (adultos), Coleoptera (larvas), Collembola, Decapoda, Dermaptera, Diplopoda, Diptera (adultos), Diptera (larvas), Ephemeroptera, Gastropoda, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera (Formicidae), Hymenoptera (excluyendo Formicidae), Hymenoptera (larvas), Lepidoptera (adultos), Lepidoptera (larvas), Opilionida, Orthoptera, Osteichthyes, Plecoptera, Pseudoscorpionida, Psocoptera y Trichoptera. A continuación se detalla la ecología trófica de cada especie por separado (composición, variación estacional y diversidad de la dieta), para después mostrar los

resultados de los análisis de selección de tipos de presas, y por último, los de la repartición del recurso alimento en el ensamble.

## ANÁLISIS DE LA DIETA POR ESPECIE

### *Ecnomiohyla miotympanum*

Esta especie se encontró tanto en la época de secas como en la de lluvias, se recolectaron un total de 65 individuos (62 machos y tres hembras). Los machos presentaron una LHC promedio de 28.35 mm ( $\pm 0.18$ ), mientras que en las hembras fue de 40.19 mm ( $\pm 0.89$ ). Tomando en cuenta capturas y recapturas, se aplicó el lavado estomacal un total de 74 ocasiones, de las cuales en 65 (87.84 %) los ejemplares regurgitaron algún tipo de material (restos de invertebrados, restos vegetales y/o materia inorgánica). La materia inorgánica (pequeñas piedras) fue observada en tres (4.62 %) de estas muestras. Los restos vegetales (hojas, tallos, flores y semillas) fueron encontrados en 15 muestras (23.08 %), y cuatro de estas contenían sólo este tipo de material. En las 61 muestras restantes se identificaron un total de 131 presas (promedio =  $2.15 \pm 0.16$  por individuo, rango = 1-6).

La dieta de *E. miotympanum* está compuesta por tres clases: Insecta, Arachnida y Gastropoda, las cuales se encuentran representadas por 14 categorías de presas. De éstas, la más importante en cuanto a su abundancia y frecuencia de ocurrencia es Araneae, seguida de Orthoptera y Lepidoptera (adultos) (Fig. 10A). En cuanto a volumen son estas dos últimas y Lepidoptera (larvas) (Fig. 10B). De acuerdo al índice de importancia, las principales presas son Araneae (I= 30.98), seguida de Orthoptera (I= 23.46) y Lepidoptera (adultos, I= 20.91) (Fig. 11).

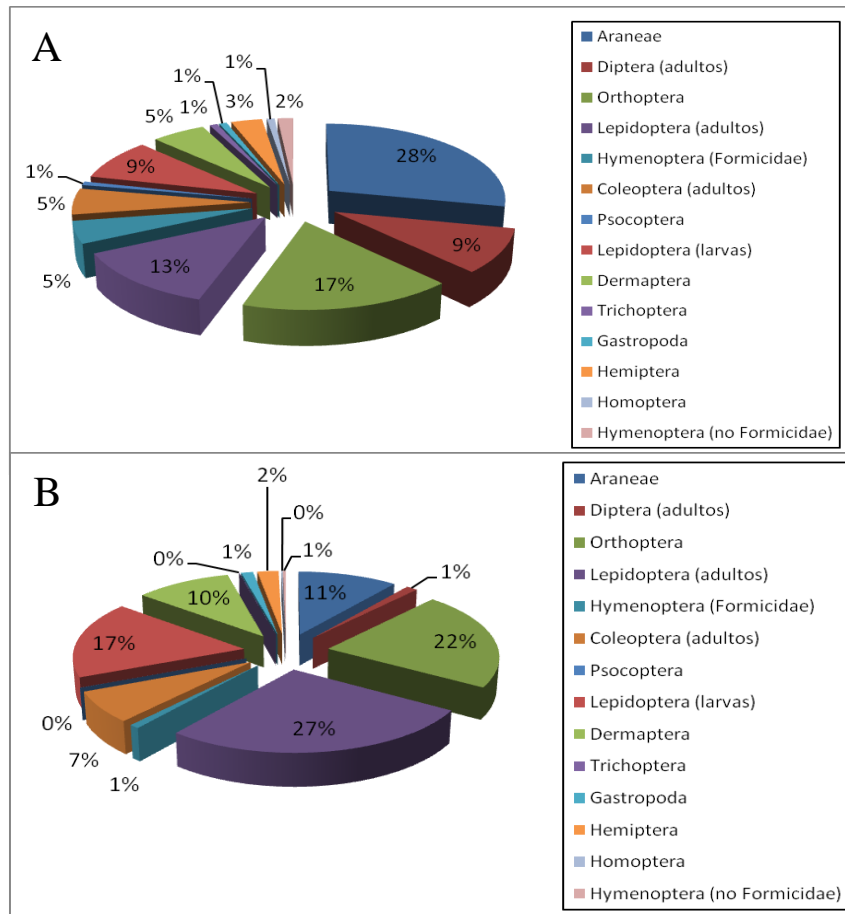


Figura 10. Porcentaje de consumo de las diferentes categorías de presas por *Ecnomiohyla miotympanum*, en abundancia (A), y volumen (B).

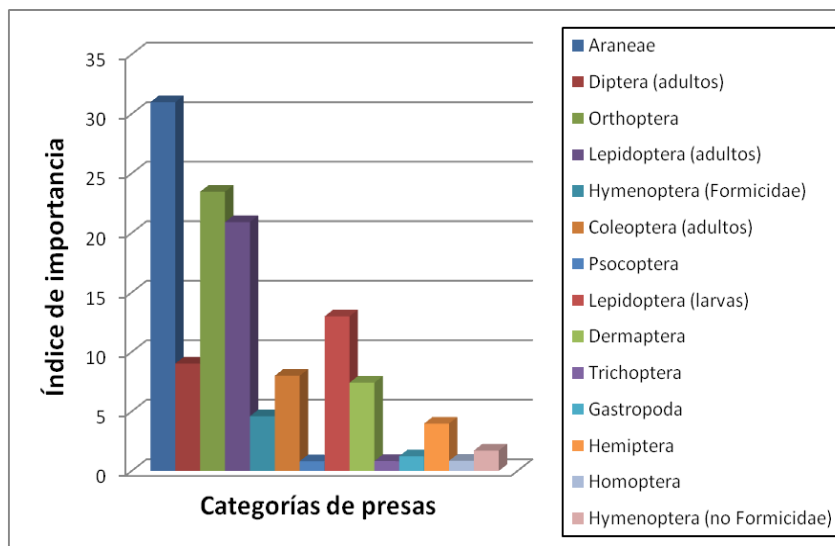


Figura 11. Índice de importancia de las diferentes categorías de presas en el total de la dieta de *Ecnomiohyla miotympanum*.

El análisis de correlación, no mostró una relación significativa entre el tamaño (LHC) de las ranas y el número de presas consumidas por éstas ( $r_s = 0.12$ ,  $p = 0.35$ ,  $n = 61$ ; Fig. 12A), pero sí entre la LHC y el volumen total del contenido estomacal ( $r = 0.25$ ,  $p = 0.05$ ,  $n = 61$ ; Fig. 12B); tampoco hubo una correlación significativa entre el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida ( $r = 0.11$ ,  $p = 0.5$ ,  $n = 42$ ; Fig. 12C).

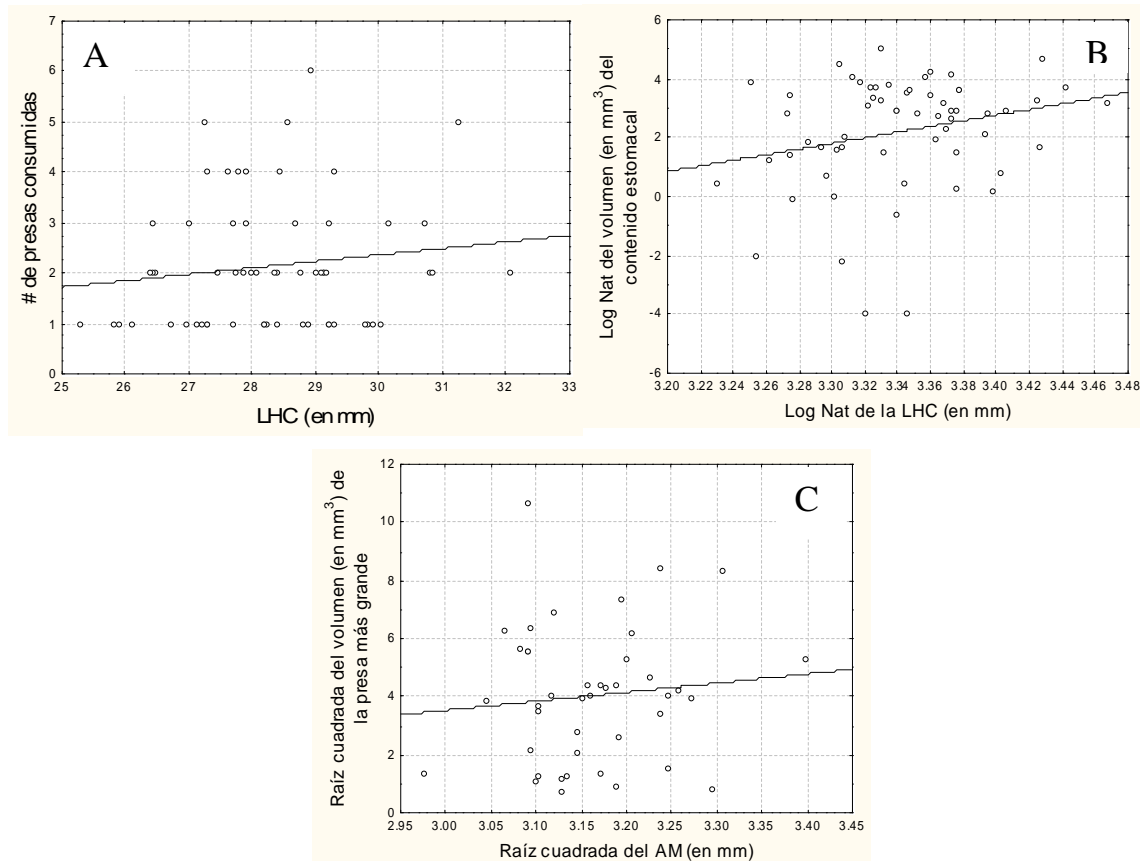


Figura 12. Correlación entre la longitud hocico-cloaca de las ranas y el número de presas consumidas en *Ecnomiohyla miotympanum* (A), la longitud hocico-cloaca y el volumen total del contenido estomacal (B) y el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida (C).

*Variación estacional en la dieta de Ecnomiohyla miotympanum.*— De las 61 muestras que presentaron presas, 40 fueron obtenidas en la época de secas y 21 en la época de lluvias. Numéricamente y en cuanto a la frecuencia de ocurrencia, las arañas estuvieron bien

representadas en ambas épocas, sin embargo, los adultos de lepidópteros fueron de las principales presas en la época de secas, mientras que los ortópteros lo fueron en lluvias (Fig. 13A, B). Volumétricamente, los lepidópteros (adultos y larvas) se encontraron entre las principales presas en ambas épocas, mientras que los dermápteros predominaron sólo en secas y los ortópteros en lluvias (Fig. 13C, D). En lo que se refiere al índice de importancia, los lepidópteros (adultos y larvas) estuvieron entre las principales presas en ambas épocas, mientras que las arañas fueron predominantes durante secas, y los ortópteros en lluvias (Fig. 14).

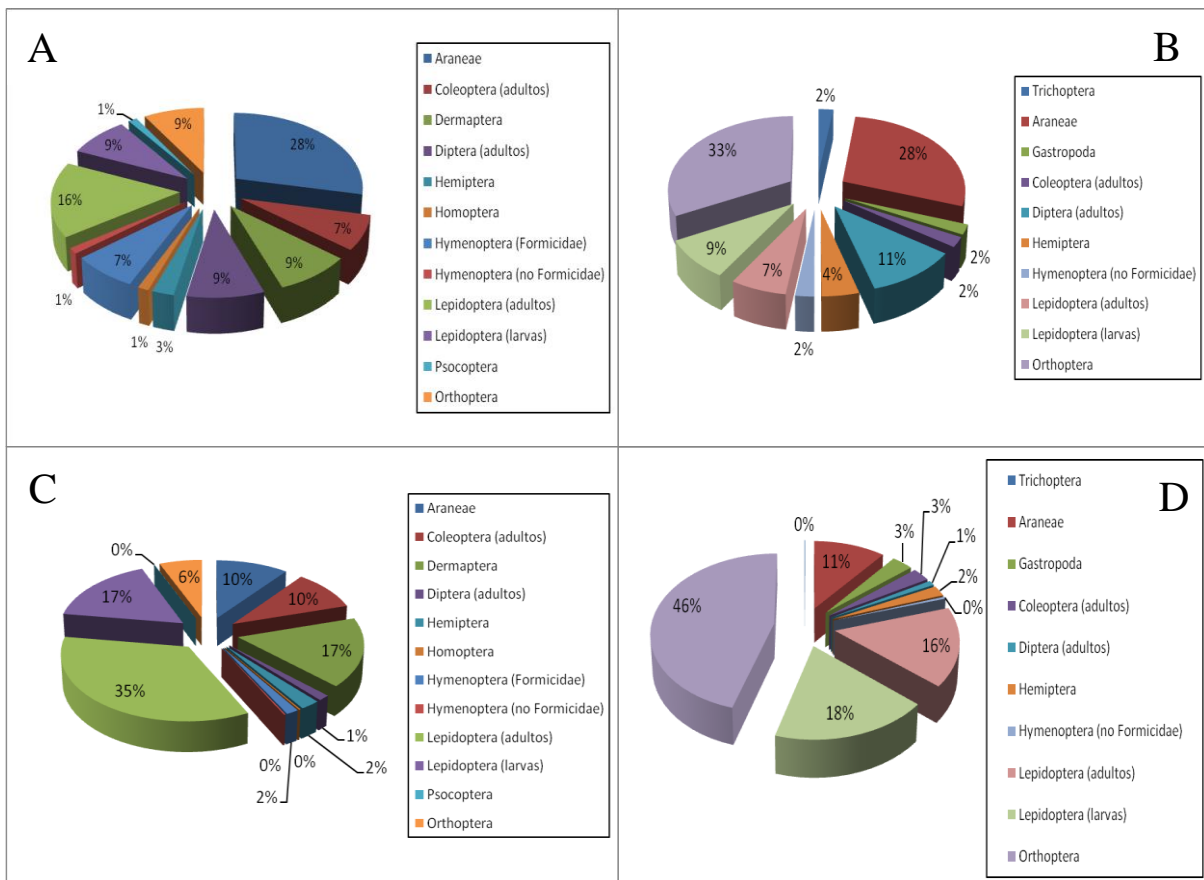


Figura 13. Porcentaje de consumo de las diferentes categorías de presas por *Ecnomiohyla miotympanum*, en abundancia durante la época de secas (A), y la época de lluvias (B), y en volumen, durante secas (C) y lluvias (D).

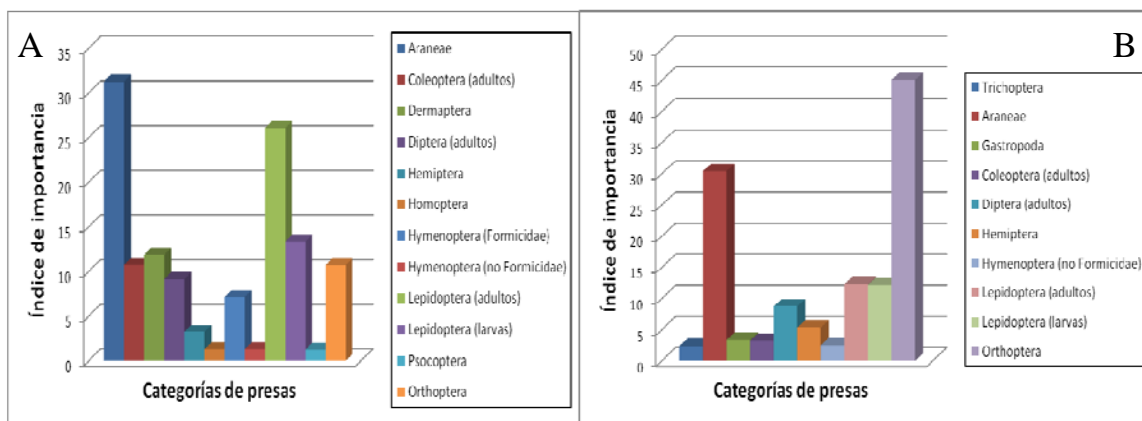


Figura 14. Índice de importancia de las diferentes categorías de presas en la dieta de *Ecnomiohyla miotympanum*, durante la época de secas (A) y lluvias (B).

No se encontraron diferencias significativas en el número de presas consumidas por individuo, entre la estación de secas y lluvias ( $U = 366$ ,  $p = 0.39$ ; Fig. 15A), pero sí en la media del volumen total del contenido estomacal entre épocas ( $t_{59} = -2.18$ ,  $p = 0.03$ ; Fig. 15B), siendo mayor en lluvias (media =  $28.45 \text{ mm}^3$ ) que en secas (media =  $22.01 \text{ mm}^3$ ).

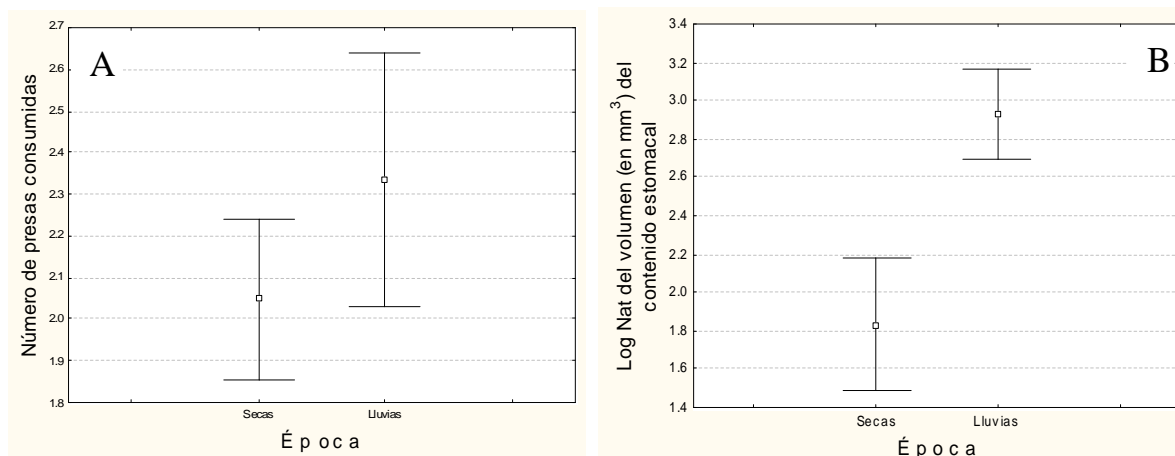


Figura 15. Variación estacional en el número de presas consumidas (A) y en el volumen total del contenido estomacal (B) en *Ecnomiohyla miotympanum*.



La diversidad de la dieta de *E. miotympanum* considerando los datos numéricos tuvo un valor de  $D = 8.48$  en la época de secas, mientras que en lluvias fue de  $D = 6.19$ ; por lo tanto, su dieta fue 1.37 veces más diversa en secas que en lluvias. Considerando las proporciones volumétricas de las presas, el patrón fue similar, con un valor de  $D = 6.25$  en secas, y de  $D = 4.79$  en lluvias, por lo que la dieta fue 1.3 veces más diversa en secas.

### *Hyalinobatrachium fleischmanni*

Se recolectaron un total de 49 individuos de esta especie, uno en secas y 48 en lluvias, por lo que los análisis de variación estacional de su dieta no pudieron ser llevados a cabo. Del total de ejemplares, 47 fueron machos y dos hembras. Los machos presentaron una LHC promedio de 23.07 mm ( $\pm 0.13$ ), mientras que en las hembras fue de 22.72 mm ( $\pm 1.13$ ). Tomando en cuenta capturas y recapturas, se aplicó el lavado estomacal en 59 ocasiones, de las cuales en 48 (81.35 %), los ejemplares regurgitaron algún tipo de material (restos de invertebrados, restos vegetales y/o materia inorgánica). La materia inorgánica (piedras) fue observada sólo en una muestra (2.08 %), y los restos vegetales (hojas, tallos y semillas) fueron encontrados en seis del total de éstas (12.5 %). En estas 48, se identificaron un total de 158 presas (promedio =  $3.29 \pm 0.4$  por individuo, rango = 1-11).

La dieta de *H. fleischmanni* está compuesta por dos clases: Insecta y Arachnida, las cuales se encuentran representadas por 14 categorías de presas. Tres de éstas predominaron considerando su abundancia, volumen y frecuencia de ocurrencia: Diptera (adultos), Homoptera y Orthoptera (Fig. 16). Por lo tanto, de acuerdo al índice de importancia, estas mismas resultaron ser las principales presas, en el siguiente orden: Homoptera ( $I= 32.64$ ), Diptera (adultos,  $I= 27.35$ ) y Orthoptera ( $I= 23.46$ ) (Fig. 17).

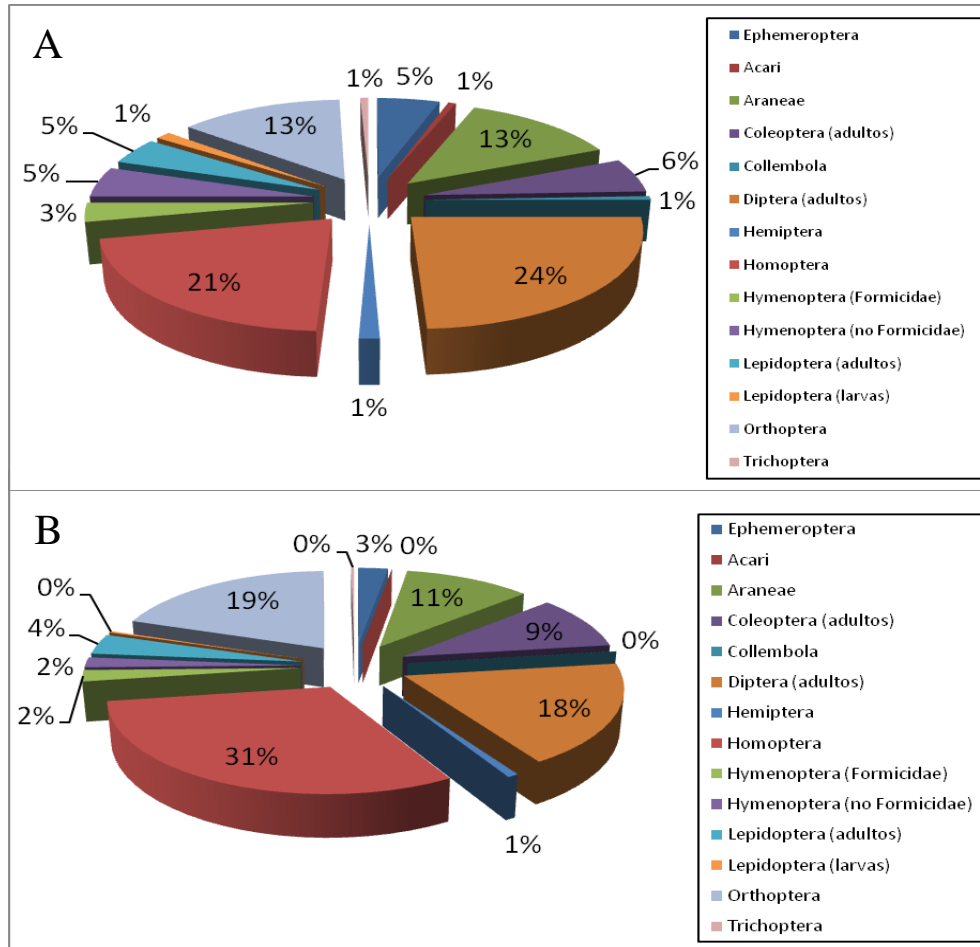


Figura 16. Porcentaje de consumo de las diferentes categorías de presas por *Hyalinobatrachium fleischmanni*, en abundancia (A), y volumen (B).

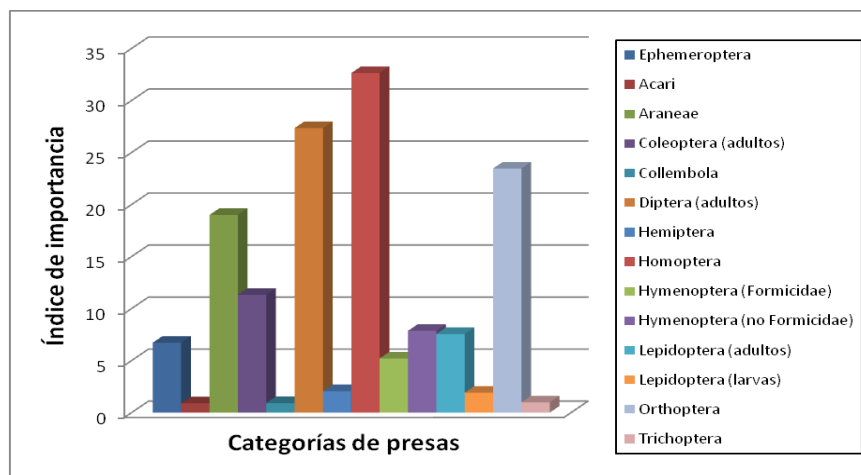


Figura 17. Índice de importancia de las diferentes categorías de presas en la dieta de *Hyalinobatrachium fleischmanni*.

No se encontró una correlación significativa entre el tamaño (LHC) de las ranas y el número de presas consumidas por éstas ( $r_s = -0.11$ ,  $p = 0.45$ ,  $n = 48$ ; Fig. 18A), ni entre la LHC y el volumen total del contenido estomacal ( $r = -0.07$ ,  $p = 0.64$ ,  $n = 48$ ; Fig. 18B), así como tampoco entre el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida ( $r = -0.21$ ,  $p = 0.28$ ,  $n = 28$ ; Fig. 18C).

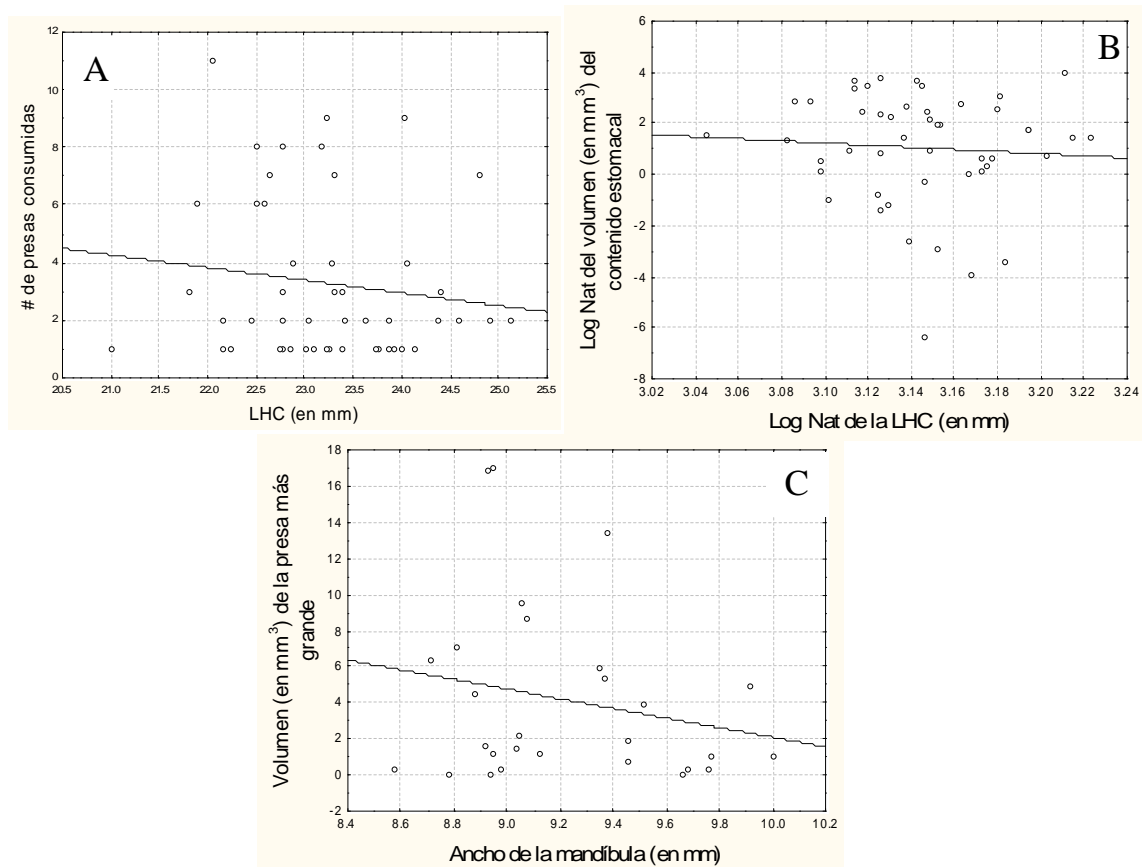


Figura 18. Correlación entre la longitud hocico-cloaca de las ranas y el número de presas consumidas en *Hyalinobatrachium fleischmanni* (A), la longitud hocico-cloaca y el volumen total del contenido estomacal (B) y el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida (C).

La diversidad de la dieta de *H. fleischmanni*, considerando los datos numéricos tuvo un valor de  $D = 8.44$ , mientras que con los datos volumétricos resultó ser un poco más baja, pues se obtuvo un valor de  $D = 6.6$ .

### *Lithobates vaillanti*

Esta especie se encontró tanto en la época de secas como en la de lluvias, y se recolectaron un total de 53 individuos, la mayoría de los cuales no pudieron ser sexados, debido a la ausencia de caracteres sexuales secundarios. La LHC promedio de estos ejemplares fue de 80.66 mm ( $\pm 2.16$ ). Tomando en cuenta capturas y recapturas, se aplicó el lavado estomacal un total de 64 ocasiones, de las cuales en 56 (87.5 %) los ejemplares regurgitaron algún tipo de material (restos animales, restos vegetales y/o materia inorgánica). La materia inorgánica (piedras de diferentes tamaños) fue observada en 21 (37.5 %) de estas muestras. Los restos vegetales (hojas, tallos, flores, semillas y raíces) fueron encontrados en 40 muestras (71.43 %), y dos de éstas contenían sólo este tipo de material. En las 54 muestras restantes se identificaron un total de 343 presas (promedio = 6.35 por individuo, rango = 1-101).

El promedio y rango de presas por individuo se disparó debido a dos ejemplares: uno que contenía 101 presas, de las cuales 90 eran arañas, aparentemente recién eclosionadas, y otro que presentó 32 presas, de las que 27 eran larvas de lepidópteros, también aparentemente recién eclosionadas. Estas dos muestras fueron excluidas de todos los análisis de dieta posteriores, debido a tres razones: 1) no se pudo establecer si las presas recién eclosionadas consumidas corresponden cada una de ellas a diferentes eventos de depredación, 2) estos eventos parecen ser fortuitos, debido a que sólo se presentaron en dos muestras, y 3) en una exploración preliminar, los resultados de composición, diversidad y sobreposición de la dieta se vieron modificados notablemente por la inclusión de estas muestras.

Considerando las 52 muestras restantes, se encontraron un total de 210 presas (promedio = 4.04 por individuo, rango = 1-16). La dieta de *L. vaillanti* está compuesta por ocho clases: Insecta, Arachnida, Malacostraca, Gastropoda, Chilopoda, Diplopoda, Amphibia y Osteichthyes, las cuales se encuentran representadas por 26 categorías de presas. Se observaron diferencias notables en la predominancia de las presas entre los datos numéricos y

volumétricos, ya que mientras los ortópteros, arañas y larvas de lepidópteros resultaron ser las principales presas en cuanto a su abundancia y frecuencia de ocurrencia (Fig. 19A), los decápodos, osteíctios, y anuros predominaron volumétricamente hablando (Fig. 19B). De acuerdo al índice de importancia, las principales presas son Orthoptera (I= 24.01), Araneae (I= 19.89), Lepidoptera (larvas, I= 16.31) y Coleoptera (adultos, I= 13.87) (Fig. 20).

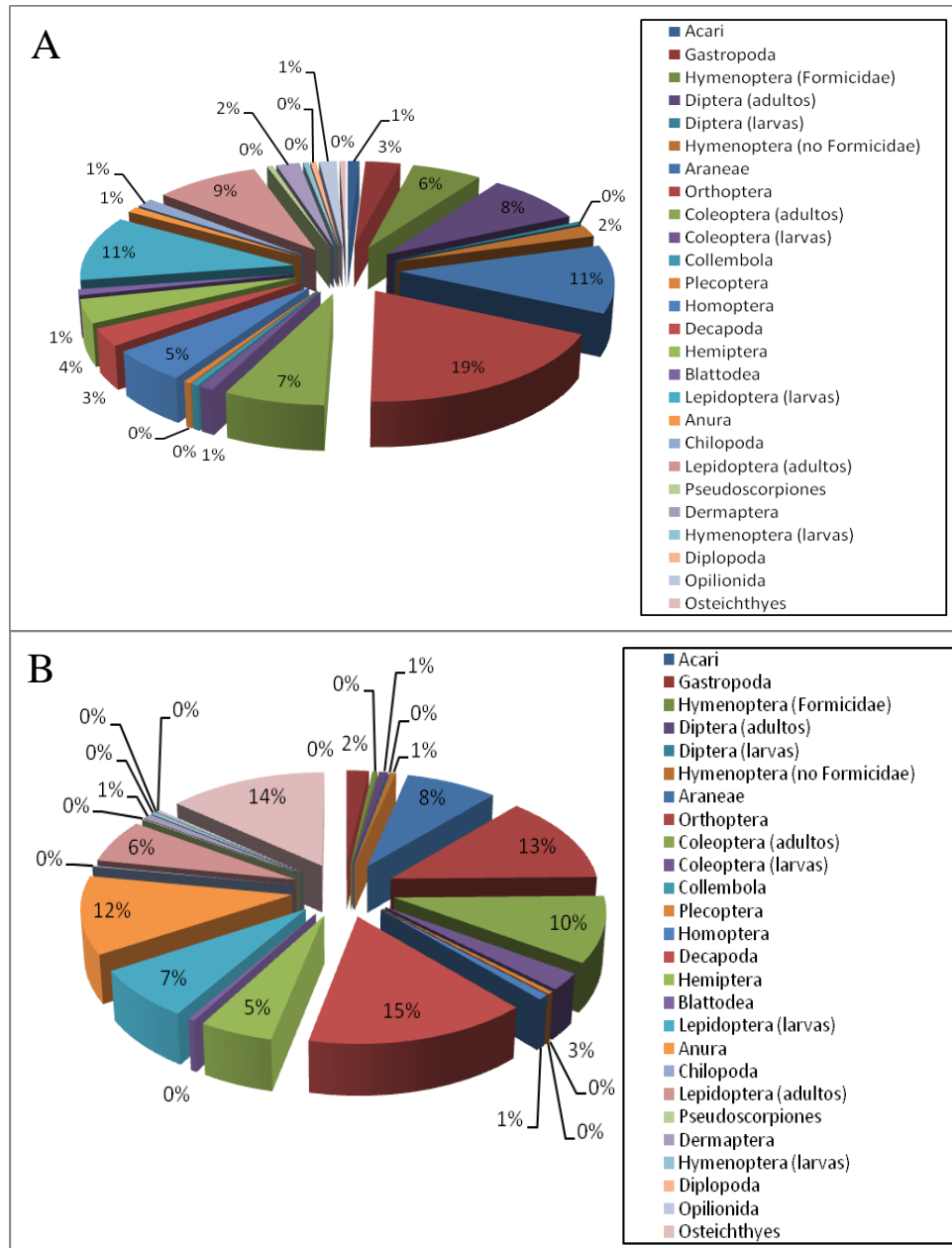


Figura 19. Porcentaje de consumo de las diferentes categorías de presas por *Lithobates vaillanti*, en abundancia (A), y volumen (B).

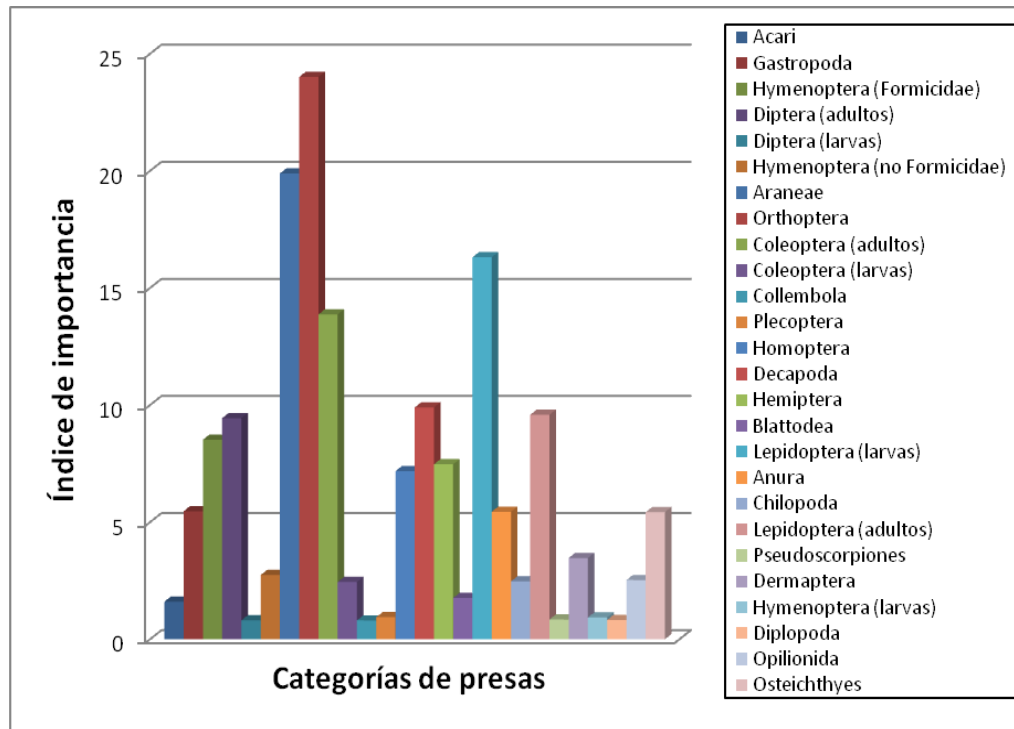


Figura 20. Índice de importancia de las diferentes categorías de presas consumidas por *Lithobates vaillanti*.

No se encontró una correlación significativa entre el tamaño (LHC) de las ranas y el número de presas consumidas por estas ( $r_s = 0.24$ ,  $p = 0.09$ ,  $n = 51$ ; Fig. 21A), ni entre la LHC y el volumen total del contenido estomacal ( $r = 0.24$ ,  $p = 0.09$ ,  $n = 51$ ; Fig. 21B), así como tampoco entre el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida ( $r = 0.12$ ,  $p = 0.47$ ,  $n = 37$ ; Fig. 21C).

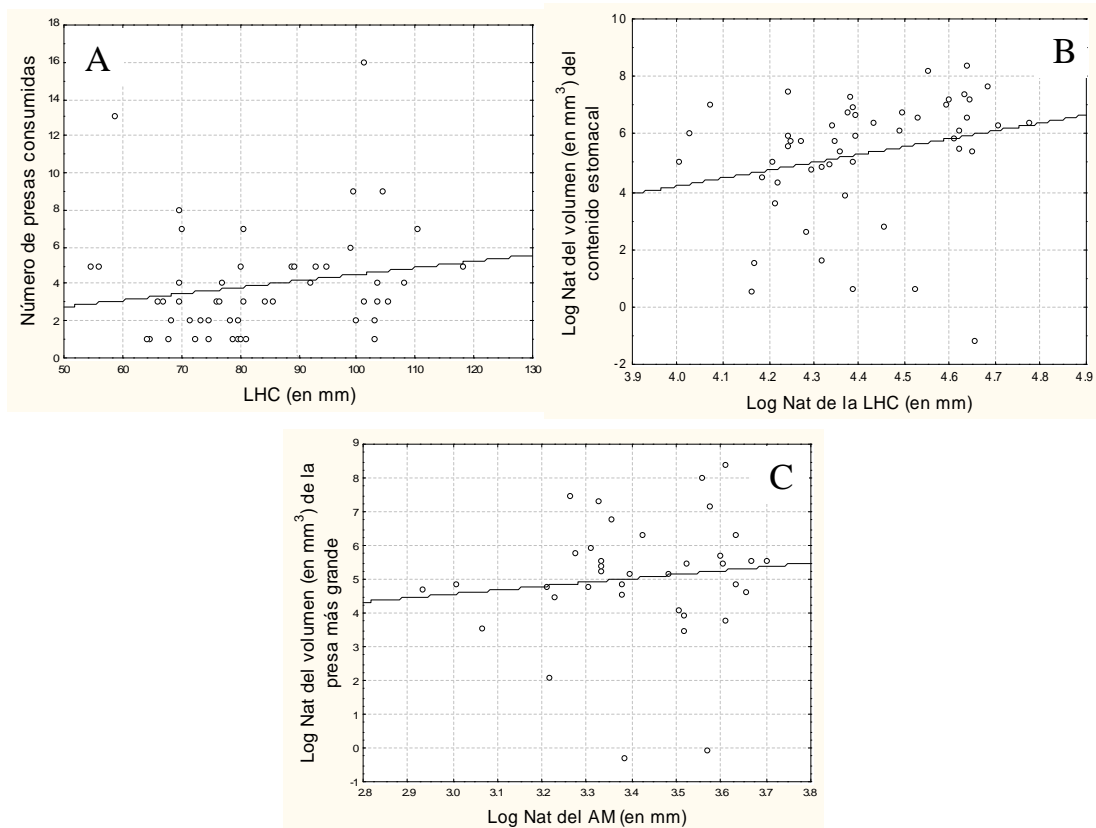


Figura 21. Correlación entre la longitud hocico-cloaca de las ranas y el número de presas consumidas en *Lithobates vaillanti* (A), la longitud hocico-cloaca y el volumen total del contenido estomacal (B) y el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida (C).

*Variación estacional de la dieta de Lithobates vaillanti.*— De las 52 muestras usadas en los análisis de los hábitos alimentarios de *L. vaillanti*, 34 fueron obtenidas en la época de secas y 18 en la de lluvias. Considerando los datos numéricos y de frecuencia de ocurrencia, los ortópteros predominaron en ambas épocas, sin embargo, las arañas y los coleópteros (adultos) predominaron sólo en secas, mientras que los dípteros (adultos) y los lepidópteros (adultos) lo hicieron en lluvias (Fig. 22A, B). Tomando en cuenta el volumen de las presas, sólo los decápodos se encontraron entre las principales en ambas épocas, mientras que los osteíctios, anuros y arañas predominaron sólo en secas, y los ortópteros y adultos de lepidópteros lo

hicieron en lluvias (Fig. 22C, D). En cuanto al índice de importancia, sólo los ortópteros se encontraron entre las principales presas en ambas épocas, mientras que las arañas y los coleópteros (adultos) predominaron sólo en secas, y los lepidópteros (adultos y larvas) sólo en lluvias (Fig. 23).

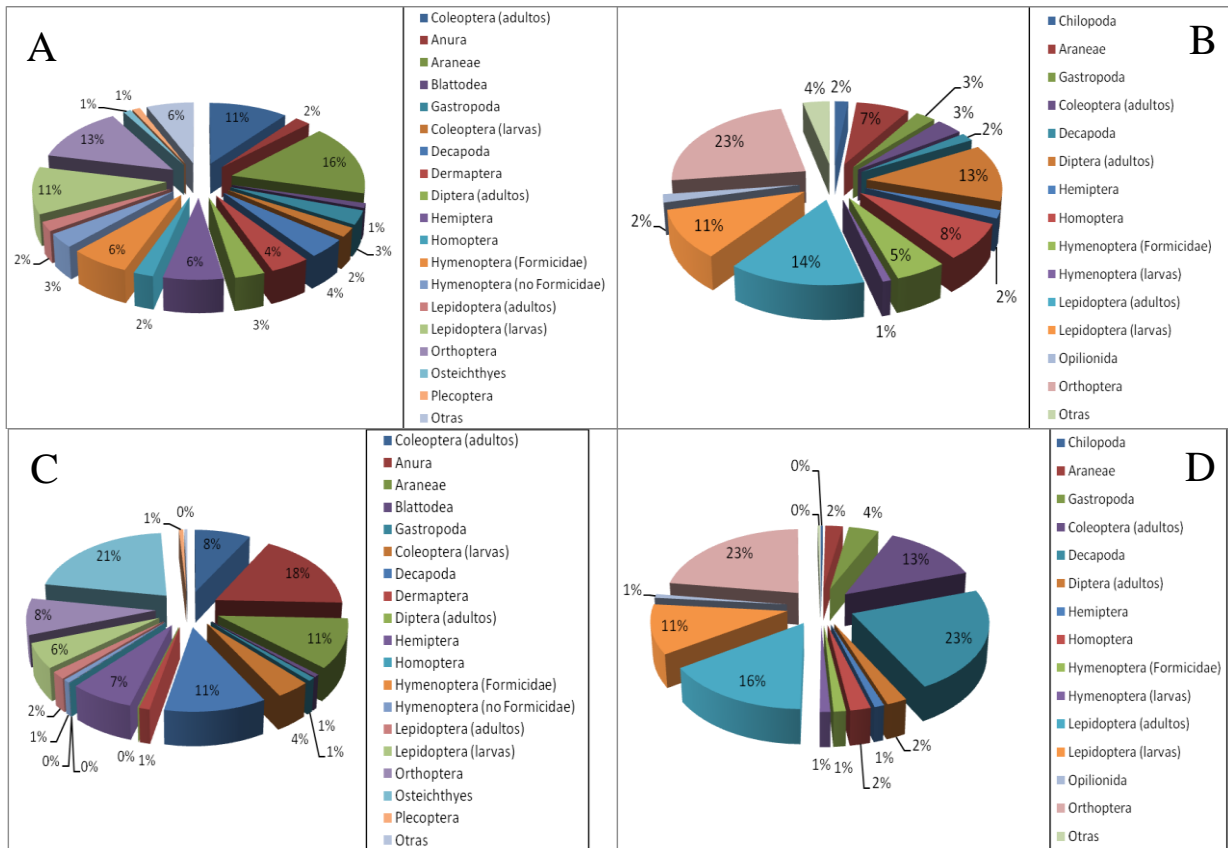


Figura 22. Porcentaje de consumo de las diferentes categorías de presas por *Lithobates vaillanti*, en abundancia durante la época de secas (A), y la época de lluvias (B), y en volumen, durante secas (C) y lluvias (D). En la categoría “otras” de la época de secas, se encuentran incluidos los órdenes Acari, Chilopoda, Collembola, Diptera (larvas), Opilionida y Pseudoscorpiones; en la categoría “otras” de lluvias están Acari, Blattodea, Diplopoda e Hymenoptera (no Formicidae).



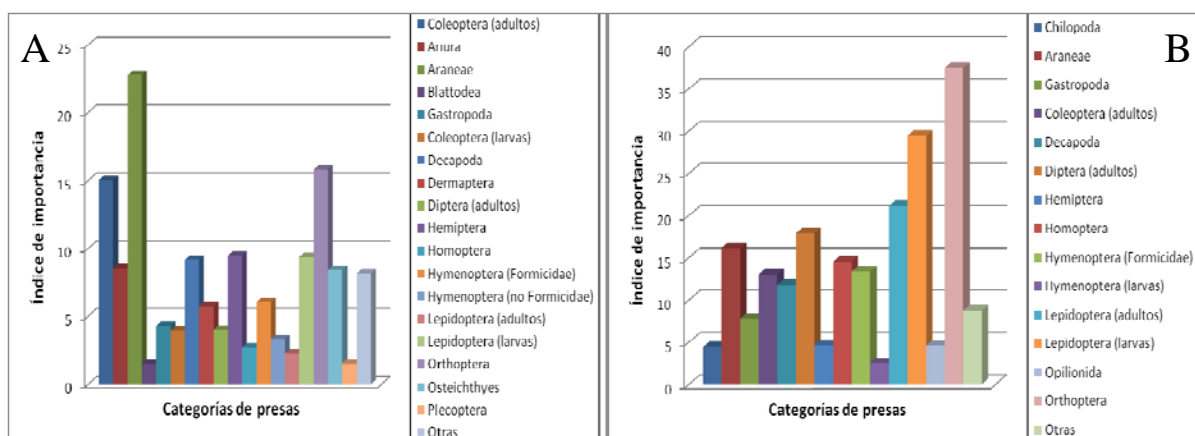


Figura 23. Índice de importancia de las diferentes categorías de presas en la dieta de *Lithobates vaillanti*, durante la época de secas (A) y lluvias (B). En la categoría “otras” de la época de secas, se encuentran incluidos los órdenes Acari, Chilopoda, Collembola, Diptera (larvas), Opilionida y Pseudoscorpiones; en la categoría “otras” de lluvias están Acari, Blattodea, Diplopoda e Hymenoptera (no Formicidae).

Se encontraron diferencias significativas en el número de presas consumidas por individuo, entre la estación de secas y lluvias ( $U = 112, p < 0.001$ ; Fig. 24A), siendo mayor en lluvias. Sin embargo, no hubo diferencias en la media del volumen total del contenido estomacal entre ambas épocas ( $t_{50} = -1.93, p = 0.06$ ; Fig. 24B).

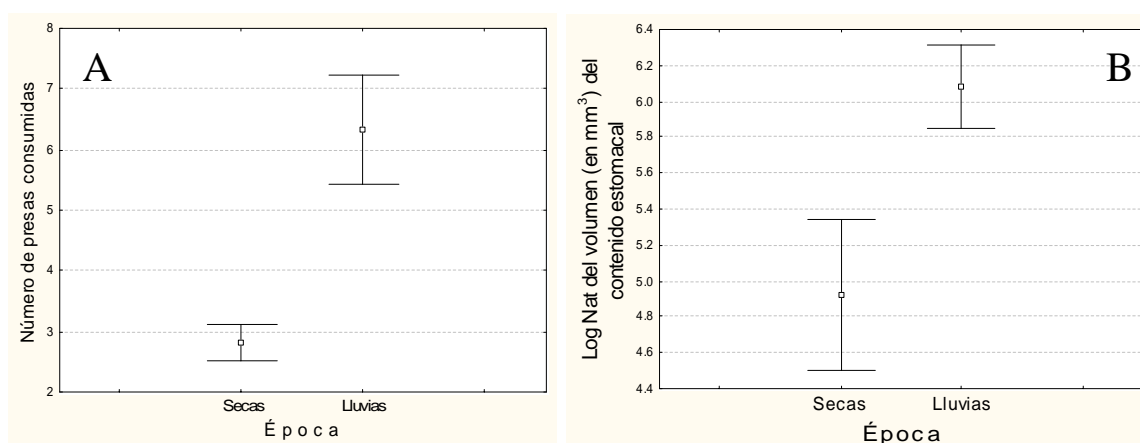


Figura 24. Variación estacional en el número de presas consumidas (A) y en el volumen total del contenido estomacal (B) en *Lithobates vaillanti*.

La diversidad de la dieta de *L. vaillanti* considerando los datos numéricos tuvo un valor de  $D = 15.86$  en la época de secas, mientras que en lluvias fue de  $D = 10.92$ ; por lo tanto, su dieta fue 1.45 veces más diversa en secas que en lluvias. Considerando las proporciones volumétricas de las presas, el patrón fue similar, pues se obtuvo un valor de  $D = 9.96$  en secas, y de  $D = 8.03$  en lluvias, por lo que la dieta fue 1.24 veces más diversa en secas.

### *Ptychohyla zophodes*

Ejemplares de esta especie fueron encontrados tanto en la época de secas como en la de lluvias, recolectándose un total de 67 (57 machos y 10 hembras). Debido a que sólo tres individuos fueron registrados en lluvias, los análisis de variación estacional en la dieta de esta especie no fueron llevados a cabo. Los machos presentaron una LHC promedio de 32.81 mm ( $\pm 0.18$ ), mientras que en las hembras fue de 35.89 mm ( $\pm 1.05$ ). Considerando capturas y recapturas, se aplicó el lavado estomacal un total de 69 veces, de las cuales en 56 (81.16 %) los ejemplares regurgitaron algún tipo de material (restos de invertebrados, restos vegetales, materia inorgánica y/o excrescencias nupciales). Los restos de excrescencias nupciales encontrados en las muestras pertenecen a esta misma especie, y fueron encontrados en 11 de éstas (19.64 %); estos eventos se consideraron como consumo intencional de su propia muda, debido a que estos 11 individuos son machos, y a que no se encontraron restos de huesos en las muestras, como para pensar en un posible canibalismo. La materia inorgánica (pequeñas piedras) fue observada en 11 muestras (19.64 %), y una de estas presentó sólo este material. Los restos vegetales (hojas, tallos, semillas, flores y raíces) fueron encontrados en 24 (42.86 %). De éstas, siete presentaron sólo materia vegetal, una presentó restos de plantas y pequeñas piedras, y otra estos materiales y excrescencias nupciales.

En las 46 muestras que presentaron restos de invertebrados, se identificaron un total de 77 presas (promedio = 1.67 por individuo, rango = 1-4). La dieta de *P. zophodes* está compuesta por dos clases: Insecta y Arachnida, las cuales se encuentran representadas por 13 categorías de presas. De éstas, las más importantes en cuanto a su abundancia y frecuencia de ocurrencia, son Araneae, Diptera (adultos) y Orthoptera (Fig. 25A), y en cuanto a volumen resultó ser muy parecido, siendo las que predominaron Blattodea, Orthoptera y Araneae (Fig.

25B). Por lo tanto, de acuerdo al índice de importancia, las principales presas son Araneae (I= 36.95), Orthoptera (I= 16.74) y Diptera (adultos, I= 12.42) (Fig. 26).

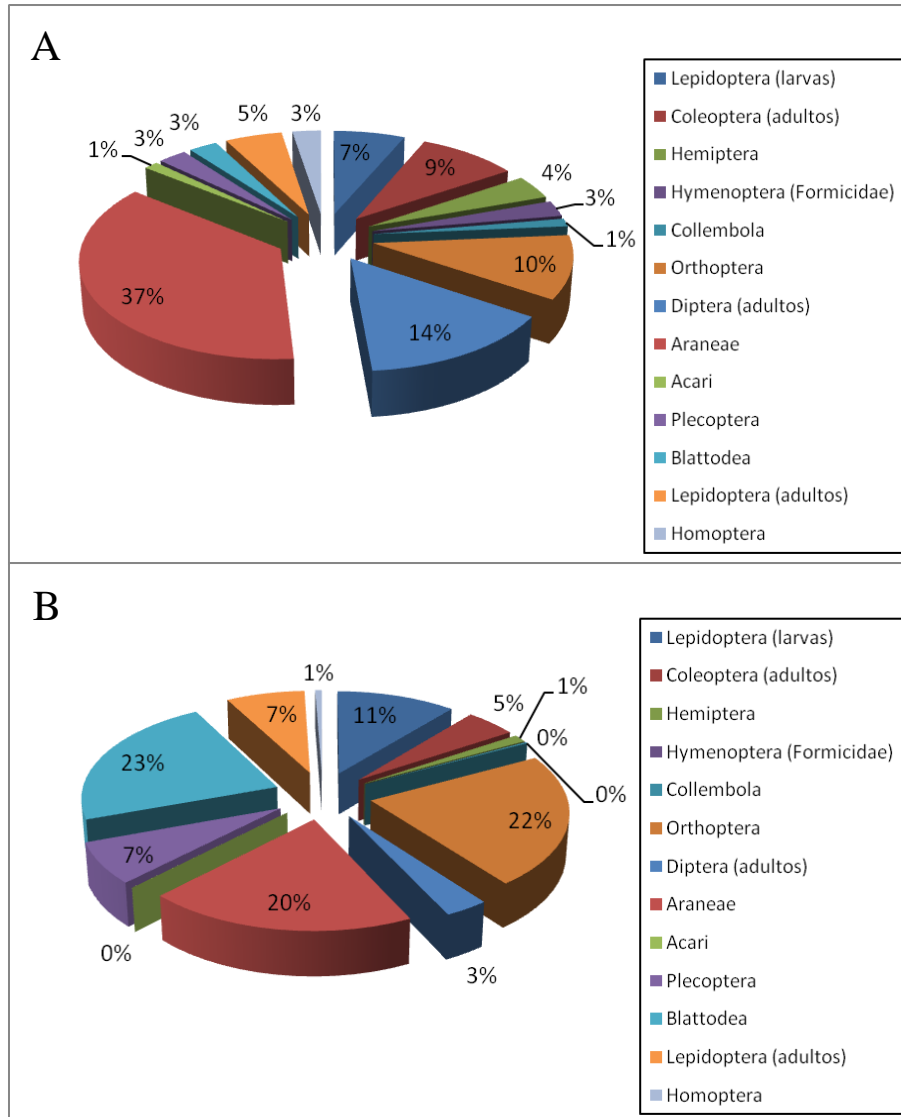


Figura 25. Porcentaje de consumo de las diferentes categorías de presas por *Ptychohyla zophodes*, en abundancia (A), y volumen (B).

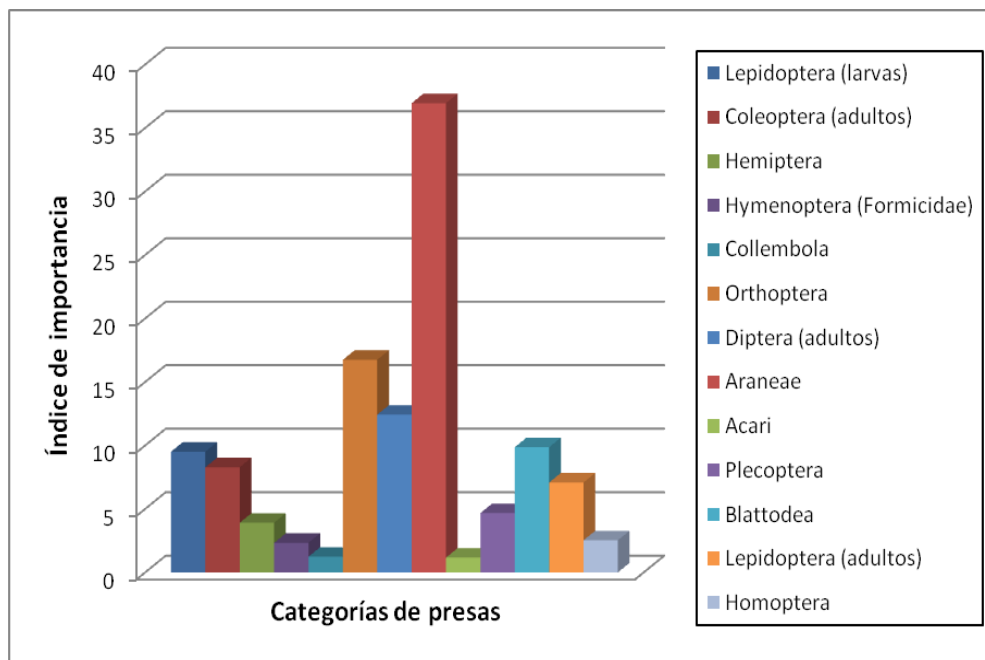


Figura 26. Índice de importancia de las diferentes categorías de presas consumidas por *Ptychohyla zophodes*.

No se encontró una correlación significativa entre el tamaño (LHC) de las ranas y el número de presas consumidas por éstas ( $r_s = 0.1$ ,  $p = 0.52$ ,  $n = 46$ ; Fig. 27A), ni entre la LHC y el volumen total del contenido estomacal ( $r = 0.17$ ,  $p = 0.27$ ,  $n = 46$ ; Fig. 27B), así como tampoco entre el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida ( $r = 0.18$ ,  $p = 0.49$ ,  $n = 17$ ; Fig. 27C).

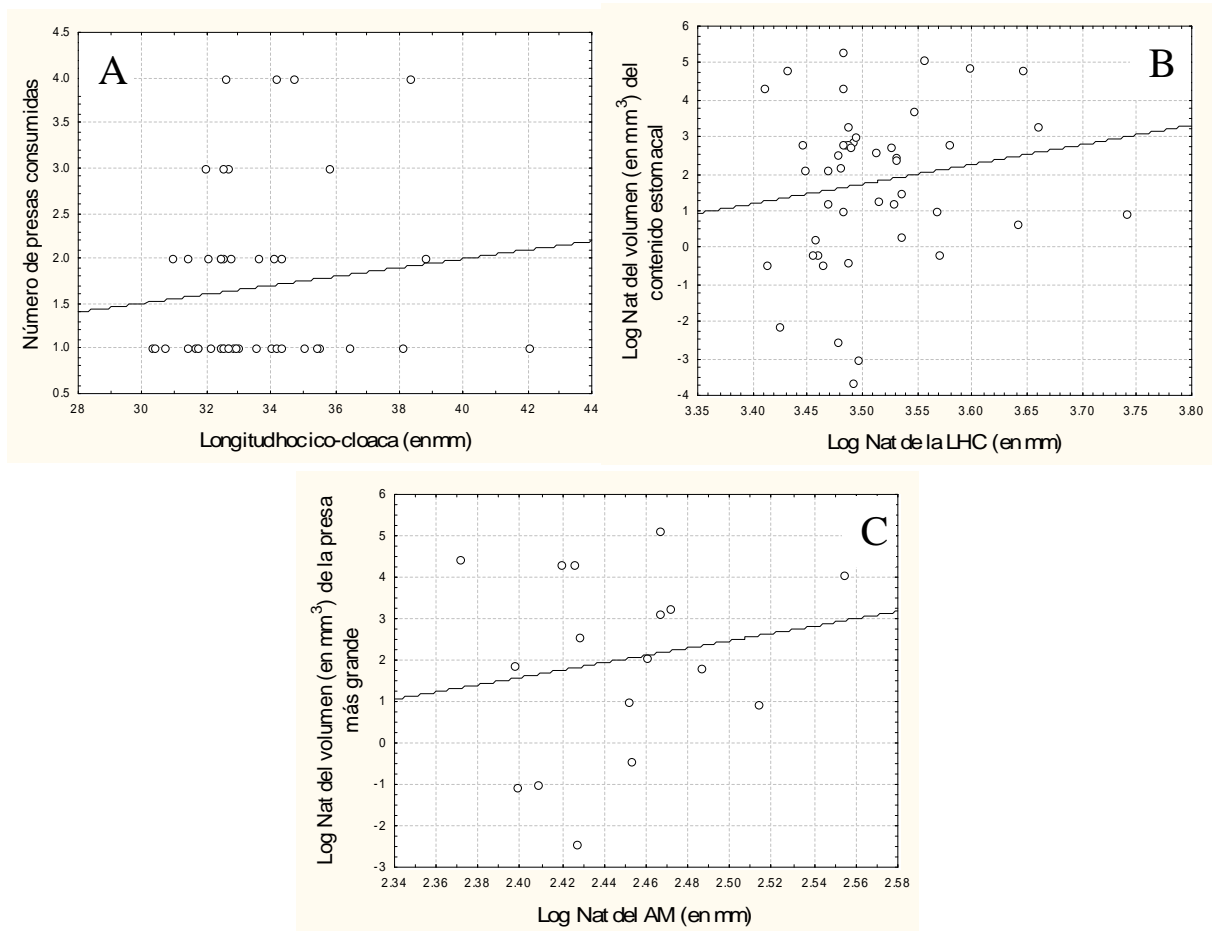


Figura 27. Correlación entre la longitud hocico-cloaca de las ranas y el número de presas consumidas en *Ptychohyla zophodes* (A), la longitud hocico-cloaca y el volumen total del contenido estomacal (B) y el ancho de la mandíbula y el volumen de la presa más grande consumida (C).

La diversidad de la dieta de *P. zophodes* considerando los datos numéricos tuvo un valor de  $D = 7.87$ , mientras que con los datos volumétricos resultó ser ligeramente más baja, pues se obtuvo un valor de  $D = 7.15$ .

## ANÁLISIS DE SELECCIÓN DE TIPOS DE PRESAS

### Resultados generales del muestreo del recurso alimento en el ambiente

Se obtuvo un total de 108 muestras de invertebrados mediante la evaluación de la disponibilidad del recurso alimento en el ambiente, considerando ambos métodos, el de “manta” y el de “trampas pegajosas”. En éstas, se encontraron un total de 1,881 presas, agrupadas en 19 categorías: Acari, Araneae, Blattodea, Coleoptera (adultos), Coleoptera (larvas), Collembola, Diplopoda, Diptera (adultos), Ephemeroptera, Gastropoda, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera (Formicidae), Hymenoptera (no Formicidae), Lepidoptera (adultos), Lepidoptera (larvas), Orthoptera, Psocoptera y Thysanoptera.

### Resultados particulares de los métodos utilizados

*Método de manta.*— Se obtuvo un total de 54 muestras mediante este método, 36 a una altura baja en el estrato arbóreo (que en promedio fue de 94 cm), y 18 a una elevación alta (que en promedio fue de 228 cm). Cuatrocientos setenta y 188 presas, respectivamente fueron encontradas, para un total de 658, agrupadas en 18 categorías. De estas, las más abundantes resultaron ser los coleópteros (adultos), arañas, dípteros (adultos) e himenópteros (hormigas), en ambas alturas del estrato arbóreo (Fig. 28).

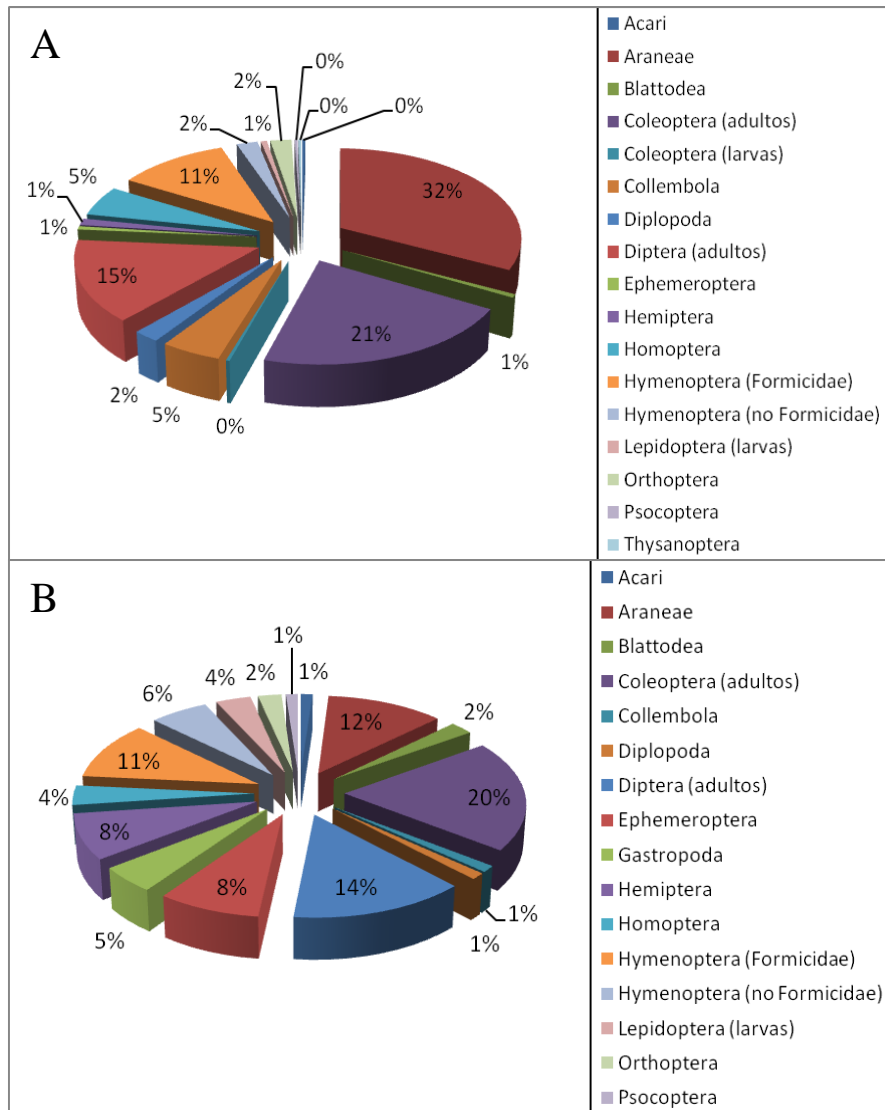


Figura 28. Porcentaje numérico de las presas obtenidas mediante el método de “manta”, a una elevación baja (A), y alta (B) en el estrato arbóreo.

*Método de trampas pegajosas.*— Se obtuvo un total de 54 muestras mediante este método, 36 a una altura baja en el estrato arbóreo (que en promedio fue de 94 cm), y 18 a una elevación alta (que en promedio fue de 228 cm). Setecientos noventa y 433 presas, respectivamente, fueron encontradas, para un total de 1,223, agrupadas en 15 categorías. De estas, los dípteros (adultos) predominaron ampliamente en relación a su abundancia, seguidos de los homópteros, en ambas alturas del estrato arbóreo (Fig. 29).

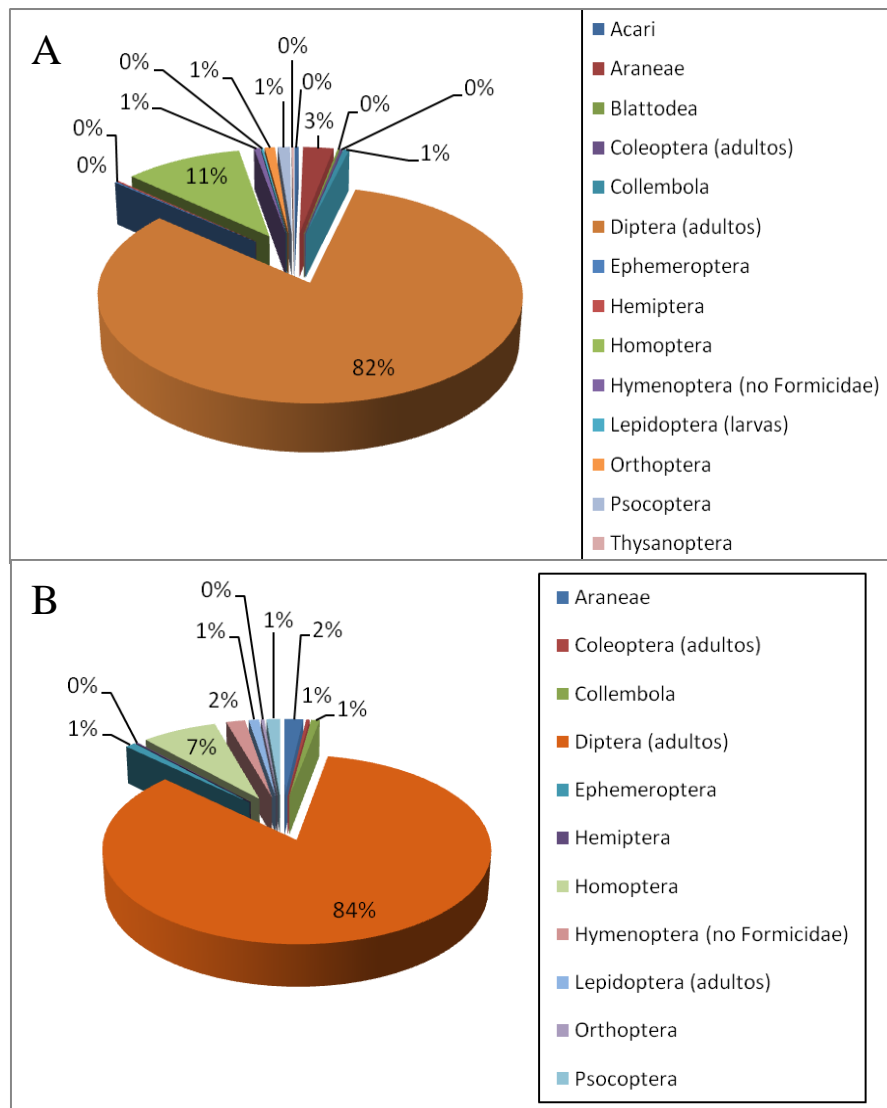


Figura 29. Porcentaje numérico de las presas obtenidas mediante el método de “trampas pegajosas”, a una elevación baja (A), y alta (B) en el estrato arbóreo.

**Selección de tipos de presas por las especies estrictamente arborícolas**

Considerando los invertebrados recolectados mediante el método de manta, las tres especies presentaron cierto grado de selección y rechazo, en algunas presas en común, y en otras en particular. Por ejemplo, las tres especies mostraron una alta preferencia por los adultos de lepidópteros y ortópteros, rechazaron en gran medida los coleópteros (adultos), y consumieron



las arañas en una proporción similar a la que se encontraba disponible en el ambiente. Por otra parte, mientras que *E. miotympanum* y *P. zophodes* mostraron preferencia por las larvas de lepidópteros y rechazo por los homópteros, *H. fleischmanni* consumió las primeras en una menor proporción de lo disponible en el ambiente, y mostró una alta preferencia por los homópteros (Cuadro 1).

Cuadro 1. Valor del índice de selección de Jacobs de las principales presas de las tres especies estrictamente arborícolas, considerando los invertebrados muestreados con la manta.

Categorías de presas	E s p e c i e		
	<i>E. miotympanum</i>	<i>H. fleischmanni</i>	<i>P. zophodes</i>
Lepidoptera (a)	1	1	1
Lepidoptera (l)	0.9	-0.48	0.87
Araneae	0.04	0.05	0.23
Orthoptera	0.84	0.73	0.74
Coleoptera (a)	-0.57	-0.61	-0.35
Hemiptera	0.53	-0.75	0.61
Homoptera	-0.69	0.76	-0.24
Collembola	-1	-0.3	-0.51
Blattodea	-1	-1	0.69

Considerando los invertebrados capturados con el método de las trampas pegajosas, las tres especies de igual manera, presentaron cierto grado de selección en una gran cantidad de presas en común. Por ejemplo, las tres presentaron una preferencia por arañas, ortópteros, hemípteros y coleópteros (adultos), y un rechazo hacia los dípteros (adultos). Por otra parte, *H. fleischmanni* presentó una preferencia por homópteros, mientras que las otras dos especies un rechazo por esta categoría de presa (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valor del índice de selección de Jacobs de las principales presas de las tres especies estrictamente arborícolas, considerando los invertebrados muestreados con las trampas pegajosas.

Categorías de presas	E s p e c i e		
	<i>E. miotympanum</i>	<i>H. fleischmanni</i>	<i>P. zophodes</i>
Araneae	0.87	0.68	0.91
Orthoptera	0.93	0.91	0.88
Psocoptera	-0.16	-1	-1
Hemiptera	0.89	0.75	0.91
Homoptera	-0.87	0.39	-0.62
Collembola	-1	0.08	0.42
Diptera (a)	-0.96	-0.87	-0.93
Coleoptera (a)	0.94	0.94	0.96

### ANÁLISIS DEL USO DEL RECURSO ALIMENTO EN EL ENSAMBLE

Para evaluar si existen diferencias en el uso del recurso alimento en el ensamble estudiado, se consideraron dos variables de la dieta: el tipo y tamaño de las presas consumidas por cada una de las cuatro especies.

Con el fin de determinar la variación en la utilización del tipo de presas, se calculó el índice  $O_{jk}$  de Pianka (1973), entre todos los posibles pares de especies, con los datos numéricos y volumétricos. En términos generales, considerando los datos numéricos, la similitud de la dieta entre las cuatro especies fue de moderada a alta, siendo moderada entre *H. fleischmanni* y las demás especies, y alta en los demás pares de especies (Cuadro 3). Al comparar la media de los valores de sobreposición de nicho trófico observados con aquéllas de las pseudocomunidades, se encontró una diferencia significativa, siendo mayor la sobreposición observada (media = 0.76, varianza = 0.01) que la esperada por azar (media = 0.53, varianza = 0.01;  $p < 0.0001$ ).

Cuadro 3. Valores del índice de sobreposición de nicho de Pianka, entre pares de especies, con los datos numéricos. *E. m.*= *Ecnomiohyla miotympanum*, *H. f.*= *Hyalinobatrachium fleischmanni*, *L. v.*= *Lithobates vaillanti* y *P. z.*= *Ptychohyla zophodes*.

	<i>E. m.</i>	<i>H. f.</i>	<i>L. v.</i>	<i>P. z.</i>
<i>E. m.</i>	XX	0.64	0.87	0.92
<i>H. f.</i>		XX	0.72	0.66
<i>L. v.</i>			XX	0.74
<i>P. z.</i>				XX

En cambio, considerando los datos volumétricos, la similitud de la dieta en el ensamble fue relativamente más baja, siendo más baja una vez más entre *H. fleischmanni* y las demás especies, que en las demás comparaciones (Cuadro 4). Al comparar la media de los valores de sobreposición de nicho trófico observados con aquéllas de las pseudocomunidades, no se encontró una diferencia significativa ( $p$  [observada  $\geq$  esperada] = 0.82, y  $p$  [observada  $\leq$  esperada] = 0.18). Por lo tanto, la sobreposición observada (media = 0.49, varianza = 0.01) fue similar a la esperada por azar (media = 0.53, varianza = 0.01).

Cuadro 4. Valores del índice de sobreposición de nicho de Pianka, entre pares de especies, con los datos volumétricos. Las abreviaciones significan lo mismo que en el Cuadro 3.

	<i>E. m.</i>	<i>H. f.</i>	<i>L. v.</i>	<i>P. z.</i>
<i>E. m.</i>	XX	0.4	0.56	0.65
<i>H. f.</i>		XX	0.36	0.45
<i>L. v.</i>			XX	0.5
<i>P. z.</i>				XX

Para el análisis del uso en el ensamble en cuanto al tamaño de las presas consumidas, únicamente se consideraron aquéllas que se encontraron poco digeridas en las muestras, y por lo tanto, se pudo obtener una estimación relativamente precisa de su tamaño. Este fue considerado como el volumen de la presa, calculado midiendo largo y ancho, y aplicando la fórmula del elipsoide. Los datos (volumen de las presas) fueron transformados a su logaritmo natural, con el fin de que se ajustaran a una distribución normal, y con esto se pudiera aplicar un ANDEVA de una vía, con las especies como factor.

Se encontraron diferencias significativas en el volumen de las presas consumidas por las especies ( $F_{3, 226} = 16.07$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 30); estas diferencias existen entre *L. vaillanti* (media =  $214.03 \text{ mm}^3$ ) y *H. fleischmanni* (media =  $3.34 \text{ mm}^3$ ;  $q = 7.79$ ,  $p < 0.001$ ), *P. zophodes* (media =  $31.6 \text{ mm}^3$ ) y *H. fleischmanni* ( $q = 5.35$ ,  $p < 0.001$ ), *E. miotympanum* (media =  $16.41$ ) y *H. fleischmanni* ( $q = 4.75$ ,  $p = 0.004$ ).

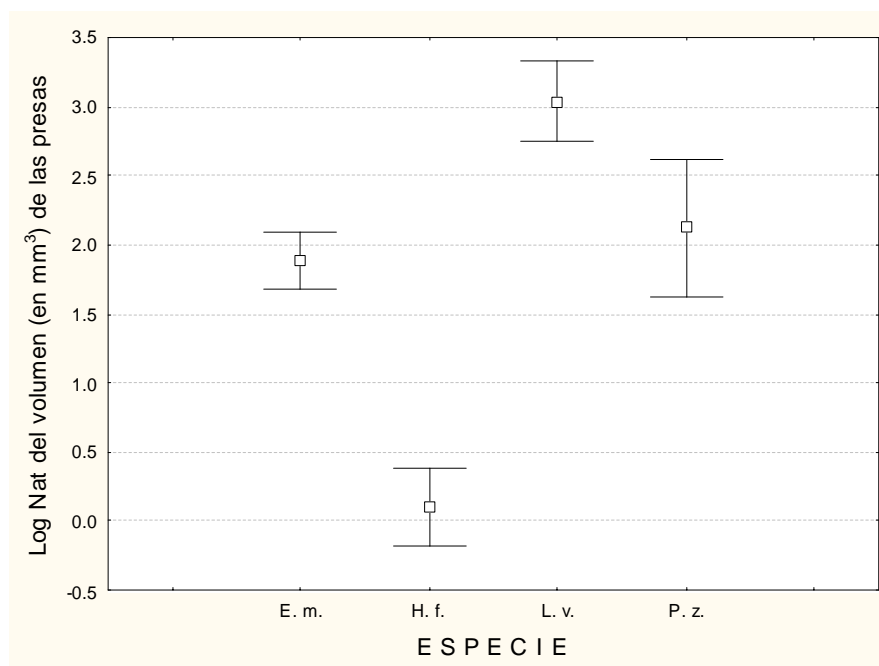


Figura 30. Variación en el tamaño (volumen) de las presas consumidas entre las cuatro especies que forman el ensamble. Las abreviaciones de las especies significan lo mismo que en el Cuadro 3.

## DISCUSIÓN

Históricamente, los estudios de dieta en comunidades o ensambles de anfibios han estado enfocados a ciertas regiones del mundo, y a especies que habitan en tipos de microhábitats específicos, ya que gran parte de éstos se han realizado en Centro y Sudamérica, con especies de anuros que habitan en la hojarasca de las selvas tropicales lluviosas, ya sea estacionales o no (p. ej. Toft 1980a, b, 1981; Vitt y Caldwell 1994; Lima y Magnusson 1998, 2000; Caldwell y Vitt 1999; Whitfield y Donnelly 2006). Mientras tanto, los ensambles de anuros arborícolas (p. ej. Arroyo et al. 2008; Macale et al. 2008; Peltzer et al. 2010; este estudio), fosoriales (p. ej. Anderson et al. 1999), terrestres (p. ej. Duré et al. 2009) y semiacuáticos (p. ej. Hothem et al. 2009; Vignoli et al. 2009) de gran parte del mundo, han recibido menor atención. La importancia de conocer las relaciones tróficas de comunidades que habitan en diferentes hábitats y microhábitats, radica en que estas relaciones pueden variar, y de esta forma, ayudarnos a comprender los factores que han contribuido a darle su propia estructura a cada una de estas comunidades.

En este estudio se encontró que el ensamble de anuros analizado, se alimenta de presas de diferentes tamaños (volumen), ya que *H. fleischmanni* consume presas más pequeñas que las otras tres especies. Adicionalmente, no se encontraron diferencias en el uso del recurso alimento en cuanto al tipo de presas consumidas por el ensamble, lo cual concuerda con el estudio de Parmelee (1999), quien comparó la sobreposición de nicho trófico en diferentes ensambles de anuros (arborícolas, terrestres) y encontró valores de sobreposición más altos en el ensamble arborícola, que en el terrestre. Aunque la hojarasca es un complejo microhábitat en las selvas lluviosas (Toft 1980a, b), el estrato arbóreo parece ser más complejo, al tener la dimensión vertical, y poder ser explotada diferencialmente por las especies (Parmelee 1999). En este sentido, en el presente estudio, *H. fleischmanni* perchó a una altura más elevada que las demás especies, lo cual podría reducir la competencia entre éstas. Adicionalmente, esta especie prácticamente se encontró sólo en la época de lluvias, mientras que *P. zophodes* en secas, y *E. miotympanum* y *L. vaillanti* en ambas épocas; esta repartición temporal en el ensamble parece de igual manera contribuir a la reducción de la competencia, y por lo tanto permitir la coexistencia de estas especies, como lo propuso Toft (1980a) para un ensamble de anuros de hojarasca.

A la fecha, pocos estudios han analizado la variación estacional en la composición y otros parámetros de la dieta en ensambles de anuros (p. ej. Toft 1980a; Whitfield y Donnelly 2006). Esta variación puede existir por diversas razones, como son los cambios estacionales de la abundancia relativa de las distintas presas, o el decremento en la disponibilidad total de éstas (James 1991). En este trabajo, dos de las cuatro especies (*E. miotympanum* y *L. vaillanti*) se encontraron activas en las dos épocas (lluvias y secas), y ambas ranas presentaron diferencias, ya sea en el volumen total del contenido estomacal (en *E. miotympanum*) o en el número de presas consumidas (en *L. vaillanti*) entre estaciones, siendo mayor en ambos casos en lluvias. Esto podría deberse a una mayor disponibilidad del total de las presas en la época de lluvias, que en secas, en el área de estudio. Trabajos previos (p. ej. Whitfield y Donnelly 2006) no han encontrado diferencias en estos parámetros de la dieta, presumiblemente debido a que las épocas en los lugares en los que se han realizado, no son tan contrastantes como en este estudio.

La relevancia de este trabajo no sólo es a nivel de ensamble de especies, sino que también a nivel específico. Por ejemplo, de las cuatro especies de anuros analizadas en este estudio, sólo para *L. vaillanti* existen antecedentes de trabajos de dieta, con los cuales se puedan comparar los resultados obtenidos a nivel poblacional. Ramírez et al. (1998) y Ramírez-Bautista y Lemos-Espinal (2004) estudiaron la composición de la dieta de esta especie en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, encontrando que se alimenta de 17 y 10 distintas presas, y principalmente de odonatos y arañas, y de dípteros y decápodos, respectivamente. Mientras tanto, en el presente estudio se encontró que *L. vaillanti* se alimenta de un mayor número de presas (26), y lo hace principalmente de ortópteros y arañas, considerando los datos numéricos.

Las diferencias notables en la dominancia de las presas y el número de éstas (i.e. composición de la dieta) entre poblaciones de una misma especie, pueden deberse a varios factores, como son la disponibilidad diferencial del recurso alimento en distintos lugares o años, y la variación en la selección de las presas (Toft 1980b; Maneyro y da Rosa 2004; Bonansea y Vaira 2007). Considerando que una gran cantidad de estudios han reportado que las especies de *Lithobates* (incluida *L. vaillanti*) y otros ránidos son depredadores generalistas y oportunistas (p. ej. Ramírez et al. 1998; Hirai y Matsui 1999; Parker y Goldstein 2004; Mendoza-Estrada et al. 2008; Da Silva et al. 2009; Hothem et al. 2009), se sugiere que la

dominancia de diferentes presas en la dieta de *L. vaillanti* entre localidades, es reflejo principalmente de las diferencias en la disponibilidad de estas en cada uno de los ambientes y épocas analizadas. Sin embargo, aunque este factor posiblemente también tenga un efecto sobre la variación del número de presas encontradas entre estudios (i. e. localidades), probablemente la principal causa de este fenómeno, es la explotación de distintos microhábitats entre poblaciones. Esto debido a que mientras las ranas de Los Tuxtlas se encontraron sólo en el agua y en el suelo (Ramírez et al. 1998; Ramírez-Bautista y Lemos-Espinal 2004), los ejemplares de *L. vaillanti* de Sierra Negra se encontraron en el suelo, en el agua, y sobre la vegetación, por lo que explotan parcialmente el microhábitat arbóreo. La presencia de presas de hábitos principalmente arborícolas en los contenidos de las ranas del presente estudio, como son los plecópteros y dermápteros (Triplehorn y Johnson 2005); y la ausencia de éstas en las ranas de Los Tuxtlas, sustentan esta hipótesis.

Al comparar la dieta de *L. vaillanti* en este estudio, con la de las otras tres especies analizadas, se encontró que ésta es mucho más diversa (aproximadamente el doble) en esta rana (*L. vaillanti*) que en las demás. Esto coincide con lo encontrado por varios estudios (p. ej. Parker y Goldstein 2004; Mendoza-Estrada et al. 2008) en los que se ha visto que las especies de este género presentan una dieta muy diversa. Además de la ocupación de distintos microhábitats, a diferencia de *E. miotympanum*, *H. fleischmanni* y *P. zophodes*, que se encontraron sólo en el microhábitat arbóreo, se sugiere que la mayor diversidad en la dieta de *L. vaillanti* también se debe a que esta especie alcanza una mayor talla corporal, además de un mayor rango en ella, y una conducta de forrajeo oportunista, lo que le permite consumir una mayor variedad de tipos y tamaños de presas.

Estas diferencias interespecíficas en la diversidad de la dieta son importantes para proponer estrategias de conservación *in-situ*. Anderson et al. (1999) sugieren que aquellas especies con nichos tróficos más estrechos, son potencialmente más susceptibles a las alteraciones del hábitat, y por lo tanto es necesario enfocar los esfuerzos de conservación en éstas. Respecto a esto, *L. vaillanti* presentó una dieta más diversa que las demás especies, y no es endémica de México, al igual que *H. fleischmanni*, que se distribuye hasta Sudamérica. Por el contrario, *E. miotympanum* y *P. zophodes* son endémicas de México, y ésta última especie presenta una distribución restringida a ciertas localidades del norte de Oaxaca y sureste de Puebla, además de que posiblemente tenga una dieta omnívora, por lo que podría ser bastante

especializada en cuanto a este aspecto. Considerando estas características de las especies en estudio, se sugiere que, si los esfuerzos de conservación se enfocaran a una de éstas, deberían de ser principalmente sobre *P. zophodes*. Es importante recalcar, sin embargo, que es más conveniente que los esfuerzos de conservación se enfoquen al nivel de regiones y ecosistemas, más aún considerando que el área de estudio de este trabajo, se encuentra en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, y ésta es la región que mayor riqueza de anfibios y reptiles presenta en el estado de Puebla (Gutiérrez-Mayén et al. 2011). A pesar de esta enorme riqueza de herpetozoos, la región sigue estando muy poco explorada, por lo que en los últimos dos años se han registrado nuevas especies de anfibios y reptiles para el estado (p. ej. *Anothea spinosa*, Canseco-Márquez et al. 2012; *Rhadinaea cuneata*, obs. pers.).

Durante su fase postmetamórfica, la gran mayoría de los anuros son carnívoros, alimentándose de una enorme variedad de invertebrados, principalmente insectos (Duellman y Trueb 1986; Parmelee 1999; Wells 2007). Sin embargo, existen muchos estudios en los que se han encontrado restos de material vegetal (p. ej. hojas, tallos) en distintas frecuencias, en los contenidos estomacales de especies de anuros de distintas familias, morfologías, modos de forrajeo, y que viven en diversos hábitats (p. ej. Whitaker et al. 1977; Evans y Lampo 1996; Hirai y Matsui 1999, 2000, 2002; Van Sluys et al. 2001; Dos Santos et al. 2003; Hothem et al. 2009; Olson y Beard 2012). En muchos de estos estudios, y en general en la comunidad científica, se ha considerado el consumo de este tipo de material como incidental o accidental, es decir, ingerido junto con alguna presa (sin la intención de consumir la planta), o al confundirlo con alguna de éstas, respectivamente (Whitaker et al. 1977; Stebbins y Cohen 1995; Evans y Lampo 1996). Sin embargo, aunque presumiblemente los tejidos vegetales no pueden ser digeridos por los anuros, se ha sugerido que estos quizá puedan servir como una fuente adicional de agua, puedan contribuir a la eliminación de parásitos intestinales, o a la fermentación del alimento (Anderson et al. 1999; Mendoza-Estrada et al. 2008). Incluso, al menos dos especies de ranas, probablemente sean capaces de digerir este tipo de material, ya que lo consumen de manera deliberada como parte de su dieta: *Xenohyla truncata*, que se alimenta de diferentes partes (principalmente frutos) de varias especies de plantas, además de artrópodos (Da Silva et al. 1989; Da Silva y Britto-Pereira 2006), y *Euphlyctis hexadactylus*, en la que los juveniles se alimentan de insectos, mientras que los adultos cambian su dieta, ya que consumen varias especies de algas filamentosas a la par de invertebrados (Das 1996).



En el contexto del párrafo anterior, en el presente estudio se encontraron restos de plantas en las muestras de los cuatro anuros analizados, aunque en diferentes porcentajes (según la especie) del total de estómagos que presentaron contenido (23 % en *E. miotympanum*, 13 % en *H. fleischmanni*, 71 % en *L. vaillanti*, y 43 % en *P. zophodes*). De estas distintas frecuencias en el consumo de materia vegetal, en dos especies, *L. vaillanti* y *P. zophodes*, resultó ser tan alta como la reportada en anuros que se alimentan de plantas deliberadamente (Da Silva et al. 1989; Das 1996). Para distinguir el consumo intencional de materia vegetal, del incidental, Da Silva et al. (1989) y Da Silva y Britto-Pereira (2006) sugieren que además de la elevada frecuencia de esta materia en las muestras, deben de considerarse también el número de estas últimas que sólo contienen plantas, y más importante aún, si existen observaciones directas del consumo de material vegetal en el campo. En este caso, no se realizaron observaciones de la conducta de forrajeo del ensamble de anuros estudiado, sin embargo, de los estómagos con restos de plantas en *L. vaillanti*, sólo el 5 % presentó únicamente tejidos vegetales, mientras que en *P. zophodes*, estuvo representado por el 38 %, lo cual podría indicar consumo intencional de esta materia por parte de la última especie, al ser este porcentaje incluso mayor que en *X. truncata* (29 %; Da Silva et al. 1989).

Además de lo considerado por Da Silva et al. (1989) y Da Silva y Britto-Pereira (2006) para diferenciar entre el consumo de forma intencional y accidental de plantas por parte de los anuros, y posiblemente una dieta omnívora en el primer caso, a continuación se sugieren otros tres aspectos a tomar en cuenta en estas situaciones. Primero, el (los) microhábitat (s) utilizado (s) por el depredador (especie de rana), ya que es más probable que una rana que habita en la hojarasca o en el suelo, consuma grandes cantidades de vegetales de manera incidental, que una que habita en las hojas y ramas de arbustos o árboles. Esto simplemente por la abundancia de la hojarasca y demás restos de plantas en el suelo de la selva, y su asociación con los invertebrados que sirven de presas a los anuros (Toft 1980a, b). Segundo, el tipo de presas que sirvan de alimento al depredador. Por ejemplo, es lógico pensar que aquellas especies que consumen principalmente hormigas (u otros insectos que acarrear fragmentos de plantas), van a ingerir una cantidad considerable de materia vegetal (p. ej. Ovaska 1991; Evans y Lampo 1996; Parmelee 1999; Van Sluys et al. 2001), al ser esta consumida incidentalmente junto con la presa. Mientras tanto, en aquellas especies de anuros que ingieren presas que no acarrear restos de plantas (p. ej. insectos voladores), es menos probable que el consumo de tejidos

vegetales sea de esta manera. Tercero, la conducta de forrajeo del depredador. Es decir, aquellas especies que se comportan de manera oportunista en cuanto a sus preferencias alimentarias, y que consumen objetos tales como rocas u otros objetos inanimados (p. ej. Evans y Lampo 1996; Hirai y Matsui 1999; Mendoza-Estrada et al. 2008; Sabagh y Carvalhoe-Silva 2008), es más probable que ingieran materia vegetal al confundirla con alguna presa, que aquellas que son más selectivas en su dieta y que no presentan restos de objetos incapaces de moverse.

Tomando en cuenta estos tres aspectos para los casos de *L. vaillanti* y *P. zophodes* en este estudio (que fueron las especies que presentaron valores altos de ingesta de materia vegetal), la primera especie se encontró en distintos microhábitats (incluido el suelo de la selva), tiene una dieta generalista, al parecer se comporta de manera oportunista en cuanto a su dieta, y presentó valores altos de consumo de materia inorgánica (principalmente rocas). Mientras tanto, *P. zophodes* se encontró únicamente sobre la vegetación a la orilla de los arroyos, tiene una dieta menos generalizada, presentó valores de selección y rechazo hacia ciertos tipos de presas, y tuvo valores más bajos de presencia de materia inorgánica (gránulos de tierra, principalmente). Estos resultados en conjunto, sustentan la hipótesis del consumo intencional de materia vegetal en *P. zophodes*, y posiblemente una dieta omnívora en esta especie de rana. Sin embargo, dada la relevancia de un hallazgo de este tipo, es necesario llevar a cabo observaciones en campo de la conducta de forrajeo de esta especie, y cuantificar y analizar de alguna otra forma los tejidos vegetales consumidos (como en Da Silva et al. 1989 y Da Silva y Britto-Pereira 2006). Por último, en las otras tres especies analizadas en este estudio, se considera el consumo de plantas como incidental, incluso en *L. vaillanti*, por lo expuesto anteriormente, a pesar de que se haya encontrado este tipo de materia en una frecuencia alta en los contenidos de esta rana.

Es de llamar la atención que, además del posible consumo intencional de materia vegetal en *P. zophodes*, se encontró otro fenómeno inusual en la dieta de este anuro: la ingesta de su propia muda, la cual fue revelada al encontrar restos de excrescencias nupciales de la misma especie en el 20 % del total de las muestras. Este fenómeno, conocido como dermatofagia, ha sido documentado en varias especies de anuros mantenidos en cautiverio (Weldon et al. 1993), y en un número menor de ranas en su hábitat natural (Oplinger 1967; Hirai y Matsui 2000; Kovács et al. 2007). Weldon et al. (1993) sugieren que una posible

función de este comportamiento, es recuperar las proteínas contenidas en la muda, que de otra forma se perderían; sin embargo, estos autores hacen notar la escasez de estudios que confirmen o rechacen esta y otras hipótesis. *Ptychohyla zophodes* puede ser un buen modelo en el estudio de la evolución y ecología de la dermatofagia en anuros, por al menos dos razones: 1) presenta este comportamiento en condiciones naturales, a diferencia de muchas otras especies, de las cuales se desconoce si lo hacen fuera del cautiverio, y 2) un número considerable de muestras presentó fragmentos de muda, lo que sugiere que este fenómeno no es fortuito.

Por otra parte, se encontró materia inorgánica en los contenidos de las cuatro especies analizadas, aunque también en distintos porcentajes del total de las muestras (5 % en *E. miotympanum*, 2 % en *H. fleischmanni*, 38 % en *L. vaillanti*, y 20 % en *P. zophodes*). El consumo de esta materia ha sido reportado en varias especies (p. ej. Hirai y Matsui 1999, 2000; Mendoza-Estrada et al. 2008; Olson y Beard 2012), y también se ha considerado comúnmente como incidental o accidental, aunque se ha propuesto que al menos en el caso de rocas grandes, tal vez pueda ayudar en la ruptura de los exoesqueletos duros de algunos insectos, tales como escarabajos (Evans y Lampo 1996). Esta explicación probablemente se pueda aplicar para *L. vaillanti* en este estudio, ya que sólo esta especie consumió rocas grandes y se alimentó principalmente de coleópteros y otros invertebrados con exoesqueletos duros (p. ej. decápodos y ortópteros), mientras que los otros tres anuros consumieron sólo gránulos de tierra, y se alimentaron principalmente de invertebrados de cuerpos blandos.

Los dos métodos utilizados (manta y trampas pegajosas) para evaluar la disponibilidad del recurso alimento en el ambiente, están sesgados hacia presas con ciertas características, al igual que todos los métodos utilizados para este fin (Cogalniceanu et al. 2000). Mientras que el método de manta presumiblemente está sesgado hacia presas poco móviles y que no tienen mucha habilidad para volar, las trampas pegajosas lo están hacia aquéllas que son voladoras, lo cual fue confirmado por los resultados obtenidos con ambos muestreos. Debido a que la composición de las presas obtenidas con el método de manta fue más similar a la composición de la dieta de las tres especies estrictamente arborícolas, se consideró que este método fue el más adecuado para evaluar las presas disponibles para estos anuros. Una gran cantidad de factores (además de la selección en sí) influyen los resultados obtenidos por los índices de selección, como son la velocidad del movimiento de las presas y el éxito del depredador en la

captura de éstas (Cogalniceanu et al. 2000). Sin embargo, se sugiere que la selección, como resultado de un largo proceso evolutivo en las tres especies analizadas, es el principal factor en los resultados obtenidos. Esto debido a que presas como los coleópteros, que son difíciles de digerir (Mahan y Johnson 2007), fueron encontrados en una proporción menor en los contenidos estomacales (de todas las especies) que en el ambiente, mientras que presas de cuerpos más blandos (como las larvas de lepidópteros) fueron encontradas en una proporción mayor en los contenidos de dos de las tres especies, que en el ambiente.

Debido a que los anuros no mastican su alimento, y por lo tanto lo engullen completo, teóricamente el tamaño de la mandíbula en este grupo de vertebrados limita el de las presas consumidas (Duellman y Trueb 1986). Para probar esta hipótesis, diversos estudios han analizado la relación entre la talla del cuerpo o la mandíbula del depredador, y el tamaño (largo o volumen) de la presa más grande consumida, en individuos de una misma especie, o incluso entre especies (p. ej. Toft 1980a; Christian 1982; Ovaska 1991; Parmelee 1999; Van Sluys et al. 2001; Duré y Kehr 2004). Mientras que algunos autores han encontrado una correlación positiva (Christian 1982; Van Sluys et al. 2001), otros no lo han hecho (Ovaska 1991; Duré y Kehr 2004; este estudio). Parmelee (1999) sugiere que el no encontrar tal correlación, se debe a un rango estrecho en la LHC de las ranas incluidas en el análisis. En este estudio, sólo se trabajó con adultos de tres (*E. miotympanum*, *H. fleischmanni*, y *P. zophodes*) de las cuatro especies, por lo que los resultados encontrados (ausencia de la correlación) son consistentes con esta hipótesis. En el caso de *L. vaillanti*, se trabajó con juveniles y adultos, y por lo tanto se tuvo un rango más amplio en la LHC de los individuos. Por este motivo, la hipótesis mencionada parece no aplicar en esta especie, sin embargo, es probable que la ausencia de una correlación significativa sea debida a la conducta oportunista de este anuro.

En este estudio, la técnica del lavado estomacal fue aplicada con éxito, desde el punto de vista de su efectividad al remover el total del contenido que presentaban las ranas en sus estómagos, y también considerando la sobrevivencia de los individuos tratados con esta técnica. En lo que se refiere al primer aspecto, los diez individuos que murieron durante la aplicación de la técnica, y 2 ejemplares más, de *P. zophodes*, que fueron sacrificados, se disectaron posteriormente para analizar si presentaban restos de presas en sus estómagos. Ninguno de estos 12 individuos presentó contenido estomacal; sin embargo, algunos de éstos

tuvieron contenido en el intestino, lo que coincide con lo encontrado por Solé et al. (2005) y Mahan y Johnson (2007), respecto a la efectividad de esta técnica al remover el total del contenido estomacal, pero no así el intestinal.

En lo que se refiere al segundo aspecto, del total de veces que se aplicó el lavado estomacal (266), sólo en diez (4 %), los ejemplares murieron (5 *E. miotympanum*, 3 *H. fleischmanni*, y 2 *P. zophodes*). En la mayoría de estos casos, los pulmones fueron evertidos por la boca de las ranas, aparentemente porque se llenaron de agua, esto debido a la perforación del estómago por errores en la aplicación de la técnica, como lo describen Solé et al. (2005) para explicar la muerte de algunas ranas durante el proceso del lavado estomacal. Estos mismos autores, aplicaron la técnica con *Elaschistocleis bicolor* (ejemplar más pequeño 20 mm LHC), y en este estudio se utilizó en *H. fleischmanni* (ejemplar más pequeño 21.02 mm LHC), por lo que este método es recomendable, incluso en especies de ranas pequeñas y de morfología estilizada. Adicionalmente, en el presente trabajo, varios individuos (de las cuatro especies) a los que se les había aplicado la técnica, fueron recapturados al menos una vez, algunos meses después. En estas ocasiones, su comportamiento al parecer fue normal, y al aplicarles una vez más la técnica, regurgitaron restos de presas, lo que sugiere que el método no lastimó los estómagos de los individuos, y éstos reanudaron sus actividades de forrajeo normales, lo cual coincide con lo encontrado por Patto (1998) y Mahan y Johnson (2007). Por estas razones, se recomienda, al igual que varios autores (p. ej. Patto 1998), el uso del lavado estomacal en estudios de dieta con anuros, más aún cuando se trata de especies con distribución restringida, raras, que estén declinando, protegidas por alguna ley, y/o que se encuentren dentro de algún área natural protegida.

## CONCLUSIONES

- Existen diferencias en el uso del recurso alimento en el ensamble de anuros estudiado, en cuanto al tamaño de las presas, mas no en cuanto al tipo de presas consumidas.
- Tres de las cuatro especies (*E. miotympanum*, *H. fleischmanni*, y *L. vaillanti*) son carnívoras, principalmente insectívoras; mientras que *P. zophodes* al parecer consume materia vegetal deliberadamente, y podría ser omnívora.
- Existe una variación estacional en la composición de la dieta de las dos especies que se encontraron en ambas épocas (*E. miotympanum* y *L. vaillanti*), así como también en la cantidad de alimento que consumieron, siendo mayor en lluvias.
- Lithobates vaillanti* presentó una dieta aproximadamente el doble de diversa que las otras tres especies.
- Las tres especies estrictamente arborícolas, mostraron cierto grado de selección y rechazo hacia algunos tipos de presas.

## LITERATURA CITADA

- Abbadie-Bisogno K. M. 2004. Algunos aspectos ecológicos de *Hyla xera* e *H. arenicolor* (Amphibia: Anura: Hylidae) en la zona árida de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de estudios superiores Iztacala, UNAM. 48 p.
- Anderson A. M., D. A. Haukos, y J. T. Anderson. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa wetlands of northwest Texas. *Copeia* 1999: 515-520.
- Arroyo S. B., V. H. Serrano-Cardozo, y M. P. Ramírez-Pinilla. 2008. Diet, microhabitat and time of activity in a *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) assemblage. *Phyllomedusa* 7: 109-119.
- Barrios-Damián M. 2004. Análisis de la dieta de *Bufo marmoratus* en San Isidro, Yautepec, Morelos. Resúmenes VIII Reunión Nacional de Herpetología, Villahermosa, Tabasco. Pág. 64.
- Barrios-Damián M. 2006. Hábitos alimentarios de *Rana spectabilis* Hillis y Frost, 1985 (Anura: Ranidae) en la reserva estatal Sierra de Montenegro, Morelos, México. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del estado de Morelos. 74 p.
- Barrios-Damián M. y A. B. Melgoza-Plascencia. 2005. Repartición de los recursos alimentarios en un ensamble de anuros en Quilamula, Tlaquiltenango, Morelos, México. *Herpetología Americana*, Memoria del VII Congreso Latinoamericano de Herpetología. 1: 36-37.
- Berazategui M., A. Camargo, y R. Maneyro. 2007. Environmental and seasonal variation in the diet of *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838) (Anura: Microhylidae) from northern Uruguay. *Zoological Science* 24: 225-231.
- Biavati G. M., H. C. Wiederhecker, y G. R. Colli. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology* 38: 510-518.
- Blackburn D. C. y C. S. Moreau. 2006. Ontogenetic diet change in the arthroleptid frog *Schoutedenella xenodactyloides*. *Journal of Herpetology* 40: 388-394.
- Bonanse M. I. y M. Vaira. 2007. Geographic variation of the diet of *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae) in northwestern Argentina. *Journal of Herpetology* 41: 231-236.

- Caldwell J. P. y L. J. Vitt. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional northern Amazonian rain forest. *Oikos* 84: 383-397.
- Campbell J. A. 1998. Amphibians and reptiles of northern Guatemala, the Yucatán, and Belize. University of Oklahoma Press. E. U. A.
- Campbell J. A. y W. E. Duellman. 2000. New species of stream-breeding hylid frogs from the northern versant of the highlands of Oaxaca, Mexico. *Scientific Papers Natural History Museum The University of Kansas* 16: 1-28.
- Canseco-Márquez L. y M. G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del valle de Tehuacán-Cuicatlán. CONABIO, Cuicatlán, A. C., BUAP. México.
- Canseco-Márquez L., R. Luría-Manzano, J. L. Aguilar-López, y M. G. Gutiérrez-Mayén. 2012. Distribución geográfica de *Anotheca spinosa* (Anura: Hylidae) en México. Resúmenes XII Reunión Nacional de Herpetología, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Pág. 107.
- Christian K. A. 1982. Changes in the food niche during postmetamorphic ontogeny of the frog *Pseudacris triseriata*. *Copeia* 1982: 73-80.
- Chu H. F. 1949. How to know the immature insects. Brown Company Publishers. Iowa, E. U. A.
- Cogalniceanu D., M. W. Palmer, y C. Ciubuc. 2000. Feeding in anuran communities on islands in the Danube floodplain. *Amphibia-Reptilia* 22: 1-19.
- CONAGUA. 2010. Climatología. <<http://smn.conagua.gob.mx>>. Consultado el 27 de agosto de 2012.
- Crawford J. A., D. B. Shepard, y C. A. Conner. 2009. Diet composition and overlap between recently metamorphosed *Rana areolata* and *Rana sphenoccephala*: Implications for a frog of conservation concern. *Copeia* 2009: 642-646.
- Cruz-Ruiz G. y J. Manjarrez. 2004. Ecología de una población de la rana *Hyla eximia* en Ocoyoacac, estado de México. Resúmenes VIII Reunión Nacional de Herpetología, Villahermosa, Tabasco. Pág. 124.
- Da Silva H. R. y M. C. Britto-Pereira. 2006. How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Zoology* 270: 692-698.



- Da Silva H. R., M. C. Britto-Pereira, y U. Caramaschi. 1989. Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a neotropical treefrog. *Copeia* 1989: 781-783.
- Da Silva E. T., E. P. Dos Reis, R. N. Feio, y O. P. R. Filho. 2009. Diet of the invasive frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae) in Viçosa, Minas Gerais state, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 4: 286-294.
- Daniel W. W. 2004. Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud. Cuarta edición. Limusa Wiley. México.
- Das I. 1996. Folivory and seasonal changes in diet in *Rana hexadactyla* (Anura, Ranidae). *Journal of Zoology* 238: 785-794.
- Donnelly M. A. 1991. Feeding patterns of the strawberry poison frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* 1991: 723-730.
- Dos Santos J. W. A., R. P. Damasceno, y P. L. B. da Rocha. 2003. Feeding habits of the frog *Pleurodema diplolistris* (Anura, Leptodactylidae) in Quaternary sand dunes of the Middle Rio Sao Francisco, Bahia, Brazil. *Phyllomedusa* 2: 83-92.
- Drewes R. C. y B. Roth. 1981. Snail-eating frogs from the Ethiopian highlands: A new anuran specialization. *Zoological Journal of the Linnean Society* 73: 267-287.
- Duellman W. E. 1993. Amphibians in Africa and South America: evolutionary history and ecological comparisons. 200-243. En: Goldblatt P. (ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press. New Haven, Connecticut.
- Duellman W. E. 2001. The hylid frogs of Middle America. Vols. 1 y 2. Segunda Edición. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, in cooperation with the Natural History Museum of the University of Kansas. Ithaca, Nueva York.
- Duellman W. E. y L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill. Nueva York, Nueva York.
- Duré M. I. y A. I. Kehr. 2004. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica* 60: 295-303.
- Duré M. I., A. I. Kehr, y E. F. Schaefer. 2009. Niche overlap and resource partitioning among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from northeastern Argentina. *Phyllomedusa* 8: 27-39.
- Evans M. y M. Lampo. 1996. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *Journal of Herpetology* 30: 73-76.

- Fernández-López A. y P. A. Lavín-Murcio. 2006. Contenido estomacal de *Bufo punctatus* y *Spea multiplicata* de la sierra de Juárez, municipio de Juárez, Chihuahua, México. Programa y Resúmenes IX Reunión Nacional de Herpetología, Monterrey, Nuevo León. Págs. 68 y 69.
- García-Vázquez U. O., L. Canseco-Márquez, J. L. Aguilar-López, I. Solano-Zavaleta, y R. J. Maceda-Cruz. 2009. Noteworthy records of amphibians and reptiles from Puebla, México. *Herpetological Review* 40: 467-470.
- Gotelli N. J. y G. L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Versión 7.0. Acquired Intelligence Inc. y Kesy-Bear, Jericho, Vermont, E.U.A. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Grismer L. L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including its Pacific Islands and the Islands in the Sea of Cortés. University of California Press. E. U. A.
- Gutiérrez-Mayén G., L. Canseco-Márquez, U. O. García-Vázquez, y C. A. Hernández-Jiménez. 2011. Anfibios y reptiles. 152–158. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado. CONABIO, Gobierno del Estado de Puebla, BUAP, AECID, México.
- Guyer C. y M. A. Donnelly. 2004. Amphibians and reptiles of La Selva, Costa Rica, and the Caribbean Slope: A comprehensive guide. University of California Press. E. U. A.
- Hirai T. 2002. Ontogenetic change in the diet of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *Ecological Research* 17: 639-644.
- Hirai T. y M. Matsui. 1999. Feeding habits of the pond frog, *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan. *Copeia* 1999: 940-947.
- Hirai T. y M. Matsui. 2000. Feeding habits of the japanese tree frog, *Hyla japonica*, in the reproductive season. *Zoological Science* 17: 977-982.
- Hirai T. y M. Matsui. 2002. Feeding ecology of *Bufo japonicus formosus* from the montane region of Kyoto, Japan. *Journal of Herpetology* 36: 719-723.
- Hothem R. L., A. M. Meckstroth, K. E. Wegner, M. R. Jennings, y J. J. Crayon. 2009. Diets of three species of anurans from the Cache Creek Watershed, California, USA. *Journal of Herpetology* 43: 275-283.

- Houlahan J. E., C. S. Findlay, B. R. Schmidt, A. H. Meyer, y S. L. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404: 752-755.
- Hughes R. N. 1993. Introduction. 1-9. En: Hughes R. N. (ed.). *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- INEGI. 1988. *Los municipios de Puebla*. 1ª edición.
- INEGI. 2011. Tipos de vegetación de Puebla. 75–83. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. CONABIO, Gobierno del Estado de Puebla, BUAP, AECID, México.
- IUCN. 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2010.4. <iucnredlist.org>. Consultado el 5 de Mayo de 2011.
- Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* 14: 413-417.
- James C. D. 1991. Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. *Oecologia* 85: 553-561.
- Jaques H. E. 1947. *How to know the insects*. Brown Company Publishers. Iowa, E. U. A.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Kalcounis M. C., R. D. Csada, y R. M. Brigham. 1992. Axle grease as an alternative adhesive for use on sticky traps. *The Canadian Entomologist* 124: 561-562.
- Kovács É. H., I. Sas, S. D. Covaciu-Marcov, T. Hartel, D. Cupsa, y M. Groza. 2007. Seasonal variation in the diet of a population of *Hyla arborea* from Romania. *Amphibia-Reptilia* 28: 485-491.
- Lee J. C. 1996. *The Amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press. E. U. A.
- Legler J. M. y L. J. Sullivan. 1979. The application of stomach-flushing to lizards and anurans. *Herpetologica* 35: 107-110.
- Lima A. P. y W. E. Magnusson. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia* 116: 259-266.

- Lima A. P. y W. E. Magnusson. 2000. Does foraging activity change with ontogeny? An assesment for six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *Journal of Herpetology* 34: 192-200.
- Luría-Manzano R. y M. G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Dieta de *Hyla euphorbiacea* (Anura: Hylidae) durante la época reproductiva en bosques de pino-encino en la sierra negra de Puebla. XI Reunión Nacional de Herpetología, Toluca, Estado de México.
- Macale D., L. Vignoli, y G. M. Carpaneto. 2008. Food selection strategy during the reproductive period in three syntopic hylid species from a subtropical wetland of north-east Argentina. *Herpetological Journal* 18: 49-58.
- Mahan R. D. y J. R. Johnson. 2007. Diet of the gray tree frog (*Hyla versicolor*) in relation to foraging site location. *Journal of Herpetology* 41: 16-23.
- Maneyro R. y I. da Rosa. 2004. Temporal and spatial changes in the diet of *Hyla pulchella* (Anura, Hylidae) in southern Uruguay. *Phyllomedusa* 3: 101-113.
- Martínez-Coronel M. y M. Pérez-Gutiérrez. 2011. Composición de la dieta de *Craugastor lineatus* (Anura: Craugastoridae) de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 27: 215-230.
- Mendoza-Estrada L. J., R. Lara-López, y R. Castro-Franco. 2008. Dieta de *Lithobates zweifeli* Hillis, Frost y Webb 1984 (Anura: Ranidae) en un río estacional del centro de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 24: 169-197.
- Moreno C. E., F. Barragán, E. Pineda, y N. M. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249-1261.
- Morón M. A., B. C. Ratcliffe, y C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México, Coleóptera: Lamellicornia. Vol. 1 Familia Melolonthidae. CONABIO. México.
- Oliver-López L., G. A. Woolrich-Piña, J. A. Lemos-Espinal, J. E. González-Espinosa, F. Correa-Sánchez, A. H. Díaz de la Vega, y J. C. Navarro-García. 2004. Repartición de recursos alimentarios en un ensamble de anuros que habitan en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Libro de Resúmenes. VIII Reunión Nacional de Hepetología. UJAT, Villahermosa, Tabasco. 68 pp.
- Olson C. A. y K. H. Beard. 2012. Diet of the introduced greenhouse frog in Hawaii. *Copeia* 2012: 121-129.

- Oplinger C. S. 1967. Food habits and feeding activity of recently transformed and adult *Hyla crucifer crucifer* Wied. *Herpetologica* 23: 209-217.
- Ovaska K. 1991. Diet of the Frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. *Journal of Herpetology* 25: 486-488.
- Parmelee J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers Natural History Museum The University of Kansas* 11: 1-59.
- Parker M. L. y M. I. Goldstein. 2004. Diet of the Rio Grande leopard frog (*Rana berlandieri*) in Texas. *Journal of Herpetology* 38: 127-130.
- Patto C. E. 1998. A simple stomach flushing method for small frogs. *Herpetological Review* 29: 156-157.
- Peltzer P. M., A. M. Attademo, R. C. Lajmanovich, C. M. Junges, A. H. Beltzer, y L. C. Sanchez. 2010. Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Journal* 20: 261-269.
- Peterson A. 1962. Larvae of insects. Parte I y II. Edwards Brothers. Ohio E. U. A.
- Pianka E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pianka E. R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press. Nueva Jersey, E. U. A.
- Pineda E. 2003. *Hyla miotympanum*. Predation. *Herpetological Review* 34: 136-137.
- Pough F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, y K. D. Wells. 2000. *Herpetology*. Segunda edición. Prentice Hall Incorporations. Nueva Jersey, E. U. A.
- Premo D. B. y A. H. Atmowidjojo. 1987. Dietary patterns of the “crab-eating frog”, *Rana cancrivora*, in west Java. *Herpetologica* 43: 1-6.
- Ramírez J., R. C. Vogt, y J. L. Villarreal-Benítez. 1998. Population biology of a neotropical frog (*Rana vaillanti*). *Journal of Herpetology* 32: 338-344.
- Ramírez-Bautista A. y J. A. Lemos-Espinal. 2004. Diets of two syntopic populations of frogs, *Rana vaillanti* and *Rana brownorum*, from a tropical rain forest in southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 49: 316-320.

- Ramírez-Bautista A., U. Hernández-Salinas, U. O. García-Vázquez, A. Leyte-Manrique, y L. Canseco-Márquez. 2009. Herpetofauna del valle de México: Diversidad y conservación. CONABIO, UAEH. México.
- Rodríguez-Blanco M. 1990. Ciclos reproductivo y alimentario de *Rana montezumae* Baird, 1854 (Amphibia: Anura) del lago de Tecocomulco, Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana 2: 6-10.
- Sabagh L. T. y A. M. P. T. Carvalho-e-Silva. 2008. Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. Revista Brasileira de Zoologia 25: 247-253.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres. Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio. Lista de especies en Riesgo. Diario Oficial de la Federación, 00 de 00 de 2010. México, D. F., México.
- Shannon C. E. y W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communications. University Illinois Press. Illinois, E.U.A.
- Solé M., O. Beckmann, B. Pelz, A. Kwet, y W. Engels. 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: 23-28.
- Southwood T. R. E. 1978. Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations. Segunda edición. Chapman y Hall. Londres.
- Stebbins R. C. y N. W. Cohen. 1995. A Natural history of amphibians. Princeton University Press. E. U. A.
- Stuart S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, y B. E. Young. 2006. El estado global de los anfibios. 19-42. En: Angulo A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha, y E. La Marca. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional Andes CBC. Bogotá, Colombia.
- Stuart S. N., J. S. Chanson, N. A. Cox, B. E. Young, A. S. L. Rodrigues, D. L. Fischman, y R. W. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. Science 306: 1783-1786.

- Suazo-Ortuño I., J. Alvarado-Díaz, E. Raya-Lemus, y M. Martínez-Ramos. 2007. Diet of the mexican marbled toad (*Bufo marmoratus*) in conserved and disturbed tropical dry forest. *The Southwestern Naturalist* 52: 305-309.
- Toft C. A. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45: 131-141.
- Toft C. A. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia* 47: 34-38.
- Toft C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15: 139-144.
- Triplehorn C. A. y N. F. Johnson. 2005. Borror and Delong's introduction to the study of insects. Séptima edición. Brooks/Cole Cengage Learning. E. U. A.
- Van Sluys M., C. F. D. Rocha, y M. B. Souza. 2001. Diet, reproduction, and density of the leptodactylid litter frog *Zachaenus parvulus* in an Atlantic rain forest of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 35: 322-325.
- Vázquez-Díaz J. y G. E. Quintero-Díaz. 2005. Anfibios y reptiles de Aguascalientes. Segunda edición. CONABIO, CIEMA. México.
- Vignoli L., L. Luiselli, y M. A. Bologna. 2009. Dietary patterns and overlap in an amphibian assemblage at a pond in Mediterranean Central Italy. *Vie et Milieu - Life and Environment* 59: 47-57.
- Vitt L. J. y J. P. Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology* 234: 463-476.
- Weldon P. J., B. J. Demeter, y R. Rosscoe. 1993. A survey of shed skin-eating (dermatophagy) in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology* 27: 219-228.
- Wells K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University Chicago Press. E. U. A.
- Whitaker J. O., D. Rubin, y J. R. Munsee. 1977. Observations on food habits of four species of spadefoot toads, genus *Scaphiopus*. *Herpetologica* 33: 468-475.
- Whitfield S. M. y M. A. Donnelly. 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology* 22: 409-417.
- Winemiller K. O. y E. R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.

Zar J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Cuarta edición. Prentice Hall. E. U. A.