



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESTUDIO DE LA DIETA DE LAS RANAS DE DESARROLLO
DIRECTO EN EL SANTUARIO DE LOS ANFIBIOS DEL BOSQUE DE NIEBLA,
CUETZALAN, PUEBLA**

TESIS PROFESIONAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

DIANA REYES CRUZ

DIRECTOR DE TESIS:

M. en Cs. JOSÉ ALFREDO HERNÁNDEZ DÍAZ

CO-DIRECTORA DE TESIS:

M. en Cs. LUCERO MONTSERRAT CUAUTLE GARCÍA



PUEBLA, PUE., NOVIEMBRE, 2025

El presente trabajo forma parte del GRUPO/CUERPO DE INVESTIGACIÓN denominado:

Conservación de Anfibios A.C.

COMUNIDADES SOSTENIBLES, RESILIENTES E INCLUYENTES (BUAP-GI-22074), de la línea de investigación: USO Y CONSERVACIÓN DE RECURSOS BIÓTICOS en la Facultad de Ciencias Biológicas.

Dicho trabajo fue financiado por la empresa SYNCHRONICITY EARTH y Conservación de Anfibios A.C., para apoyo en campo, bajo el proyecto titulado:

“ESTUDIO DE LA DIETA DE LAS RANAS DE DESARROLLO DIRECTO EN EL SANTUARIO DE LOS ANFIBIOS DEL BOSQUE DE NIEBLA, CUETZALAN, PUEBLA”

DEDICATORIA

Dedico con mucho cariño este trabajo a mi familia, principalmente a mis padres, Juana y Eutimio, por el apoyo incondicional, el entendimiento y la paciencia que tuvieron para que pudiera realizar este sueño de convertirme en bióloga. Infinitamente gracias.

AGRADECIMIENTOS

Mi profunda gratitud al Biol. Alfredo por aceptarme como su tesista, darme el apoyo en campo y la oportunidad de trabajar en el Santuario de anfibios y así poder vivir la experiencia en campo de cómo trabajar con estos hermosos organismos tan de cerca. Mil gracias por las enseñanzas sobre el grupo de los anfibios y reptiles también, todos los consejos y correcciones para mejorar mi trabajo y pudiera salir adelante.

A la Maestra Lucero por ser ese gran apoyo en correcciones, consejos, por brindarme un espacio en su laboratorio, el material y su tiempo, muchas gracias. Sin su gran apoyo no habría sido posible.

Al Comité tutorial, al Dr. Gonzalo Yanes Gómez y al Mtro. Héctor Rafael Eliosa León por su apoyo en la revisión, sugerencias y consejos.

A la Asociación de Anfibios, Dam, Antonio, y Nere. Por ese apoyo en campo en la colecta y ayudarme con la identificación de las especies. También a Mar, Xen e Iris por su apoyo en campo. A Miel y Ollie por su ayuda en mi primera salida de campo.

Al laboratorio de ecocampus, por su ayuda para la identificación de las familias de las presas, principalmente a la Dra. Ceci.

A mi familia, principalmente a mi papá y mamá por confiar en mí, apoyarme en todo y seguir conmigo en este camino y a mis abuelitos por mostrarme la belleza de la naturaleza.

A Moisés por seguir aquí desde que nos conocimos en la universidad, por ser un gran amigo y apoyo en todas las ocasiones que me quise rendir, por tus consejos, por entenderme, por compartir esas experiencias parecidas a pesar de estar en ramas diferentes de la biología, te quiero mucho.

A Xen y Mar mil gracias por ir conmigo de la mano y compartir el gusto por la herpetología, por estar y entenderme en muchas de las cosas que pocos lo hacen, por ser mis amigas y hacer que los días y esas noches que llegábamos muy cansadas se hicieran muy amenas, gracias por seguir aquí las quiero mucho.

A Dam por tu apoyo y enseñanzas sobre la estadística y los insectos, por las pláticas tan amenas, los juegos y bromas y que a pesar de la distancia me bridas de tu tiempo para responder, mil gracias, eres una persona de luz, te quiero.

A Rolando y al Moi por el apoyo en esos momentos nada buenos a pesar de la distancia, por compartir el gusto por la herpetología, pláticas y consejos, los quiero. A mis amigos de los primeros semestres y a los que fui conociendo en el camino: Maritza, Max, Aitza, Víctor, Héctor, Zadia, Naxu y Erick. También gracias al maestro Chigo por el taller de tesis y a mis compañeras que conocí en este mismo taller. A mis compañeros del laboratorio y a mis amigos de toda la vida: Brian y Ana, que a pesar de los diferentes caminos que tomamos siguen brindándome su amistad, los quiero mucho.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	I
AGRADECIMIENTOS.....	II
ÍNDICE DE TABLAS.....	III
ÍNDICE DE FIGURAS.....	IV
RESUMEN.....	V
I. INTRODUCCIÓN.....	11
II. JUSTIFICACIÓN.....	12
III. OBJETIVOS.....	13
3.1 Objetivo general.....	13
3.2 Objetivos específicos.....	13
IV. HIPÓTESIS.....	13
V. MARCO TEÓRICO.....	14
5.1 Generalidades de los anfibios.....	14
5.2 Ranas de desarrollo directo.....	15
5.3 Generalidades de los craugastoridos.....	16
5.4 Generalidades de los eleuterodactilidos.....	17
5.5 Descripción del ecosistema de estudio.....	17
5.6 Estudio de la dieta en las ranas.....	18
5.7 Solapamiento de nicho trófico.....	19
5.8 Métodos de muestreo.....	20
VI. ANTECEDENTES.....	20
VII. MATERIAL Y MÉTODOS.....	24

7.1 Descripción de las especies.....	24
7.2 Área de estudio.....	27
7.3 Obtención de las muestras para el estudio de la dieta.....	29
7.4 Identificación de las muestras.....	29
7.5 Análisis de los datos.....	30
VIII. RESULTADOS.....	31
8.1 Resultados generales.....	31
8.2 Dieta por especie.....	35
8.3 Solapamiento de nicho trófico.....	39
IX. DISCUSIÓN.....	40
X. CONCLUSIONES.....	44
XI. LITERATURA CITADA.....	45

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Categorías taxonómicas a nivel Clase y Orden de *C. rhodopis*, *E. cystignathoides* y *C. pygmaeus*.

Tabla 2. Categorías taxonómicas a nivel Familia de *C. rhodopis*, *E. cystignathoides* y *C. pygmaeus*.

Tabla 3. Listado del N, número de presas por categoría; Ai%, abundancia relativa; FO%, frecuencia de ocurrencia; V%, volumen y el IIR%, índice de importancia relativa de la dieta de las categorías a nivel Orden consumidas por *C. rhodopis*.

Tabla 4. Listado del N, número de presas por categoría; Ai%, abundancia relativa; FO%, frecuencia de ocurrencia; V%, volumen y el IIR%, índice de importancia relativa de la dieta de las categorías a nivel Orden consumidas por *E. cystignathoides*.

Tabla 5. Listado del N, número de presas por categoría; Ai%, abundancia relativa; FO%, frecuencia de ocurrencia; V%, volumen y el IIR%, índice de importancia de la dieta de las categorías a nivel Orden consumidas por *C. pygmaeus*.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Variedad de modos reproductivos (Imagen tomada de Sandoval-Comte, s.f. y modificada para este trabajo).
- Figura 2.** *Craugastor rhodopis* del Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Imagen propia).
- Figura 3.** *Craugastor pygmaeus* del Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Imagen propia).
- Figura 4.** *Eleutherodactylus cystignathoides* del Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Imagen propia).
- Figura 5.** Mapa de ubicación de del Santuario de los Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Elaboración propia).
- Figura 6.** Comparación del promedio de presas consumidas por ejemplar de las tres especies de ranas estudiadas.
- Figura 7.** Identificación de ortóptero en microscopio estereoscópico.
- Figura 8.** Comparación entre el volumen (mm^3) de las presas consumidas por las tres especies de ranas.
- Figura 9.** Porcentaje del índice de importancia relativa (IIR) de las presas consumidas por *C. rhodopis* a nivel Orden.
- Figura 10.** Porcentaje del índice de importancia relativa (IIR) de las presas consumidas por *E. cystignathoides* a nivel Orden.
- Figura 11.** Porcentaje del índice de importancia relativa (IIR) de las presas consumidas por *C. pygmaeus* a nivel Orden.
- Figura 12.** Solapamiento de nicho trófico entre *C. rhodopis*, *E. cystignathoides* y *C. pygmaeus*.

RESUMEN

El estudio sobre la dieta de ranas es útil para entender mejor el papel que desempeñan en el ecosistema y determinar el solapamiento de nicho trófico entre especies. Así mismo, nos permite entender la coexistencia entre éstas. El objetivo de este trabajo consistió en determinar la dieta y el grado de solapamiento de nicho trófico entre tres especies de ranas de hojarasca: *Craugastor rhodopis*, *Craugastor pygmaeus* y *Eleutherodactylus cystignathoides*. Obtuvimos el contenido estomacal de 52 ejemplares: 30 de *C. rhodopis*, seis de *C. pygmaeus* y 16 de *E. cystignathoides* en el Santuario de los Anfibios del Bosque de Niebla en Cuetzalan, Puebla; mediante la técnica de eversión del estómago. Revisamos las muestras y determinamos su contenido a nivel de Orden y Familia, evaluamos el solapamiento de nicho trófico utilizando el índice de Pianka. El número de presas por estómago fue entre dos y cuatro para las tres especies. El contenido estomacal de *C. rhodopis* estuvo conformado por ortópteros, diplópodos y coleópteros; *E. cystignathoides* por diplópodos, ortópteros y blatodeos, y *C. pygmaeus* presentó preferencia por los estilomatóforos, geofilomorfos y hemípteros. Encontramos una diferencia en el promedio del volumen de las presas consumidas por *C. rhodopis* (4.28 mm³) con *E. cystignathoides* (1.59 mm³) y *C. pygmaeus* (1.06 mm³). El solapamiento de nicho entre *C. rhodopis* y *E. cystignathoides* tuvo un valor de 0.82 denotando un alto grado de solapamiento; en cambio entre *C. pygmaeus* y las otras especies, el valor del solapamiento de nicho fue de 0.48 indicando un solapamiento bajo. De acuerdo con nuestros resultados la dieta de las tres especies tiende a ser generalista; sin embargo, se evidenció un solapamiento alto entre *C. rhodopis* y *E. cystignathoides*, pero consumieron presas de tamaños distintos. *C. pygmaeus* y *E. cystignathoides* no consumieron las mismas categorías taxonómicas, pero consumieron presas de tamaño similar. Esto sugiere que hay una distribución de los recursos alimenticios entre las tres especies de ranas, reduciendo la posible competencia, lo cual podría explicarse por la diferencia de tamaño corporal entre especies y la disponibilidad de los recursos, aunque ésta no fue evaluada.

Palabras clave: Anuros, solapamiento, presas, invertebrados, nicho trófico.

INTRODUCCIÓN

México alberga una gran diversidad de herpetofauna, siendo los anfibios un grupo fundamental que consolida la idea que sea considerado un país megadiverso, debido al alto nivel de endemismo que alcanza un 69% de sus especies (Balderas-Valdivia y González-Hernández, 2025; Colín-Martínez y Pineda-López, 2023; Parra-Olea *et al.*, 2014), haciéndose notar así la importancia de estos vertebrados en nuestro país.

Los anfibios están conformados por tres órdenes: Anura, Caudata y Gymnophiona, donde los anuros están integrados por 57 familias, 469 géneros y 7,864 especies de las 8,915 especies totales que conforman los anfibios (Amphibiaweb, 2025). Las ranas y los sapos son anfibios ampliamente distribuidos a nivel mundial, con una mayor concentración de especies en zonas tropicales, caracterizados por tener un cuerpo corto y la ausencia de cola en su fase adulta (Vitt y Cadwell, 2014).

Los anuros tienen una variedad de tipos de reproducción donde el tipo de desarrollo directo es presentado por alrededor de la quinta parte de estos y se destacan porque no atraviesan una etapa larvaria, esto hace que la humedad del suelo sea fundamental para que las cápsulas se mantengan hidratadas (Herrera-Lopera, *et al.*, 2021; Goldberg y Vera-Candioti, 2019). Numerosas especies de desarrollo directo desempeñan un rol ecológico clave como reguladores naturales poblacionales de artrópodos y otros taxa, como crustáceos y moluscos. Su amplio espectro de consumir una variedad de presas los categoriza frecuentemente como depredadores generalistas (Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011).

Estudiar la dieta de los anuros nos proporciona información importante sobre su ecología trófica, interacciones intra e interespecíficas y adaptaciones a ciertos hábitats (Solé *et al.*, 2019). Su composición refleja la disponibilidad de las presas, sus preferencias alimentarias y factores que pueden afectarla (Pombal Jr. *et al.*, 2018).

En el Santuario de los Anfibios del Bosque de Niebla ubicado en la localidad de Coahuatichan, Municipio de Cuetzalan se localiza en una sección del bosque mesófilo de montaña dominado por árboles en varios estratos con abundancia de helechos y epífitas, además de ser un lugar rico en materia orgánica y con humedad todo el año (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [CONABIO], 2022), debido

a sus características es un lugar que brinda recursos diversos y refugio para muchas especies. En el Santuario de los Anfibios del Bosque de Niebla se tiene registro de *Craugastor rhodopis*, *C. pygmaeus* y *Eleutherodactylus cystignathoides*, especies que se estudiaron en el presente trabajo enfocado en su dieta y el grado de solapamiento de nicho trófico que hay entre estas especies.

Justificación

El estudio de la dieta en las ranas es útil para entender mejor el papel que estos organismos desempeñan en el ecosistema del que forman parte (Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). Asimismo, el impacto del tipo de hábitat en la dieta es esencial para lograr un conocimiento más completo como el grado de especialización en la dieta (Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2017). Además, la competencia por los alimentos puede influir en el número de especies coexistentes y la superposición de nichos (García- R *et al.*, 2015).

En Cuetzalan aún hay zonas de bosque Mesófilo que no han sido estudiadas, además de estudiar diferentes enfoques o investigaciones ecológicas como la dieta de los anuros, en áreas de conservación voluntarias como el Santuario de los Anfibios del Bosque de Niebla, en especial con ranas de hojarasca, es una incógnita en el conocimiento de este grupo. Las características del sitio de estudio y la competencia por los recursos podrían afectar la dieta de *Craugastor rhodopis*, *C. pygmaeus* y *Eleutherodactylus cystignathoides*. Esto genera interés para llevar a cabo estudios que amplíen los conocimientos sobre estas especies, lo cual nos ayudará a saber sus preferencias alimenticias, la función en su hábitat y si existe solapamiento de nicho trófico entre estas.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar la composición de la dieta en ranas de desarrollo directo *Craugastor rhodopis*, *C. pygmaeus* y *Eleutherodactylus cystignathoides* y estimar el solapamiento del nicho trófico entre las tres especies, en el Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla en la localidad de Cohuatichan, Cuetzalan, Puebla.

Objetivos particulares

- Determinar la taxonomía de las presas consumidas por *Craugastor rhodopis*, *C. pygmaeus* y *Eleutherodactylus cystignathoides* mediante la obtención del contenido estomacal.
- Calcular la abundancia relativa, frecuencia de ocurrencia y el volumen de las presas consumidas para obtener los valores de importancia para cada especie de rana.
- Estimar el solapamiento de nicho trófico, en cuanto al tipo de presa, entre las tres especies de ranas a lo largo de los cinco muestreos.

HIPÓTESIS

Los anuros de desarrollo directo son excelentes depredadores de una gran variedad de invertebrados por lo tanto existe un bajo índice de solapamiento del nicho trófico entre las ranas de hojarasca *Craugastor rhodopis*, *C. pygmaeus* y *Eleutherodactylus cystignathoides*, lo que permite que las tres especies puedan coexistir sin que haya una fuerte competencia por los mismos tipos de presas.

MARCO TEÓRICO

Generalidades de los anfibios

Actualmente los anfibios están constituidos por tres órdenes: orden Caudata (anfibios con cola), que incluye a las salamandras y tritones; orden Anura (anfibios sin cola), corresponde a las ranas y los sapos; y orden Gymnophiona (anfibios sin extremidades), las cecilias organismos con aspecto de gusanos (García-Solís *et al.*, 2021; Pineda-Arredondo, 2021; Wake y Koo, 2018). De los tres órdenes, las cecilias se caracterizan por vivir debajo de la tierra y tienden a salir a la superficie en épocas de lluvia o en lugares con humedad alta preferentemente de noche (Muñoz-Alonso *et al.*, 2013).

Los anfibios forman un grupo monofilético que se identifica por compartir ciertos rasgos únicos que respaldan a la monofilia: piel lisa, muy vascularizada y carente de estructuras protectoras como escamas, plumas o pelo, la cual, esta provista de diversas glándulas que producen una variedad de secreciones, algunas de cuales ayudan a humedecer la piel mientras que otras producen una amplia gama de toxinas, además de la dependencia de la respiración cutánea, células visuales especializadas en la retina, dientes pedicelados, con la presencia de dos tipos de glándulas cutáneas, entre otros rasgos únicos (Wake y Koo, 2018; Parra-Olea *et al.*, 2014; Vitt y Cadwell, 2014). Es importante mencionar que los anfibios son ectotérmicos y regulan su temperatura corporal con el comportamiento, ya que dependen del ambiente para su temperatura corporal (Amphibiaweb, 2024).

Las ranas y los sapos son el orden de anfibios más diverso y numeroso. En su etapa adulta se caracterizan por la ausencia de cola, un cuerpo compacto y extremidades posteriores alargadas adaptadas especialmente para saltar (Muñoz-Alonso *et al.*, 2013). Las ranas habitan en casi todos los continentes, a excepción de la Antártida. Su mayor diversidad y abundancia se concentra en las zonas templadas y tropicales, tanto en grandes islas continentales como en las más pequeñas, tales como Madagascar, Filipinas, Borneo y Nueva Guinea (Wake y Koo, 2018).

Los modos reproductivos están determinados por diversos factores, como el hábitat, el tamaño o disposición de la puesta, la ubicación de la ovoposición, el lugar donde se

desarrollan las larvas y la posible presencia de cuidado parental (Vitt y Cadwell, 2014). Sin embargo, Nunes de Almeida *et al.* (2021) propusieron una clasificación más actualizada de los modos reproductivos la cual combina solo 11 rasgos para poder definirlos.

Las ranas exhiben una amplia variedad de estrategias reproductivas, superando a casi todos los vertebrados, superada posiblemente por los peces teleósteos. Sin embargo, la mayoría de estos son ovíparos y lecitótrofos (Vitt y Cadwell, 2014). A continuación, en la figura de Sandoval-Comte (s.f.) se ilustra algunos modos reproductivos de los anuros. Se hace énfasis en el modo de desarrollo directo ya que las especies de este trabajo presentan este tipo de reproducción.

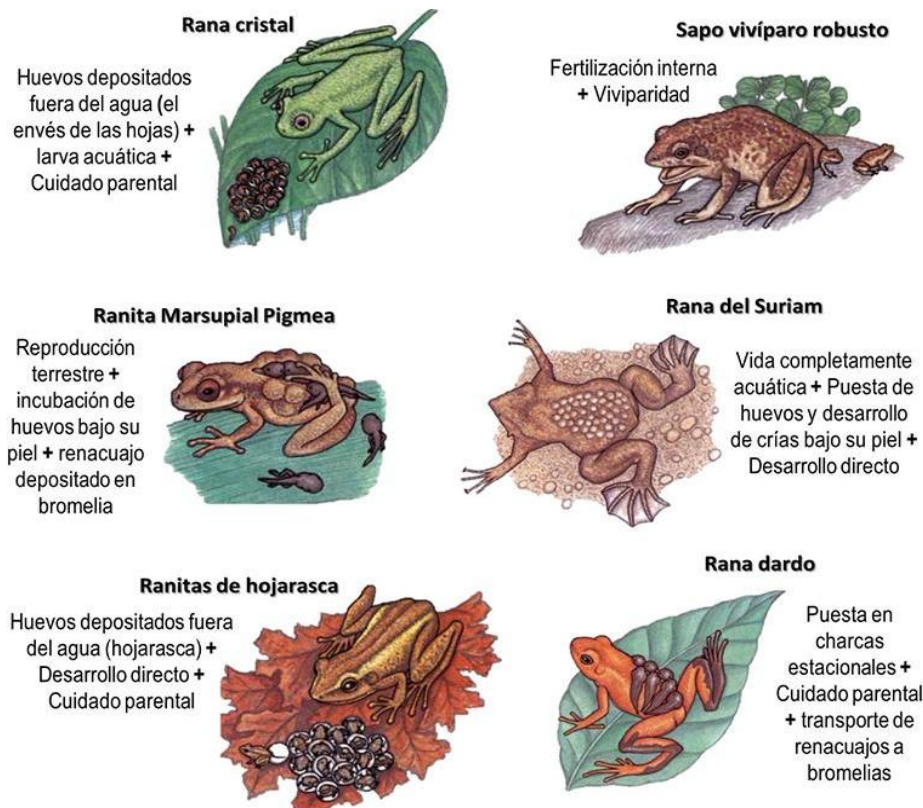


Figura 1. Variedad de modos reproductivos (Imagen tomada de Sandoval-Comte, s.f. y modificada para este trabajo).

Ranas de desarrollo directo

En las especies con desarrollo directo, el ciclo de vida omite la etapa larvaria acuática, en su lugar, los huevos son depositados en ambientes terrestres donde las crías completan

su desarrollo dentro del huevo y al eclosionar emergen con una morfología similar a la del adulto, pero de tamaño reducido (Alvarado-Zink, 2023; Vitt y Caldwell, 2014). Wells (2007) señala que los huevos depositados por estas especies son más grandes que los de las ranas con otros modos reproductivos y están protegidos por una capsula resistente. Además, el autor menciona que esta adaptación les permite independizarse por completo de cuerpos de agua estancada, pudiendo colonizar nuevos hábitats, aunque la mayoría de estos organismos habitan en bosques tropicales húmedos.

El desarrollo directo está ampliamente distribuido en el árbol filogenético de los anuros, presentándose en diversas especies pertenecientes en al menos 22 familias. Además, constituye el único modo reproductivo en ciertos grupos, como en las familias Eleutherodactylidae, Brachycephalidae y Craugastoridae (Fontana-Barbosa et al., 2022).

Generalidades de los craugastoridos

La familia Craugastoridae, comúnmente llamadas ranas de lluvia comprenden anuros de tamaño pequeño a mediano, con una longitud de hocico-cloaca en adultos que varía entre 18 mm y 110 mm. Entre sus rasgos distintivos destacan que el primer dedo de la mano es más largo que el segundo, así como la presencia de membranas interdigitales en las patas traseras (Yáñez-Muñoz et al., 2020). Estas ranas, generalmente de complexión robusta, suelen vivir entre la hojarasca o en ambientes terrestres dentro de las selvas tropicales. Algunas especies habitan en zonas bajas, mientras que otras se distribuyen en áreas montañosas y algunos otros prefieren los entornos ribereños, estableciéndose cerca de arroyos o cursos de agua (Vitt y Caldwell, 2014).

Las especies del género *Craugastor*, integrantes de la familia mencionada, habitan una amplia región que se extiende desde el sur de Arizona y el centro de Texas (E.U.) hacia el sur, abarcando zonas tropicales y subtropicales hasta llegar al noreste de Ecuador y Colombia. También se encuentran en el bosque costero atlántico del este y sur de Brasil; este género comprende un total de 126 especies descritas (Amphibia, 2024; Frost, 2024).

Todas las ranas de este género habitan en microhábitats ricos en hojarasca, presentes en bosques y selvas primarias como en secundarias. Estos entornos les ofrecen condiciones

óptimas para la reproducción, proporcionando sitios ideales para la puesta de huevos en nidos terrestres, recursos alimenticios y protección. Además, la hojarasca les permite camuflarse dentro de su entorno natural (Reyna-Bustos *et al.*, 2021). Según Luría-Manzano *et al.* (2019) numerosas especies de este género destacan por su alta abundancia en sus ecosistemas, lo que sugiere que podrían desempeñar un rol clave en las interacciones tróficas y en la configuración de las comunidades biológicas.

Generalidades de los eleutherodactilidos

La familia Eleutherodactylidae está dividida en dos subfamilias: Eleutherodactylinae y Phyzelaphryninae (Vitt y Cadwell, 2014). Esta familia de ranas se distingue por presentar un tamaño que varía entre pequeño a mediano, con una longitud de hocico-cloaca que oscila entre 18 mm y 110 mm. Entre sus rasgos más notables destacan las puntas de los dedos de forma aplanada y un canto peculiar, semejante al sonido de un martilleo metálico (Yañez-Muñoz *et al.*, 2020).

Dentro de la subfamilia Eleutherodactylinae se encuentra el género *Eleutherodactylus* el cual cuenta con 207 especies (Amphibiaweb, 2024). Estas ranas terrestres son predominantes en la mayoría de los bosques tropicales de América Central y del Sur y de las Islas del Caribe. Ocupan diversos microhábitats como la hojarasca, acumulaciones de materia orgánica, ramas, troncos, cavidades arbóreas, arbustos, bromelias y zonas ribereñas de arroyos (Wells, 2007).

Descripción del ecosistema de estudio

El bosque mesófilo de montaña (BMM) se caracteriza principalmente por la presencia frecuente de nubes a nivel de la vegetación. Esta característica climática subraya el papel clave de la niebla en la dinámica ecológica del ecosistema, razón por la que también recibe los nombres de bosque de niebla, selva nublada o bosque nuboso. En inglés se le denomina comúnmente "tropical montane cloud forest" o simplemente "cloud forest" (CONABIO, 2010).

De acuerdo con Ortega-Escalona y Castillo-Campos Ortega (1996) este presenta una distribución fragmentada, abarcando desde el sureste de Tamaulipas hasta el norte de Oaxaca y Chiapas, con presencia en zonas de San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla y Veracruz. En Puebla ocupa un área de 7452 hectáreas. Su clima se caracteriza por tener una transición entre templado

y tropical con elevada humedad atmosférica que favorece la formación de neblina persistentes a lo largo del año. Según Gual-Díaz y Rendón-Correa (2017) la temperatura media anual oscila entre 12° y 23° C, con presencia de heladas durante los meses más fríos.

Rzedowski (1996) señala que el BMM se distingue por albergar formaciones vegetales heterogéneas, que van desde bosques bajos hasta árboles de gran altura, tanto perennifolios como caducifolios, esta vegetación presenta una notable diversidad estructural con variaciones en la arquitectura de los árboles y en la morfología foliar. A nivel florístico carece de homogeneidad ya que las especies dominantes cambian según la localidad. Además, este ecosistema destaca por su riqueza en epífitas, lianas leñosas y pteridofitas.

Algunos elementos característicos mencionados por la CONABIO (2010) son los helechos arborescentes, como *Alsophila firma*, *Cyathea fulva* y *Dicksonia gigantea*. Bromelias como *Tillandsia eizii* y *T. ponderosa*. Helechos de los géneros *Elaphoglossum*, *Polypodium* y *Psilotum*. En orquídeas sobresale el género *Encyclia*. En cuanto a fauna hay varias especies de colibríes del género *Eupherusa*. Así mismo, se menciona que el BMM es reconocido como un sistema para la conservación y restauración, debido al papel que desempeña en el mantenimiento de los ciclos hidrológicos y de nutrientes.

Estudio de la dieta de las ranas

El estudio de la dieta en la ecología resulta clave para entender aspectos fundamentales de los anuros, como su ciclo de vida, la dinámica poblacional y los efectos de la pérdida o alteración de su hábitat (Dietl et al., 2009), lo cual resulta relevante hoy en día para conservar a muchas especies en peligro y no solo de anuros, sino también de otros grupos.

Pianka (1973), uno de los primeros pioneros en indagar sobre la ecología trófica, en su libro *Evolutionary ecology* en el apartado "*Principios de la ecología de poblaciones*" menciona que la obtención de materia y energía son beneficios de la alimentación y al mismo tiempo estos serán utilizados para el crecimiento, mantenimiento y reproducción. Sin embargo, aparte de la ganancia hay costos como exponerse a depredadores potenciales o la inversión de energía que hace el organismo para la captura de su presa, es donde también entran otras variables, ya sean bióticas o abióticas.

Según Wells (2007), la alimentación de los anuros se compone principalmente de insectos o consumen otros invertebrados e incluso pequeños vertebrados. No obstante, existen excepciones, como algunos registros de ranas que incorporan materia vegetal en su dieta. La selección de presas está influenciada por el tamaño corporal del depredador y su microhábitat, aunque ciertas especies muestran preferencias por algún tipo de presa. Asimismo, el autor destaca que las ranas con dietas generalistas se correlacionan con el tamaño corporal y el ancho de la cabeza. Esto sugiere que las ranas de mayor tamaño poseen una dieta más diversa, pudiendo alimentarse desde presas diminutas como de cualquier presa cercano al límite de su capacidad bucal.

Almeria y Nuñez (2013) señalan que los anfibios son depredadores oportunistas que consumen presas con un tamaño máximo equivalente al ancho de su boca. Los anuros reaccionan principalmente ante presas en movimiento, mostrando preferencia por organismos aislados, como grillos o larvas de insectos, que cruzan su campo visual. Este comportamiento se explica porque la mayoría de los anuros son depredadores de acecho, es decir, permanecen inmóviles hasta que una presa móvil pasa cerca para atacar.

Determinar la dieta de un organismo permite conocer los recursos y condiciones que necesita para su supervivencia y, en dado caso, para su manejo sobre todo en esta época de crisis ambiental (Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). En el caso de los anuros son una parte fundamental para que los ecosistemas donde se encuentren manteniendo un equilibrio, no solo como depredadores sino también como presas.

Solapamiento de nicho trófico

La partición de los recursos entre especies dentro de una comunidad ecológica es un factor clave que influye en la coexistencia de la diversidad biológica y promueve una reducción de la competencia entre ellas (Pianka, 1974). Es así como la recolección de información ecológica en organismos, como la forma en que usan el microhábitat, la variedad y tamaño de los elementos alimenticios, es clave para formular hipótesis relacionadas con la división de nichos y los principios generales de su ecología (Farina *et al.*, 2023).

La superposición o solapamiento de nicho trófico ocurre cuando dos o más especies explotan recursos alimenticios similares en

un espacio y tiempo, lo que puede generar competencia interespecífica o coexistencia mediante estrategias de partición de recursos (Pianka, 1974; Schoener, 1974). Esta superposición se calcula mediante el índice de Pianka y puede variar según factores como la disponibilidad de presas, la estacionalidad o los cambios en la estructura del hábitat (Schoener, 1974).

Métodos de muestreo

La mayoría de los métodos que se conocen se aplican de manera general para la herpetofauna. Sin embargo, los tipos de métodos o técnicas que se utilizan tienen que ver con el tamaño de los organismos y características del hábitat o microhábitat. La mayoría de los anfibios se muestrean por las noches y normalmente en ambientes con mucha humedad (Gallina-Tessaro y López-González, 2011).

De los métodos de muestreo más utilizados según Gallina-Tessaro y López-González (2011), Calderón-Mandujano (2011) y Heyer *et al.* (1994) se encuentran la colecta oportunista, encuentro visual o búsqueda directa, colecta de tiempo limitado, transectos, cuadrantes, cuadrantes en hojarasca, remoción de individuos y captura-recaptura. Además, destacan que, antes de implementar cualquier método de muestreo es esencial evaluar ciertos aspectos clave, como el objetivo del estudio y la escala espacial que se abordará.

ANTECEDENTES

Diversos trabajos sobre dieta con ranas de desarrollo directo determinaron que éstas se alimentan de una variedad de invertebrados como, por ejemplo, Orthoptera, Coleoptera, Araneae, Chilopoda, Isopoda, Formicidae, Acari, Collembola, etc., e incluso materia vegetal. Aunque Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez (2011) mencionan que estos pueden llegar a tener una dieta con cierto grado de especialización, pero esto depende mucho de la morfología, el modo de forrajeo y la fisiología; aunque también las condiciones climáticas estacionales tienen un efecto importante en las poblaciones de artrópodos.

Para las investigaciones con ranas de desarrollo directo está la de Dietl *et al.* (2009) en Brasil, con la especie *Ischnocnema henselii*, rana que habita principalmente en

hojarasca abundante. Muestrearon un total de 79 ranas, obteniendo 183 presas donde 109 fueron animales presa, 37 restos de plantas y 37 no las determinaron. Las presas con mayor frecuencia de consumo fueron Araneae, Formicidae, Orthoptera, Collembola y Hemiptera mientras que para el índice de importancia relativa fueron Araneae y Orthoptera. Finalmente, para el volumen de presas obtuvieron que el 80% de éstas tenían un volumen menor a 20 mm³ lo que indicó que su especie de estudio se alimentó principalmente de presas pequeñas. Cabe mencionar que realizaron muestreo de tamizado en hojarasca para estimar la frecuencia de las presas encontradas en el hábitat y obtuvieron que alrededor de 50% eran Acari, 25% Collembola y 10% Formicidae.

En Colombia el trabajo de García-R *et al.* (2012) investigó la dieta de la rana *Pritimantis jubatus* donde muestrearon un total de 29 individuos de los cuales encontraron 66 presas distribuidas en seis órdenes, un suborden, 24 familias y otra categoría sin determinar: "otros artrópodos". Las categorías de presas con mayor abundancia representadas fueron Diptera, Hymenoptera, Araneae y Coleoptera y las categorías que aparecieron con mayor frecuencia fueron Acari y Polydesmida.

En 2021 Alves-dos-Santos *et al.*, trabajaron en Brasil con la rana *Pristimantis paulodutra* en cuatro hábitats distintos. Muestrearon un total de 90 individuos de los cuales sólo 30 tuvieron contenido estomacal, y en ellos obtuvieron 49 presas. El promedio de presas por estómago fue de 1.6 y encontraron 11 categorías. En la frecuencia de ocurrencia las categorías más consumidas fueron Araneae, Formicidae, Isopoda y Coleoptera. Mientras que para el índice de importancia relativa fueron Araneae, Isopoda y Formicidae.

En el trabajo de García-Padrón *et al.* (2021) con la especie *Eleutherodactylus zeus* realizaron muestreos en los hábitats cavernícolas-kársticos y bosque tropical en Cuba. Analizaron 70 individuos donde sólo 48 tuvieron contenido estomacal, la mayoría se encontraron en el bosque tropical. Obtuvieron 131 presas, 2.93 presas por estómago y determinaron 26 categorías, además de que encontraron materia vegetal y tierra/roca. En cuanto a frecuencia y el índice de importancia relativa las categorías relevantes fueron Araneae, larvas de Lepidoptera, Orthoptera, Blattodea y Gasteropoda.

En Colombia Blanco-Torres *et al.* (2015) trabajaron con *Craugastor raniformis*. Capturaron un total de 21 individuos de

los cuales 47.6 % estaban vacíos, en promedio las presas ingeridas por estómago fueron de 1.7 y determinaron cinco clases, cinco órdenes y una categoría como larvas. Para la frecuencia de ocurrencia Diplopoda fue el más significativo mientras que para el volumen fue Orthoptera, Hymenoptera e Isopoda. Finalmente, para el índice de importancia fueron Orthoptera, Diplopoda y Coleoptera.

Otro trabajo en Colombia, pero sobre un ensamble del género *Pristimantis* (Craugastoridae), García-R et al. (2015) estudiaron a 15 especies de ranas de desarrollo directo examinando un total de 154 muestras de los cuales solo 13 no tenían contenido estomacal. Identificaron un total de 499 presas en 74 categorías, 14 órdenes, cuatro subórdenes, 53 familias y una categoría llamada "otros artrópodos", también encontraron restos de materia vegetal. En cuanto a la frecuencia de ocurrencia las categorías con mayor consumo fueron las familias Isotomidae, Chironomidae y Formicidae. De las 15 especies sólo *P. hectus* mostró una dieta especialista, inclinándose por los dípteros. Finalmente, en sus resultados de superposición de nicho la especie *P. palmeri* presentó superposición con *P. erythropleura* (0.69) y con *P. myops* y *P. orpacobates* (0.64).

En cuanto a las investigaciones hechas en México tenemos la de Luría-Manzano et al. (2019) en la región montañosa de Veracruz caracterizada por tener fragmentos de bosque de niebla. Ellos trabajaron con la especie *Craugastor rhodopis*, recolectaron 77 ejemplares en los que encontraron 66 individuos con contenido estomacal, obteniendo 181 presas en 20 categorías. Esta especie basó su dieta en Orthoptera, Coleoptera y Araneae en cuanto a frecuencia de ocurrencia, volumen e índice de importancia relativa. El volumen promedio de las presas fue de 31.6 mm³ y el promedio de presas encontradas por estómago fue de 2.8. Su dieta se compuso de una amplia variedad de categorías, pero los ortópteros fueron los dominantes.

En Chiapas, Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez (2011) trabajaron con la especie *Craugastor lineatus* hicieron comparación entre dos tipos de vegetación, bosque mesófilo y pastizal. Obtuvieron 76 ejemplares, 54 con contenido estomacal. Determinaron 21 categorías taxonómicas y una de materia vegetal, el promedio de presas por estómago fue de 2.16. Las categorías más consumidas, en cuanto a frecuencia y valor de

importancia fueron Orthoptera, Coleoptera, Araneae, Chilopoda, Isopoda, Formicidae, y materia vegetal. Cabe mencionar que sólo encontraron ranas en el bosque mesófilo.

Al sureste de Tabasco Ríos-Rodas *et al.* (2023) trabajaron *Craugastor berkenbuschii*, muestrearon un total de 79 individuos de los cuales 67 tenían contenido estomacal, registraron un total de 21 órdenes. Las categorías consumidas con más frecuencia fueron Hymenoptera, Orthoptera, Coleoptera y Araneae.

En el sureste del estado de Puebla, en la Sierra Negra Luria-Manzano y Ramírez-Bautista (2017) investigaron a la especie *Craugastor alfredi* donde compararon su dieta en dos hábitats (selva tropical y cuevas). Muestrearon un total de 118 ranas de las cuales obtuvieron 86 con contenido estomacal, encontrando un total de 284 presas englobadas en 22 categorías. La población muestreada en la selva tropical tuvo una mayor diversidad de presas, a diferencia de la muestreada en la entrada de cuevas. Las presas más consumidas en la selva tropical en cuanto a frecuencia, índice de importancia y volumen fueron Orthoptera Y Araneae y en la entrada de las cuevas asimismo fueron las mencionadas anteriormente, pero con respecto al volumen fue Orthoptera y larvas de lepidóptera.

En cuanto a los trabajos donde hicieron comparación de dietas esta la tesis de Castillo-González (2012) donde estudio el ensamble de dos especies de ranas de desarrollo directo en los bosques nublados tropicales al noreste de Argentina en diferentes zonas. En general en sus resultados pocos de los individuos muestreados presentaron estómagos vacíos, *Oreobates barituensis* (8%) y *Oreobates berdemenos* (22%), en cuanto a las categorías más consumidas fueron Araneae, Coleoptera e Isopoda. A pesar de haber muestreado en diferentes localidades obtuvieron un solapamiento moderadamente alto entre sus especies de estudio, pues haciendo énfasis en el solapamiento de nicho trófico recabaron resultados arriba de 0.78 en las diferentes localidades muestreadas. Es importante señalar que realizaron trampas de caída para medir la disponibilidad de las presas, en estas obtuvieron que la oferta alimentaria se basó en colémbolos, hormigas y ácaros, no obstante, ambas especies de ranas hicieron elección de otras categorías presas.

Es importante mencionar que los trabajos hechos en México respecto a la dieta de especies que pertenecen al género *Craugastor* o *Eleutherodactylus* o que son hechos en bosque

mesófilo son pocos y en el caso de las especies con respecto a este trabajo son casi nulos. Pues solo fue el de Luría-Manzano *et al.*, (2019) que trabajaron con *C. rhodopis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de las especies

Craugastor rhodopis (Cope, 1867)

Esta especie generalmente habita en bosques mesófilos de Puebla, Veracruz, Hidalgo, Oaxaca, Chiapas (Academia Lab, 2025) y en bosques de pino-encino en los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Veracruz y Puebla a una altitud que va de los 1258-1862 m (Streicher *et al.*, 2014). Es una especie endémica, no se encuentra listada en alguna categoría por parte de la CONABIO y se encuentra listada en preocupación menor (LC) por la IUCN (CONABIO, s.f.).

Es una rana de desarrollo directo, llamada "rana polimórfica de hojarasca" (Streicher *et al.*, 2014). De acuerdo con lo descrito por Hedges *et al.* (2008) y Streicher *et al.* (2014) los machos miden entre 23.82 mm y 30.43 mm en longitud hocico-cloaca (LHC), mientras que las hembras alcanzan de 36.77 mm a 42.33 mm. En algunos casos los machos exhiben tímpanos proporcionalmente más grandes que las hembras. Además, ciertos individuos poseen una máscara que se extiende desde el canto del ojo hasta la parte posterior del tímpano y en otros se restringe al lado posterior del tímpano.

El color del fondo dorsal se presenta en distintos tonos de gris, naranja, tostado o marrón. El dorso es muy glandular y algunos individuos tienen una franja dorsal media que varía de delgada a gruesa o franjas dorsolaterales de color canela y a veces se observa una coloración sólida y ahusada; pueden tener brazos blancos y/o un labio superior blanco distintivo (Streicher *et al.*, 2014).



Figura 2. *Craugastor rhodopis* del Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Imagen propia).

Craugastor pygmaeus (Taylor, 1937)

Esta especie tiene una distribución fragmentada en varios estados del centro y sureste de México (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010) desde el sureste de Michoacán hasta el extremo oeste de Guatemala por la vertiente del Pacífico y también en Puebla, Oaxaca, Tabasco y Veracruz por la vertiente del Atlántico, en un intervalo altitudinal de cero hasta más de 2000 msnm (Ahumada-Carrillo *et al.*, 2013). Es una especie nativa, no se encuentra listada en alguna categoría por parte de la CONABIO y está listada como preocupación menor (LC) por la IUCN (CONABIO, s.f.).

De acuerdo con la descripción de Hedges *et al.* (2008) y L. Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén (2010) *C. pygmaeus* se caracteriza por ser individuos robustos con una longitud de hocico-cloaca que varía de los 18 mm en hembras, con cabeza estrecha a moderadamente ancha, el dorso es liso a tuberculado, el dedo I es ligeramente más corto comparado con el dedo II, los discos digitales son pequeños, carecen de membrana interdigital y los dedos no están palmeados.

La coloración es variable, el dorso puede ir de un verde olivo, café claro, hasta un café oscuro con reticulaciones oscuras, algunos pueden presentar bandas transversales en forma de "V" invertidas y una banda interorbital puede estar presente, pero, la mayoría de los organismos presentan un color marrón uniforme. El brazo y antebrazo es anaranjado, la ingle suele ser amarillo verdoso, las extremidades anteriores y posteriores presentan barras oscuras transversales, la región ventral es amarillenta con numerosas manchas blancas o amarillas (Hedges *et al.*, 2008).

Es un organismo que presenta desarrollo directo, encontrada generalmente en bosques mesófilos, *Quercus* y pino-encino, normalmente se halla sobre la hojarasca muchas veces asociadas a pequeños arroyos. Además, Reyna-Bustos *et al.* (2021) la caracterizan por ser la más pequeña de los anuros registrados en México.



Figura 3. *Craugastor pygmaeus* del Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Imagen propia).

Eleutherodactylus cystignathoides (Cope, 1877)

Esta especie se distribuye desde el sur de Texas (E.U.) y el este de México hasta el istmo de Tehuantepec y el norte de

Guatemala y Belice (Hedges *et al.*, 2008). Es una especie nativa, sujeta a protección especial (Pr) por la CONABIO y listada en preocupación menor (LC) por la IUCN (CONABIO, s.f.).

Según la descripción de la CONABIO (s.f) y Hedges *et al.* (2008) tiene una longitud de hocico-cloaca de 20 mm, presentan el hocico acuminado o subacuminado, una piel lisa pero llega a presentar pequeños tubérculos que son más visibles en la etapa adulta, son delgados con extremidades largas y cintura angosta, la piel de la región ventral y gular es color crema con pequeñas manchas blancas, los dedos presentan la punta expandida y no tienen membrana interdigitales, se caracterizan por tener pupilas horizontales, la superficie de los dedos no presentan glándulas distintivas pero en el borde de la punta de los dedos tiene un canal transversal además de presentar tres tubérculos palmares bien desarrollados y el primer dedo es más largo que el segundo.



Figura 4. *Eleutherodactylus cystignathoides* del Santuario de Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Imagen propia).

Área de estudio

El santuario de Anfibios del Bosque de Niebla cuenta con ocho hectáreas y se encuentra en la localidad de Cohuatichan,

municipio de Cuetzalan del Progreso que se localiza en el norte del estado de Puebla, sus coordenadas geográficas 19°21'36" y 20°5'18" latitud norte y 97°24'36" y 97°34'5" longitud oeste a una altitud de 110 a 1200 msnm, tiene colindancia al Norte con los municipios de Jonotla y Tuzamapan de Galeana, al Este con Ayotoxco de Guerrero y Tlatlauquitepec, al Sur con Zacapoaxtla y al Oeste con Zoquiapan.

Se ubica sobre la Sierra Madre Oriental, que es una región prioritaria para la conservación debido a que integra a los bosques mesófilos (CONABIO, s.f), entre sus características comunes más generalizadas destacan la abundancia y diversidad de plantas epífitas, enredaderas leñosas y pteridofitas, las cuales, en conjunto, constituyen una parte significativa de la biomasa total de la comunidad vegetal (Rzedowski, 1996).

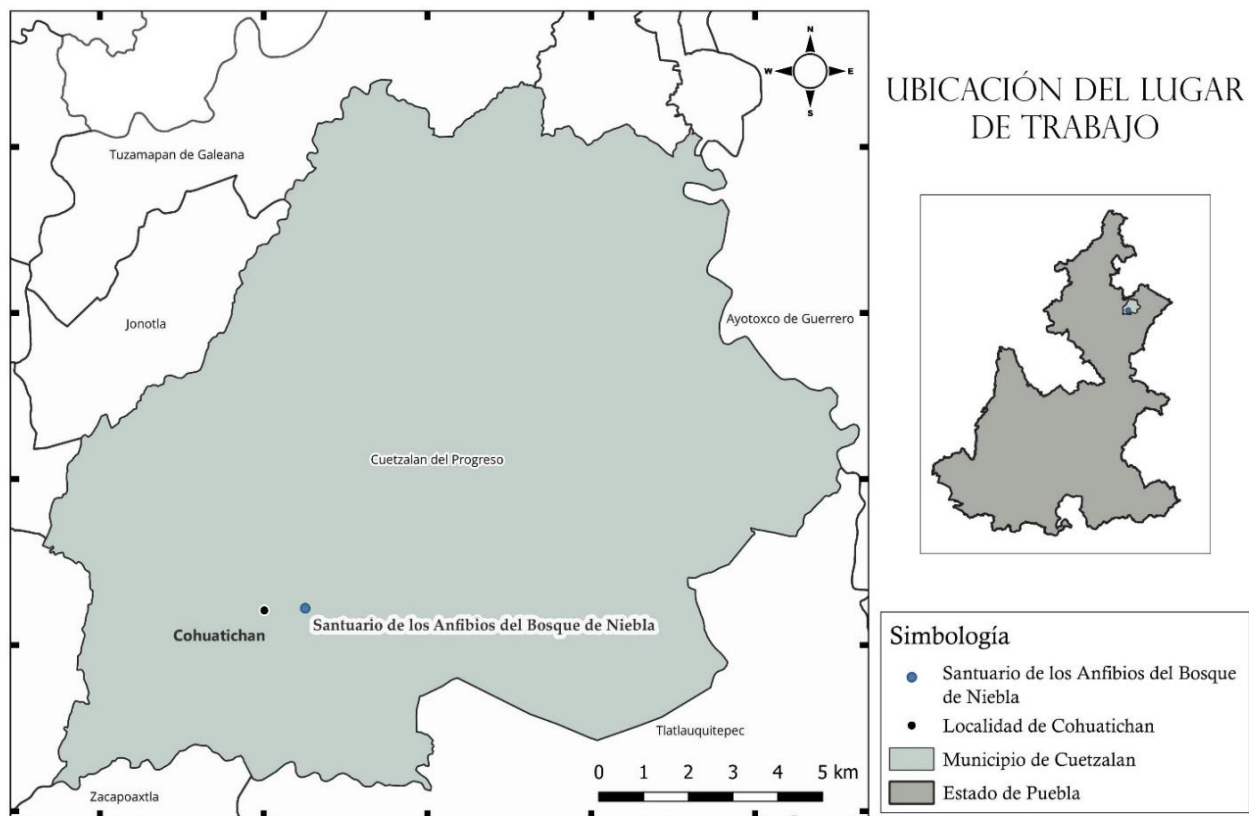


Figura 5. Mapa de ubicación de del Santuario de los Anfibios del Bosque de Niebla, Cuetzalan Puebla (Elaboración propia).

Obtención de las muestras para el estudio de la dieta

Para la toma de muestras y datos se realizaron muestreos en el Santuario de los Anfibios en Cuetzalan, que constó de cinco salidas de tres noches de muestreo, mediante el método de búsqueda directa por encuentro visual restringido por tiempo, las caminatas se realizaron de 7:00 a 10:00 de la noche, con un esfuerzo de muestreo apoyado con dos personas (Heyer *et al.*, 1994).

Las muestras de contenido estomacal se fueron tomando al momento de la colecta mediante la técnica eversión de estómago que consistió en sostener a la rana por las patas posteriores bocarriba, se procedió a hacer un poco de presión con dirección al vientre y posteriormente se presionó suavemente con el dedo meñique el lado izquierdo de su vientre para que la rana regurgitara lo que había comido (Amézquita, *in prep.*, en Hernández-Díaz, 2011). Inmediatamente se tomó el contenido estomacal y se colocó en tubos de eppendorf, que contenían alcohol al 70%, después se etiquetaron con la especie, hora y lugar de colecta, para su posterior identificación. Al terminar de tomar el contenido estomacal los organismos fueron liberados enseguida en el mismo lugar donde se encontraron.

Identificación de las muestras

Las muestras de los contenidos estomacales se analizaron con un microscopio estereoscópico, se realizó la identificación de estos mediante guías y manuales de identificación de MacGavin (2000), Nájera-Ricón y Souza (2010), Palacios-Vargas *et al.* (2014), Cupul-Magaña y Flores-Guerrero (2016) y Cervantes-Mayagoitia y Huacuja-Zamudio (2020), llegando a la categoría taxonómica de orden y familia, en el caso de insectos en metamorfosis incompleta se determinaron como larvas, las muestras que no se lograron identificar se etiquetaron como organismos sin determinar (SD) y se registró la presencia o ausencia de materia vegetal o inorgánica.

En cada muestra se tomaron fotos de las presas consumidas en una caja petri con papel milimétrico por debajo como referencia para medir el largo y ancho de cada presa usando el software Image J. Posteriormente se calculó el volumen de cada presa usando la fórmula: Dunham (1983), donde $V = \frac{4}{3}\pi(\text{largo}/2)(\text{ancho}/2)^2$.

Análisis de los datos

Para determinar la distribución de los datos se realizó la prueba estadística de normalidad Shapiro-Wilk. Para evaluar si hubo diferencias entre el número de organismos consumidos por cada especie se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis. De la misma manera se aplicó esta prueba para comparar el volumen en mm³ de las presas consumidas por las tres especies, en este caso solo se tomaron en cuenta las presas completas. Posteriormente se realizó un Post-hoc: EMM (medias estimadas marginales) para poder determinar los promedios y sus intervalos de confianza por cada especie de rana. La abundancia relativa se calculó tomando el número de presas por categoría entre el total de presas consumidos por cada especie de rana. Para calcular la importancia de cada tipo de presa consumida por cada especie de rana, se calculó el porcentaje numérico, frecuencia de ocurrencia y el volumen para estimar el índice de importancia relativa, donde se usó la fórmula propuesta por Biavati *et al.* (2004), $I = (F\% + N\% + V\%) / 3$.

El grado de solapamiento de nicho trófico entre las tres especies se calculó con el índice de solapamiento de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \sum_i^n P_{ik}^2}}$$

En el que n es el número total de presas, P_{ij} y P_{ik} son la proporción del uso del recurso i , consumidos por la población/especie j y k , respectivamente. Donde los valores del índice cercanos a cero reflejan una baja similitud en los recursos consumidos mientras que los valores cercanos a uno reflejan la utilización de recursos similares (Castillo-González, 2012).

Todas las pruebas estadísticas de llevaron a cabo en el programa RStudio.

RESULTADOS

Resultados generales

Muestreamos un total de 90 ranas, 52 (58%) con contenido estomacal y 38 (42%) sin contenido. El número de ejemplares por especie con contenido estomacal fue: *C. rhodopis* con 30 (55%), *C. pygmaeus* con seis (8%) y *E. cystignathoides* con 16 (37%) respectivamente.

La prueba estadística de Shapiro-Wilk, arrojó un valor de $P = 1.161e^{-06}$ por lo tanto, los datos no resultaron normales por lo que realizamos una prueba de Kruskal-Wallis para comparar el promedio de organismos consumidos por ejemplar de cada especie. En este caso el valor de P fue de 0.4633, lo que indicó que no hay diferencia significativa entre el número de presas consumidas por ejemplar de cada especie ya que se encontró de entre dos y cuatro presas por estómago. Posteriormente se realizó un boxplot para corroborarlo (Figura 6).

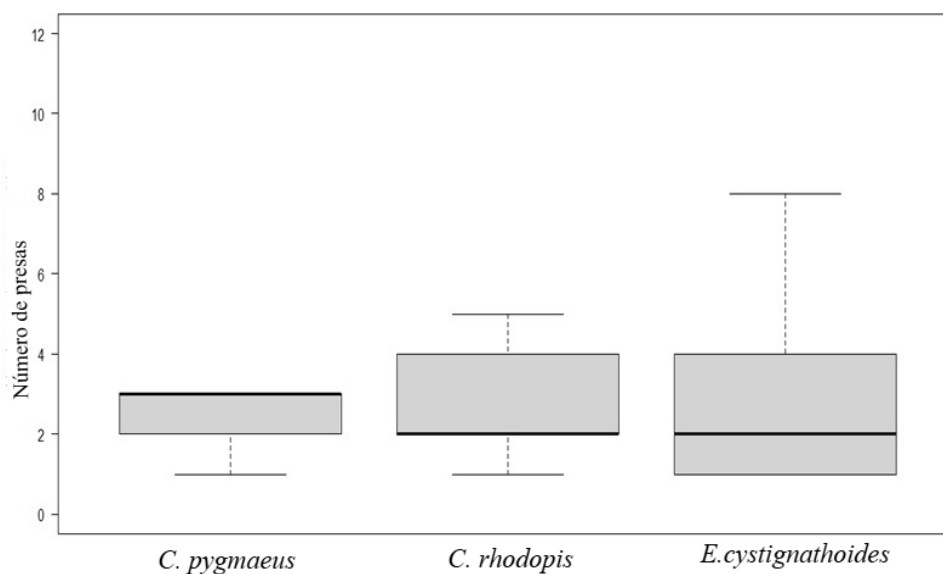


Figura 6. Comparación del promedio de presas consumidas por ejemplar de las tres especies de ranas estudiadas.

Obtuvimos un total de 126 presas consumidas por las tres especies de ranas, agrupadas en 20 categorías taxonómicas a

nivel Orden, una categoría registrada como larvas y otra sin determinar (SD), englobados en nueve Clases: Insecta, Diplopoda, Arachnida, Chilopoda, Collembola, Gastropoda, Clitellata, Malacostraca y Entognatha (Tabla 1). Las categorías consumidas en común por las tres especies de ranas a nivel orden fueron Orthoptera, Hymenoptera, Diptera, Hemiptera, Julida e Isopoda (Figura 7). Obtuvimos un total de 24 Familias, 19 registradas para *C. rhodopis*, 11 para *E. cystignathoides* y ocho para *C. pygmaeus* (Tabla 2).

Tabla 1. Categorías taxonómicas a nivel Clase y Orden de *C. rhodopis*, *E. cystignathoides* y *C. pygmaeus*.

Categoría		Especies		
Clase	Orden	<i>C. rhodopis</i>	<i>E. cystignathoides</i>	<i>C. pygmaeus</i>
Insecta	Orthoptera	X	X	X
	Coleoptera	X	X	
	Hymenoptera	X	X	X
	Blattodea	X	X	
	Diptera	X	X	X
	Hemiptera	X	X	X
Diplopoda	Julida	X	X	X
	Polydesmida	X		
Arachnida	Araneae	X	X	
	Opiliones	X		
	Trombidiformes			X
	Sarcoptiformes		X	
Chilopoda	Lithobiomorpha	X		
	Geophilomorpha	X		X
Collembola	Entomobryomorpha	X	X	
	Symphyleona		X	
Gastropoda	Stylommatophora		X	X
Malacostraca	Isopoda	X	X	X
Entognatha	Diplura			X
Clitellata	Crassiclitellata	X		
Larvas		X	X	
SD		X		
(SD) Sin determinar				

Tabla 2. Categorías taxonómicas a nivel Familia de *C. rhodopis*, *E. cystignathoides* y *C. pygmaeus*.

Categoría	Especies			
	Familia	<i>C. rhodopis</i>	<i>E. cystignathoides</i>	<i>C. pygmaeus</i>
Gryllacrididae	X	X		
Gryllidae	X	X		
Scarabaeidae	X			
Tenebrionidae	X			
Staphylinidae	X			
Curculionidae		X		
Formicidae	X	X	X	
Ichneumonidae	X	X		
Blattidae	X	X		
Cecidomyiidae	X			
Phoridae			X	
Anthocoridae	X	X	X	
Rhopalidae	X			
Aphididae		X		
Blaniulidae	X	X	X	
Trychopolydesmidae	X			
Agelenidae	X			
Cosmitidae	X			
Erythraeidae			X	
Henicopidae	X			
Geophilidae	X		X	
Entomobryidae	X	X		
Trichoniscidae	X	X	X	
Heterojapygidae			X	
TOTAL DE FAMILIAS		19	11	8



Figura 7. Identificación de ortóptero en microscopio estereoscópico.

Para ver el tamaño de las presas expresado como volumen (mm^3), se tomaron en cuenta solo a las presas completas. La prueba de normalidad Shapiro-Wilk arrojó un valor de $P = 3.214e^{-15}$ por lo tanto los resultados no fueron normales; por lo que se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar el promedio del volumen de las presas consumidas por cada especie. El valor de P fue de 0.00039, lo que indicó que sí hubo diferencias significativas entre el tamaño de las presas consumidas por las tres especies de ranas. La media marginal estimada de las presas consumidas fue de $1.06 \pm 0.327 \text{ mm}^3$ para *C. pygmaeus*, $4.28 \pm 0.739 \text{ mm}^3$ para *C. rhodopis* y $1.59 \pm 0.376 \text{ mm}^3$ para *E. cystignathoides*. Los límites de confianza inferiores y superiores se empalmaron entre las presas consumidas por *C. pygmaeus* ($0.659\text{--}2.74 \text{ mm}^3$) y *E. cystignathoides* ($1.079\text{--}3.0 \text{ mm}^3$), mientras que *C. rhodopis* consumió presas de mayor tamaño que las otras dos especies en el 95% de los casos ($3.189\text{--}6.52 \text{ mm}^3$) (Figura 8).

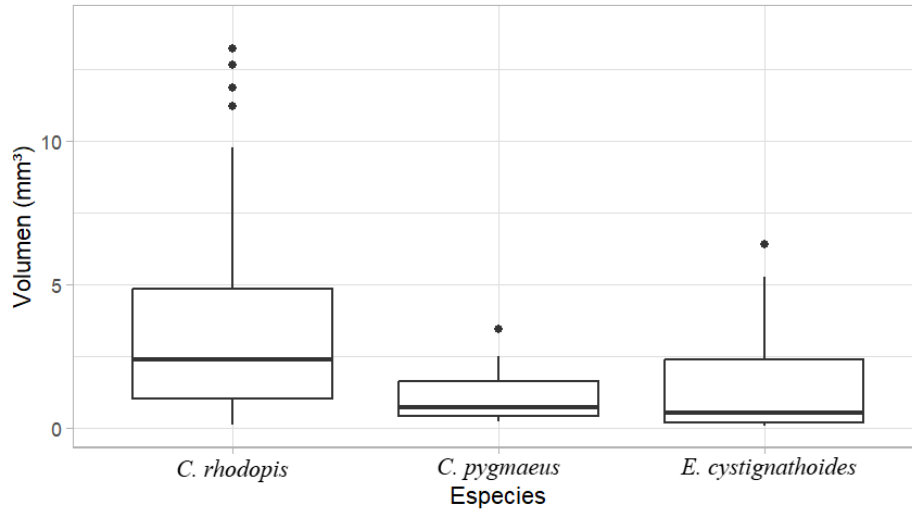


Figura 8. Comparación entre el volumen (mm^3) de las presas consumidas por las tres especies de ranas.

Dieta por especie

Craugastor rhodopis

De los 30 individuos que presentaron contenido estomacal se determinaron 25 (83.33%), mientras que en los otros cinco (16.67%) solo contenían algún tipo de residuo vegetal.

Se identificaron un total de 72 presas agrupadas en siete clases taxonómicas: Insecta, Diplopoda, Arachnida, Chilopoda, Collembola, Clitellata y Malacostraca, donde se englobaron a un total de 15 categorías taxonómicas a nivel Orden, además de las categorías catalogadas como larvas y SD (sin determinar). Las categorías con mayor abundancia relativa e índice de importancia a nivel orden fueron Orthoptera, Hemiptera, Julida e Hymenoptera ya que no hubo diferencias en cuanto a los porcentajes (Figura 9), mientras que para el volumen Crassiditellata tuvo el porcentaje más alto (19.41%) seguido de Orthoptera (17.79%) y Julida (15.07%) (Tabla 3).

Tabla 3. Listado del N, número de presas por categoría; Ai%, abundancia relativa; FO%, frecuencia de ocurrencia; V%, volumen y el IIR%, índice de importancia relativa de la dieta de las categorías a nivel Orden consumidas por *C. rhodopis*.

Orden	N	Ai%	FO%	V%	IIR%
Orthoptera	14	19.4	17	17.79	18.07
Hemiptera	10	13.9	13.2	7.28	11.46
Julida	10	13.9	11.3	15.07	13.43
Hymenoptera	8	11.1	13.2	5.83	10.05
Coleoptera	7	9.7	11.3	11.8	10.95
Entomobryomorpha	5	6.9	3.8	0.53	3.75
Diptera	4	5.6	5.7	1.79	4.34
Blattodea	3	4.2	5.7	6.46	5.43
Isopoda	2	2.8	3.8	1.67	2.74
Crassiclitellata	2	2.8	1.9	19.41	8.02
Araneae	1	1.4	1.9	0.34	1.21
Geophilomorpha	1	1.4	1.9	0.83	1.37
Opiliones	1	1.4	1.9	1.05	1.44
Polydesmida	1	1.4	1.9	0.47	1.25
Lithobiomorpha	1	1.4	1.9	3.79	2.36
Larvas	1	1.4	1.9	5.1	2.79
SD	1	1.4	1.9	0.77	1.35

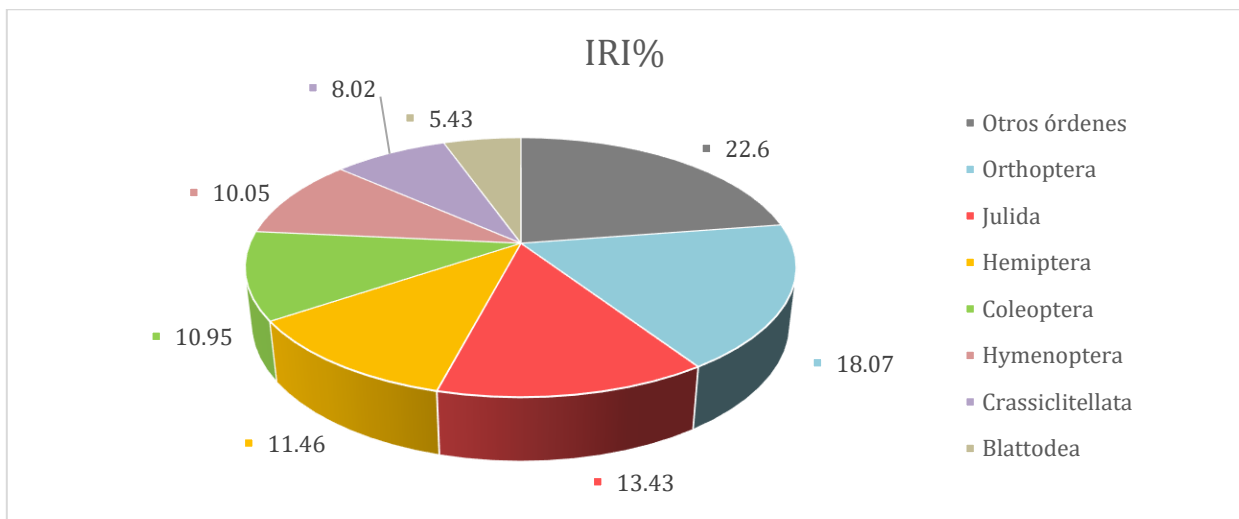


Figura 9. Porcentaje del índice de importancia relativa (IIR) de las presas consumidas por *C. rhodopsis* a nivel Orden.

Eleutherodactylus cystignathoides

De los 16 individuos que presentaron contenido estomacal se determinaron 14 (87.5%), mientras que en los restantes (12.5%) solo contenían materia vegetal.

Se identificaron 36 presas agrupadas en cinco clases: Insecta, Diplopoda, Arachnida, Collembola y Malacostraca, englobando a 12 categorías taxonómicas nivel Orden, además de la categoría larvas. Las presas con mayor abundancia en los contenidos estomacales pertenecieron a los órdenes: Julida, Orthoptera y Hemiptera (Tabla 4), mientras que para el índice de importancia fue Julida, Orthoptera y Blattodea (Figura 10), igualmente fueron las categorías más representativas en el volumen (Tabla 4).

Tabla 4. Listado del N, número de presas por categoría; Ai%, abundancia relativa; FO%, frecuencia de ocurrencia; V%, volumen y el IIR%, índice de importancia relativa de la dieta de las categorías a nivel Orden consumidas por *E. cystignathoides*.

Orden	N	Ai%	FO%	V%	IRI%
Julida	7	19.4	18.8	29.01	22.4
Orthoptera	5	13.9	12.5	23.15	16.51
Hemiptera	4	11.1	12.5	4.57	9.39
Blattodea	3	8.3	9.4	21.18	12.96
Entomobryomorpha	3	8.3	6.3	1.57	5.38
Araneae	2	5.6	6.3	0.49	4.1
Diptera	2	5.6	6.3	2.58	4.8
Coleoptera	2	5.6	6.3	5.42	5.74
Isopoda	2	5.6	6.3	1.33	4.38
Sarcoptiformes	2	5.6	3.1	0.73	3.14
Larvas	2	5.6	6.3	6.79	6.2
Symphyleona	1	2.8	3.1	0.18	2.03
Hymenoptera	1	2.8	3.1	3.01	2.97

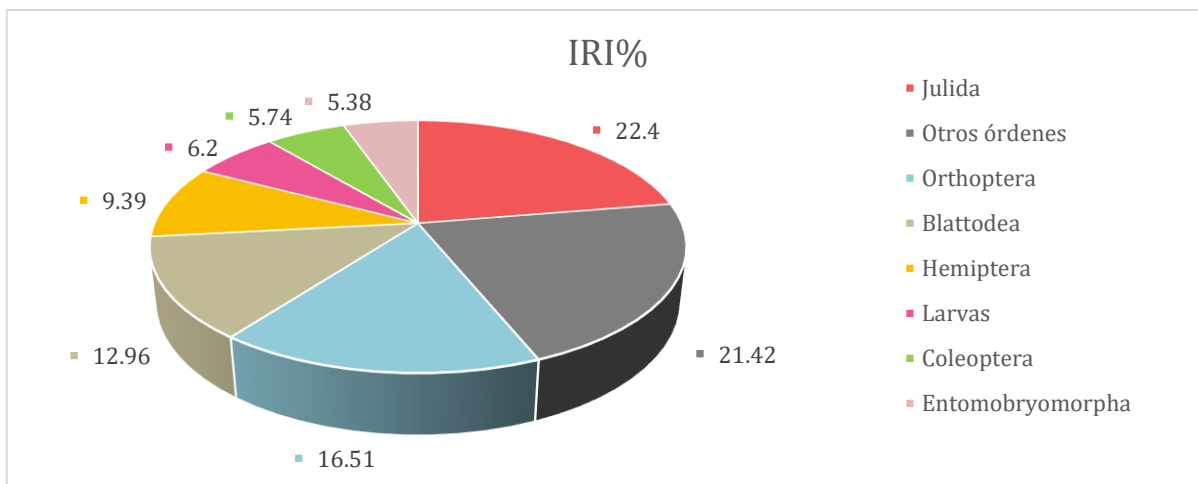


Figura 10. Porcentaje del índice de importancia relativa (IIR) de las presas consumidas por *E. cystignathoides* a nivel Orden.

Craugastor pygmaeus

De los seis individuos que presentaron contenido estomacal se determinaron cinco (83.3%), mientras que uno (16.7%) sólo contenía materia vegetal.

En la dieta de *C. pygmaeus* se identificaron un total de 18 presas agrupadas en siete clases: Insecta, Diplopoda, Arachnida, Malacostraca, Gastropoda, Chilopoda y Entognatha que integró a diez órdenes. Para la abundancia presentó preferencia por la categoría Stylommatophora (22.2%), mientras que no hubo una categoría que destacara sobre las demás en cuanto a la frecuencia de ocurrencia, en tanto al volumen fue Geophilomorpha y Hemiptera (Tabla 5) y para el índice de importancia Stylommatophora, Geophilomorpha y Hemiptera fueron las más destacables (Figura 11).

Tabla 5. Listado del N, número de presas por categoría; Ai%, abundancia relativa; FO%, frecuencia de ocurrencia; V%, volumen y el IIR%, índice de importancia de la dieta de las categorías a nivel Orden consumidas por *C. pygmaeus*.

Orden	N	Ai%	FO%	V%	IRI%
Stylommatophora	4	22.2	12.5	9.22	14.65
Julida	2	11.1	12.5	11.23	11.61
Geophilomorpha	2	11.1	12.5	22.38	15.33
Diptera	2	11.1	12.5	6.63	10.08

Isopoda	2	11.1	12.5	3.6	9.07
Hemiptera	2	11.1	12.5	23.93	15.85
Hymenoptera	1	5.6	6.3	4.67	5.49
Orthoptera	1	5.6	6.3	4.32	5.38
Diplura	1	5.6	6.3	11.3	7.7
Trombidiformes	1	5.6	6.3	2.73	4.85

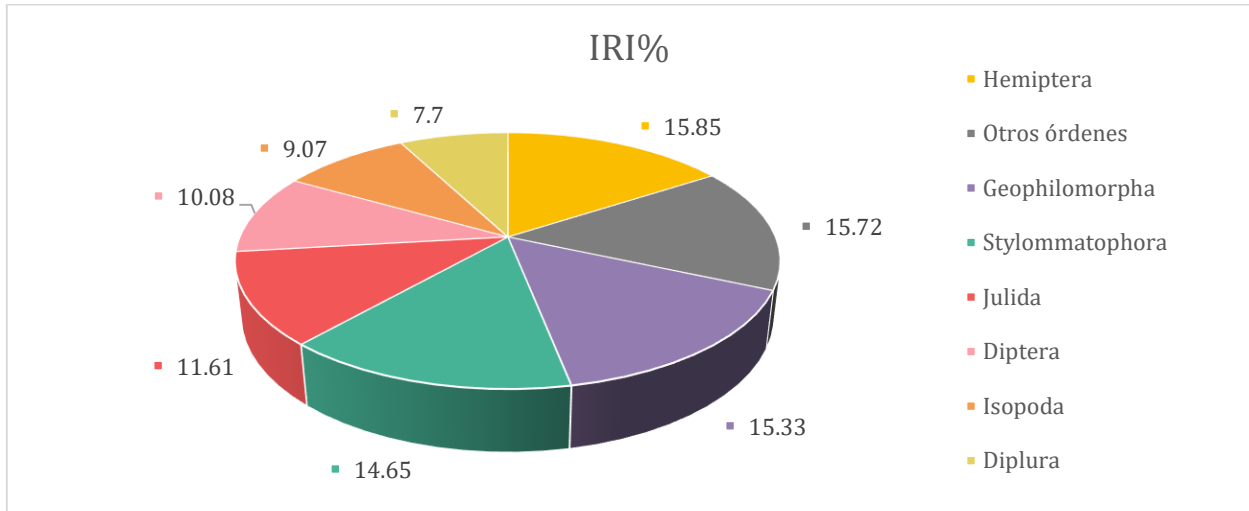


Figura 11. Porcentaje del índice de importancia relativa (IIR) de las presas consumidas por *C. pygmaeus* a nivel Orden.

Solapamiento de nicho trófico

Para comparar el uso de los recursos tróficos por tipo de presa entre *C. rhodopis*, *C. pygmaeus* y *E. cystignathoides* se calculó el índice de Pianka. Se obtuvo un valor de 0.48 al comparar *C. pygmaeus*, con *C. rhodopis* y *E. cystignathoides* considerado como un solapamiento bajo. Mientras que se notó un solapamiento alto entre *C. rhodopis* y *E. cystignathoides*, con valor de 0.82 (Figura 12).

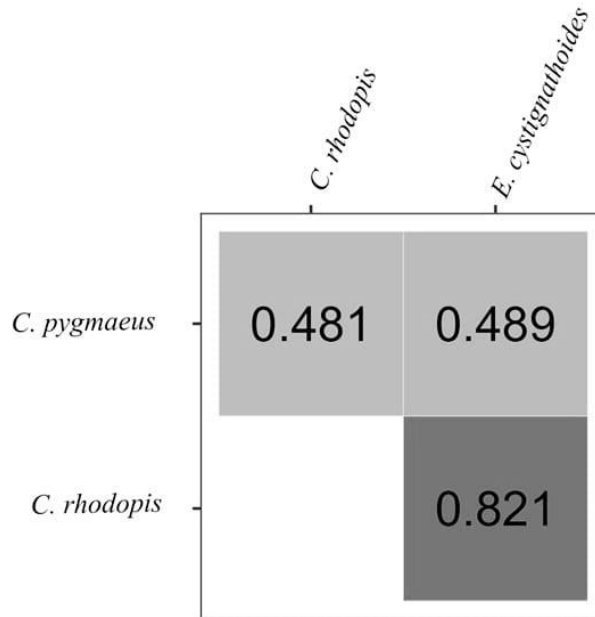


Figura 12. Solapamiento de nicho trófico entre *C. rhodopis*, *E. cystignathoides* y *C. pygmaeus*.

DISCUSIÓN

Casi la mitad 52 (58%) de los individuos colectados presentaron contenido estomacal mientras que 38 (42%) no, esto difiere con el estudio de García-R *et al.* (2015), quienes trabajaron con un ensamble del género *Pristimantis*, de los 154 individuos colectados sólo 13 tuvieron sus estómagos vacíos. Con respecto al contenido estomacal por especie, poco más de la mitad de las tres especies estudiadas presentaron contenido estomacal, *C. rhodopis* (58.8%), *E. cystignathoides* (53.3%) y *C. pygmaeus* (66.7%) lo que indicó un comportamiento de acecho, que se confirma con el porcentaje de estómagos sin contenido estomacal. Estos resultados coinciden con *E. zeus*, *C. raniformis* y *C. lineatus* (García-Padrón *et al.*, 2021; Blanco-Torres *et al.*, 2015; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011) los cuales presentaron un promedio de 64.01% con contenido estomacal.

El número de presas encontradas en las tres especies fue muy similar ya que presentaron de dos a cuatro presas por estómago. Las especies que se encontraron dentro de este rango

fueron *E. zeus* y *C. lineatus* (García-Padrón et al., 2021; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011) presentando un promedio de 2.5 presas por estómago. La diversidad de presas consumidas por las tres especies osciló entre diez órdenes distintos para *C. pygmaeus*, 12 órdenes para *E. cystignathoides* y 15 para *C. rhodopis*, lo que concuerda con la descripción de un cazador de acecho y generalista como lo mencionan Almeria y Nuñez (2013) ya que las tres especies tuvieron una dieta variada.

La dieta de *C. rhodopis* se basó principalmente en el consumo de Orthoptera, Hemiptera y Julida, seguidos de Hymenoptera y Coleoptera; esto coincide con los resultados obtenidos por Luría-Manzano et al. (2019) ya que la categoría que obtuvieron con mayor consumo fue Orthoptera. En el número de presas por estómago obtuvieron 2.8 presas y en el presente estudio encontramos de dos a cuatro presas. Lo que difirió completamente con los resultados de este trabajo, fue que solo el 58.8% de los individuos presentó contenido estomacal con un total de 72 presas, mientras que el de ellos fue de 85.7% con contenido estomacal con 181 presas obtenidas. También difirió en cuanto al volumen, ya que obtuvimos un promedio de 4.28 mm³ mientras que el de ellos fue de 31.6 mm³. Cabe mencionar que la categoría con mayor volumen obtenida en esta investigación fue Crassiclitellata (48.1 mm³), seguida de Orthoptera (44.1 mm³) mientras que en el de Luría-Manzano et al. (2019) Orthoptera obtuvo el mayor volumen.

C. pygmaeus aparentemente presentó una preferencia por Stylommatophora ya que en cuanto a la abundancia obtuvo el mayor porcentaje (22.2%) a comparación de las otras categorías, pero al evaluar la frecuencia de ocurrencia, fue similar a los órdenes de Julida, Geophilomorpha y Hemiptera (12.5%), pues los estilomatóforos se encontraron consumidos por dos individuos al igual que los órdenes antes mencionados. Para el volumen fue Geophilomorpha (22.3%) y Hemiptera (23.9%), al igual que el índice de importancia, Geophilomorpha (15.33%) y Hemiptera (15.85%) además de Stylommatophora (14.6%), lo cual indica que no existe una mayor preferencia por Stylommatophora que por otras categorías de presas además de que optaron por presas de tamaño más pequeño que *C. rhodopis* ya que el 95% de sus presas consumidas tuvieron un tamaño entre 0.659 y 2.74 mm³ y un promedio de 1.06 mm³.

Las categorías más consumidas por *C. rhodopis* coinciden con los resultados reportados de varias especies que pertenecen al género *Craugastor* (*C. raniformes*, Blanco-Torres et al., 2015; *C. lineatus*, Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011; *C. alfredi*, Luria-Manzano y Ramírez-Bautista, 2017; *C. rhodopis*, Luria-Manzano et al., 2019; *C. berkenbuschii*, Ríos-Rodas et al., 2023) pues reportaron que las presas más consumidas por las especies estudiadas son los ortópteros. En el caso de *C. pygmaeus* fue distinto, en este estudio se presentaron categorías completamente diferentes y esto se puede deber a que el rango de tamaño (LHC) entre *C. rhodopis* (36.7 a 43.3 mm, Hedges et al., 2008 y Streicher et al., 2014) y *C. pygmaeus* (18 mm, Hedges et al., 2008 y L. Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010), son diferentes; además de que *C. pygmaeus* optó por presas de un menor volumen ($1.06 \pm 0.327 \text{ mm}^3$) a diferencia de *C. rhodopis* ($4.28 \pm 0.739 \text{ mm}^3$).

E. cystignathoides presentó preferencia por Julida, Orthoptera y Blattodea. En cuanto a los resultados reportados por especies del género *Eleutherodactylus* (*Eleutherodactylus zeus*, García-Padrón et al., 2021) solo existió coincidencia en la categoría de Orthoptera. Sin embargo, para aseverar una categoría por la cual se hayan inclinado más, hacen falta más trabajos enfocados en la dieta de este género. El volumen de las presas consumidas tuvo un promedio de $1.59 \pm 0.376 \text{ mm}^3$ y límites de confianza de $1.079 - 3 \text{ mm}^3$ resultados que se empalman con los límites de confianza de *C. pygmaeus* ($0.659 - 2.74 \text{ mm}^3$). Lo que indicó que estas dos especies consumieron el 95% de presas de tamaños muy parecidos. Esto se puede deber a la similitud entre el tamaño (LHC) que tienen *E. cystignathoides* (20 mm, CONABIO, s.f y Hedges et al., 2008) y *C. pygmaeus* (18 mm, Hedges et al., 2008 y L. Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010).

Se obtuvo un grado de solapamiento de nicho trófico de 0.821 entre *C. rhodopis* y *E. cystignathoides* lo que indicó un solapamiento alto, esto sucedió también con el trabajo de García-R et al. (2015) pero de las 15 especies solo *P. palmeri* presentó solapamiento con *P. erythropleura* (0.69) y con *P. myops* y *P. orpacobates* (0.64). De igual manera Castillo-González (2012) en su estudio con *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos*, recabaron resultados arriba de 0.78 en las diferentes localidades muestreadas. Esto se debe a que las especies presentaron un tipo de dieta generalista sumándole a esto la variedad de recursos que les brinda el lugar y su

disponibilidad, esto hace que por ende el grado de solapamiento sea alto. A pesar de que *C. rhodopis* y *E. cystignathoides* hayan tenido un solapamiento alto, no podemos asegurar que estén compitiendo directamente por los recursos ya que en la comparación del volumen consumido en mm³ difieren completamente pues *C. rhodopis* consumió presas de mayor tamaño (4.28 mm³ ± 0.739 mm³) que *E. cystignathoides* (1.59 ± 0.376 mm³); así que pueden estar alimentándose de las mismas categorías de presas, pero no del mismo tamaño.

En cuanto a *C. pygmaeus* con *C. rhodopis* y *E. cystignathoides*, se obtuvo un valor de 0.48, considerado como un solapamiento bajo. Sin embargo, se encontraron empalmes en el tamaño de las presas consumidas por *C. pygmaeus* (0.659 - 2.74 mm³) y *E. cystignathoides* (1.079 - 3 mm³), ya que los límites de confianza se empalmaron en el tamaño de las presas, pero no hubo solapamiento en las categorías de presas consumidas, lo que sugiere una ausencia de competencia directa por los recursos entre estas especies.

CONCLUSIONES

Se obtuvieron 20 categorías taxonómicas a nivel Orden consumidas de manera general. Los órdenes consumidos con mayor abundancia relativa fueron Orthoptera, Hemiptera y Julida; donde las categorías consumidas en común por las tres especies de ranas fueron Orthoptera, Hymenoptera, Diptera, Hemiptera, Julida e Isopoda.

Para el índice de importancia relativa las presas más relevantes fueron Orthoptera, Julida y Coleoptera para *C. rhodopis*; Julida, Orthoptera y Blattodea para *E. cystignathoides* y Stygommatophora, Geophilomorpha y Hemiptera para *C. pygmaeus*.

No se encontró diferencia en el número de presas consumidas entre las tres especies, ya que consumieron de dos a cuatro presas. Pero sí se encontraron diferencias significativas entre el volumen de las presas consumidas por *C. rhodopis* con *C. pygmaeus* y *E. cystignathoides*, ya que *C. rhodopis* consumió presas de un tamaño mayor, mientras que *C. pygmaeus* y *E. cystignathoides* consumieron presas del mismo tamaño.

En cuanto al solapamiento de nicho trófico *C. rhodopis* y *E. cystignathoides* tuvieron un valor alto, ya que consumieron categorías taxonómicas muy parecidas pero no consumieron presas del mismo tamaño, lo que significa que no necesariamente existe una competencia directa por los recursos entre estas dos especies y puede depender también de la disponibilidad de los recursos, lo que sucede también entre *C. pygmaeus* y *E. cystignathoides*, pues consumieron presas casi del mismo tamaño, pero no las mismas categorías taxonómicas.

LITERATURA CITADA

- Academia Lab. (2025). *Craugastor rhodopis*. Enciclopedia. consultado el 09 de agosto de 2025. <https://academia-lab.com/enciclopedia/craugastor-rhodopis/>
- Ahumada-Carrillo, I., Arenas-Monroy, J., Fernández-Nava, F. y Vázquez-Huizar, O. (2013). Nuevos registros de distribución para la rana ladrona pigmea *Craugastor pygmaeus* (Terrana: Craugastoridae) en el occidente de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1338-1342. DOI: 10.7550/rmb.35774
- Almeria, M. y Nuñez, O. (2013). Diet of seven anuran species (Amphibia: Anura) in Agusan Marsh, Mindanao, Philippines. *International Journal of the Bioflux Society*. 5(1): 116-126.
- Alvarado-Zink, A. (2023). El ciclo vital de ¿ranas y sapos? *Herpetología mexicana*. 5: 17-26.
- Alves-dos-Santos, T., Rodriguez-Forti, L. y Felgueiras-Napoli, M. (2021). Feeding habits of the Robber Frog *Pristimantis paulodutraei* (Bokermann, 1975) in northeastern Brazil. *Biota Neotropica*. 21(2). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-1098>
- Amphibiaweb. (2024). Información sobre biología y conservación de anfibios. Consultado el 10 de abril de 2024. <https://amphibiaweb.org/lists/Craugastoridae.shtml>
- Amphibiaweb. (2024). Información sobre biología y conservación de anfibios. Consultado el 23 de abril de 2024. <https://amphibiaweb.org/lists/Eleutherodactylidae.shtml>
- Amphibiaweb. (2025). Especies de anfibios en cifras. Consultado el 30 de julio de 2025. <https://amphibiaweb.org/amphibian/speciesnums.html>
- Balderas-Valdivia, C. y González-Hernández, A. (2025). Inventario de la Herpetofauna en México. Consultado el 29 de Julio de 2025. www.herpetologiamexicana.org/inventario-de-especies/
- Biavati, G., Wiederhecker, H. y Colli, G. (2004). Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*. 38(4): 510-518.
- Blanco-Torres, A., Duré, M., y Bonilla, M. (2015). Dieta de *Craugastor raniformis* Boulenger (Anura: Craugastoridae) en área con bosque seco tropical del Norte de Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*. 31(2): 331-332.
- Calderón-Mandujano, R. (2011). Estrategia para el manejo de anfibios sujetos a uso en México. En Sanchez, O., Zamorano, P., Peters,

- E. y Moya, H. (Ed.), Temas sobre conservación de vertebrados silvestres en México. pp. 71-82.
- Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, G. (2010). *Anfibios y reptiles del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Tlalpan, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <http://www.biodiversidad.gob.mx>
- Castillo-González, A. (2012). Ecología trófica de dos especies de ranas de desarrollo directo del género *Oreobates* de las Yungas del noreste de Argentina. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Asunción.
- Cervantes-Mayagoitia, J. y Huacuja-Zamudio, A. (2020). Guía de ácaros e insectos herbívoros de México, Vol. 4. Ácaros e insectos antófagos y carpófagos de importancia agrícola y forestal. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Colín-Martínez, J. y Pineda-López, R. (2023). Herpetofauna en un paisaje rural de la Sierra Madre Oriental, San Luis Potosí, México. *Revista latinoamericana de herpetología*. 6(2): 136-149. <https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2023.2.387>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Biodiversidad mexicana (5 de enero de 2022). Bosques nublados. Consultado el 26 de marzo de 2024. <https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueNublado>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2010). *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 197 pp. México D.F., México
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (s.f.). Bosques Mesófilos de la Sierra Madre Oriental. Consultado el 26 de marzo de 2024. http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/documentos/rtp_102.pdf
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (s.f.). Ranita chirriadora del Río Bravo. Consultado el 19 de marzo de 2025. <https://enciclovida.mx/especies/35028>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (s.f.). Catálogo de especies encontradas en campo. Consultado el 19 de marzo de 2025. http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/GT002_Anexo%20Catalogo%20especies.pdf

- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (s.f.). Rana de hojarasca. Consultado el 20 de marzo de 2025. <https://enciclovida.mx/especies/35386>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (s.f.). Rana ladradora pigmea. Consultado el 20 de marzo de 2025. <https://enciclovida.mx/especies/8013041>
- Cupul-Magaña, F. y Flores-Guerrero, U. (2016). Guía para la identificación de las familias de ciempiés (Myriapoda: Chilopoda) de México: una actualización. *Revista Bio Ciencias*. 4 (1): 40-51. <http://dx.doi.org/10.15741/revbio.04.01.04>
- Dietl, J., Engels, W. y Solé, M. (2009). Diet and feeding behaviour of the leaf-litter frog *Ischnocnema henselii* (Anura: Brachycephalidae) in Araucaria rain forests on the Serra Geral of Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of natural history*. 43(23-24): 1473-148.
- Dunham, A. (1983). Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. En Huey, R., Pianka, E. y Schoener, T. (Ed.), *Lizard ecology: studies of a model organism*. pp. 261-280. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Farina, R., Moser, C., Scali, S., De Oliveira, M., Witt, P. y Marques-Tozetti, A. (2023). Diet and trophic niche overlap of four syntopic species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae) in southern Brazil. *Acta Herpetologica*. 18(1): 37-43. DOI: 10.36253/a_h-11294
- Fontana-Barbosa, R., Both, C. y Hartz, S. (2022). Revisao do desenvolvimento direto em Anuros: a evolucao de uma estratégia reprodutiva. *Oecologia Australis*. 26(3): 411-423. <https://doi.org/10.4257/oeco.2022.2603.02>
- Frost, D. (2024). Craugastoridae. American Museum of Natural History. Consultado el 7 de abril de 2024. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Anura/Brachycephaloidea/Craugastoridae>
- Gallina-Tessaro, S. y López-González, C. (2011). Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Volumen I. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología, A.C. Querétaro, México.
- García-Padrón, Y., Boligán, M. y Barrero-Medel, H. (2021). Diet of the Cuban giant frog, *Eleutherodactylus zeus* (Anura: Eleutherodactylidae) in Viñales National Park, Cuba. *Cuad. Herpetol.* 35 (1): 43-51. doi: 10.31017/CdH.2021.(2020-035)
- García-R, J., Lucas-Velásquez, L., Cárdenas-Henao, H. y Posso-Gómez, C. (2012). Ecología alimentaria de la rana de lluvia endémica

- Pristimantis jubatus* (Craugastoridae) en el Parque Nacional Natural Munchique, Colombia. *Acta biológica Colombiana*. 17(2): 411-420.
- García-R, J., Posso-Gómez, C. y Cárdenas-Henao, H. (2015). Diet of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) from the Andes of western Colombia. *Acta biológica Colombiana*. 20(1): 79-87. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v20n1.41153>
- García-Solís, R., Herrera-Paniagua, P. y Rodríguez-Pérez, M. (2021). Ranas y sapos, el porqué de su conservación. *Ciencia*. 72(2): 64-71.
- Goldberg, J. y Vera-Candioti, F. (2019). Quisiera ser grande (sin metamorfosear en el intento). *Temas BGNOA*. 9(2): 55-63. http://eprints.natura.unsa.edu.ar/712/1/Goldberg_Javier.pdf
- Gual-Díaz, M. y Rendón-Correa, A. (2017). Los Bosques Mesófilos de Montaña de México. *Agro Productividad*. 10(1): 3-9. [oai:ojs.pkp.sfu.ca:article/930](https://ojs.pkp.sfu.ca/article/930)
- Hedges, S., Duellman, W. y Heinicke, M. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, Magnolia Press.
- Hernández-Díaz, J. (2011). Beauty does not always denote danger: Aposematic syndrome in the poison frog *Dendrobates auratus*. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes.
- Herrera-Lopera, J., Díaz-García, J., Pineda, E. y Cultid-Medina, C. (2021). Desde el suelo hasta el dosel: el papel ecológico de las ranas y los sapos. *Biodiversitas*. 155: 7-11. <https://www.researchgate.net/publication/350499955>
- Heyer, R., Donnelly, M., McDiarmid, R., Hayek, L, y Foster, M. (1994). Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Luría-Manzano, R., Oropeza-Sánchez, M., Aguilar-López, J., Díaz-García, J. y Pineda, E. (2019). Dieta de la rana de hojarasca *Craugastor rhodopis* (Anura: Craugastoridae): una especie abundante en la región montañosa del este de México. *Revista de Biología Tropical*. 67(1): 196-205. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v67i1.33135>
- Luría-Manzano, R. y Ramírez-Bautista, A. (2017). Diet comparison between rainforest and cave populations of *Craugastor alfredi* (Anura: Craugastoridae): does diet vary in contrasting habitats? *Journal of natural history*. 51(39-40): 2345-2354. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1366573>

- McGavin, G. (2000). Manuales de identificación. Insectos, arañas y otros artrópodos terrestres. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.
- Martínez-Coronel, M. y Pérez-Gutiérrez, M. (2011). Composición de la dieta de *Craugastor lineatus* (Anura: Craugastoridae) de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 27(2): 215-230.
- Muñoz-Alonso, L., López-León, N., Hórvath, A. y Luna-Reyes, R. (2013). Los anfibios. 305-308. En: La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas, México.
- Nájera-Rincón, M. y Souza, B. (2010). Insectos Benéficos. Guía para su Identificación. D.R. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).
- Nunes-de-Almeida, C., Batista-Haddad, C. y Toledo, L. (2021). A revised classification of the amphibian reproductive modes. *SALAMANDRA*. 57(3): 413-427.
- Ortega-Escalona, F. y Castillo-Campos, G. (1996). El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias*. 43: 32-39. Consultado el 24 de Abril de 2024, de <https://www.revistacienciasunam.com/pt/185-revistas/revista-ciencias-43/1748-el-bosque-mes%C3%B3filo-de-monta%C3%B1a-y-su-importancia-forestal.html>
- Palacios-Vargas, J., Mejía-Recamier, B. y De Oyarzabal, A. (2014). Guía ilustrada para los artrópodos edáficos. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. y Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 460-466. DOI: 10.7550/rmb.32027
- Pianka, E. (1973). Evolutionary ecology. Harper & Row. <https://www.yumpu.com/es/document/read/4410770/pianka-e-principios-de-la-ecologia-de-poblaciones>
- Pianka, E. (1974). Niche Overlap and Diffuse Competition. *PNAS*. 71(5): 2141-2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>
- Pineda-Arredondo, E. (2021). Los anfibios: animales con cualidades sorprendentes y útiles para la humanidad. Instituto de Ecología. <https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/ct-menu-item-25/ct-menu-item-27/17-ciencia-hoy/1270-los-anfibios-animales-con-cualidades-sorprendentes-y-utiles-para-la-humanidad>

- Pombal Jr., J.P. et al. (2018). *South American Journal of Herpetology*. 13(1): 1-12.
- Reyna-Bustos, O., Huerta-Martínez, F. y Serrano, J. (2021). El canto de anuncio del anuro más pequeño de México, la rana pigmea *Craugastor pygmaeus* (Anura: Craugastoridae). *Revista Latinoamérica de herpetología*. 04(2): 108-115. <https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2021.02.234>
- Ríos-Rodas, L., Centeno-Ruíz, C., Gerónimo-Torres, J., Jiménez-Pérez, N., Bustos-Zagal, M. y Pérez-De la Cruz, M. (2023). Uso de microhábitats y diversidad de presas consumidas por *Craugastor berkenbuschii* (Anura: Craugastoridae) en México. *Acta biológica Colombiana*. 28(1): 39-48. <https://doi.org/10.15446/abc.v28n1.95266>
- Rzedowski, J. (1996). Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*. 25: 25-44.
- Sandoval-Comte. (s.f.). Algunos modos reproductivos [Imagen]. Instituto de Ecología. <https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/2017-06-26-16-35-48/17-ciencia-hoy/1315-el-ranazutra-y-algunas-tecnicas-de-ligue-en-anfibios>
- Schoener, T. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*. 185(4145): 27-39.
- Solé, M. et al. (2019). *Biological Journal of the Linnean Society*. 127(4): 728-743.
- Streicher, J., García-Vázquez, U., Ponce-Campos, P., Flores-Villela, O., Campbell, J. y Smith, E. (2014). Evolutionary relationships amongst polymorphic direct-developing frogs in the *Craugastor rhodopsis* Species Group (Anura: Craugastoridae). *Systematics and Biodiversity*, 12(1): 1-22.
- Vitt, L. y Caldwell, J. (2014). *Herpetology: and introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
- Wake, D. y Koo, M. (2018). Anfibios. *Current Biology*. 28(21): 1237-1241. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.028>
- Wells, K. (2007). *The Ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press.
- Yañez-Muñoz, M., Batallas, D., Franco-Mena, D., Meza-Ramos, P., Oyagata, L., Padilla, D., Paucar, C., Reyes-Puig, J., Rodríguez, M., Urgilés-Merchán, M. y Vega-Yáñez, M. (2020). Anfibios en los Ecosistemas Andino-Tropicales de la Provincia de Carchi. Serie de Publicaciones del Gobierno Autónomo

Descentralizado Provincial del Carchi y el Instituto Nacional de Biodiversidad. Publicación Miscelánea N° 14:1-340. INABIO - GADPC.