



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

TESIS

**Dieta y atributos morfológicos de la rana
Rheohyla miotympanum en ambientes
contrastantes en la zona centro montañosa del
estado de Veracruz, México**

**Para obtener el grado de
Maestra en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación**

PRESENTA

Biol. Tonantzin Carmona Zamora

Director (a)

Dr. Aurelio Ramírez Bautista

Comité tutorial

Dra. Ana Paola Martínez Falcón
Dr. Ricardo Luría Manzano
Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

Mineral de la Reforma, Hgo. 19 de septiembre del 2024



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 03 de septiembre de 2024

Número de control: ICBI-AAB/561/2024

Asunto: Autorización de impresión.

MTRA. OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO
DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UA EH

El Comité Tutorial del nombre del producto que indique el documento curricular del programa educativo de posgrado titulado **“Dieta y atributos morfológicos de la rana *Rheohyla miotypanum* en ambientes contrastantes en la zona centro montañosa del estado de Veracruz, México”**, realizado por la sustentante **Tonantzin Carmona Zamora** con número de cuenta **483023** perteneciente al programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente
“Amor, Orden y Progreso”

El Comité Tutorial


Dr. Aurelio Ramírez Bautista
Vocal


Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández
Presidente


M. en C. Ricardo Luría Manzano
Secretario


Dra. Ana Paola Martínez Falcón
Suplente

LFRP/CIAF

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 40063, 40064 y 40065
aab_icbi@uaeh.edu.mx, maritzal@uaeh.edu.mx



uaeh.edu.mx

Agradecimientos

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista quien me aceptó como su alumna brindando su apoyo y oportunidades. Además, me ha enseñado e inducido en el compromiso, ética y responsabilidad en la investigación científica, así como en la vida diaria.

Al comité tutorial, el Dr. Ricardo Luría Manzano, Dra. Ana Paola y el Dr. Numa Pompilio por su seguimiento y aportaciones en favor de enriquecer y mejorar este trabajo de tesis. Así como por su disposición fuera de las fechas de tutoriales, donde me brindaron asesorías para enriquecer mi conocimiento y el trabajo escrito.

A mi mamá, papá y hermanos por darme su apoyo y amor incondicional a la distancia. Así como por ser mi soporte principal para alcanzar mis sueños y metas.

Agradezco infinitamente a mis compañeros de laboratorio de ecología del paisaje, principalmente el Dr. César, M. en. C. Israel y Biol. Lizzeth por apoyarme, escucharme y contribuir en algunos trabajos de investigación de mi formación académica. Fueron unos compañeros excepcionales que me enriquecieron mucho a lo largo de estos dos años.

A los colegas, futuros biólogos, maestros y doctores en ciencias que me apoyaron en las salidas de campo.

Al Sr. Arturo y a los dueños de los predios donde se llevaron a cabo los muestreos, por permitir el acceso a sus territorios.

Agradezco al bosque mesófilo de montaña, por permitirme sustraer información importante para su conservación y ser un ecosistema magnífico.

Al CONAHCYT por brindarme el apoyo económico en mis estudios de maestría, bajo las becas nacionales (Beca No. 821860).

Finalmente, a todos aquellos que estuvieron y formaron parte en alguna fase de desarrollo de este trabajo, pero que por alguna razón no llegaron al final de esto. Muchas gracias, en su momento fue muy importante su presencia y amor.

Contenido

Resumen	3
1. Introducción.....	4
2. Antecedentes.....	7
3. Justificación	11
4. Hipótesis	12
5. Objetivo General.....	13
5.1. Objetivos Particulares.....	13
6. Materiales y métodos.....	13
6.1 Descripción de <i>Rheohyla miotympanum</i> (Cope, 1863)	13
6.1.1. Taxonomía.....	13
6.1.2. Morfología.....	14
6.1.3. Distribución	14
6.2. Área y sitios de estudio.....	15
6.3. Métodos y técnicas de investigación en campo y laboratorio	16
6.3.1. Trabajo de campo	16
6.3.2. Trabajo de laboratorio	18
6.3.3 Análisis de datos.....	19
7. Resultados.....	22
7.1. Composición taxonómica de la dieta entre ambientes, temporadas y periodos anuales	22
7.2. Composición numérica y volumétrica de la dieta e interacción de redes tróficas entre ambientes, temporadas y periodos anuales.....	27
7.2. Electividad de presas entre ambientes y temporadas.....	32
7.3. Atributos morfológicos entre ambientes, temporadas y periodos anuales	34
8. Discusión	36
9. Conclusiones.....	41
10. Bibliografía.....	42
Anexo 1	54

Resumen

Los anfibios son sensibles a los cambios ambientales, como es la transformación del hábitat, que es una de las principales causas del deceso de las poblaciones de anfibios en el mundo. La transformación del hábitat puede alterar las interacciones ecológicas, como es la depredación que a su vez influye sobre la red trófica y atributos morfológicos de los organismos. Principalmente porque los recursos disponibles en el ambiente son alterados por la transformación del hábitat, así como por los cambios bióticos de las temporadas estacionales, como son lluvias y seca, y los periodos anuales. Estos cambios bióticos influyen sobre la composición de la dieta y atributos morfológicos de los anfibios. Algunas especies de anfibios son impactadas negativamente por dichos cambios bióticos, mientras que otras modifican y ajustan su dieta y atributos morfológicos para sobrevivir. En la zona centro montañosa del estado de Veracruz, se encuentra la rana *Rheohyla miotympanum*, que es endémica a México, y habita en ambientes conservados, como el bosque mesófilo de montaña, y transformados, como los pastizales para ganado. El objetivo de este trabajo fue analizar la dieta, electividad de presas y atributos morfológicos de ranas macho de la especie *R. miotympanum* en dos ambientes contrastantes durante la temporada de lluvias y seca por dos periodos anuales durante seca en la zona centro montañosa del estado de Veracruz. Las ranas macho consumen significativamente diferente número, volumen y categorías de presas, por ambientes, temporadas y periodos anuales. Asimismo, captura las presas abundantes y se modula con diferentes categorías de presas por ambiente, y temporadas, sus atributos morfológicos son mayores en ambiente conservado que en transformado, asimismo su tamaño corporal, peso y condición corporal son significativamente diferentes por temporadas y periodos anuales. Los resultados sugieren que las ranas consumen las presas disponibles que su morfología le permite capturar, además las ranas macho *R. miotympanum* forrajean de forma óptima. La calidad del alimento y sus atributos morfológicos podrían estar siendo influenciados por las variaciones sobre la precipitación y la temperatura de su hábitat por temporadas y periodos anuales.

1. Introducción

El estudio de la dieta de los organismos es importante debido a la información que proporciona sobre la dinámica e interacción entre el depredador y la presa dentro de la red trófica de una comunidad (Solé *et al.*, 2005; Whitfield y Donnelly, 2006). Por lo que, a través de la dieta de los organismos permite conocer el flujo de energía y las redes tróficas de las comunidades ecológicas (Solé y Rödder, 2010). Los vertebrados terrestres tienen un papel importante como depredadores, principalmente porque estabilizan y mantienen la diversidad de plantas, invertebrados e incluso de otros vertebrados (Terborgh, 1988; Hoffman *et al.*, 2010). Dentro de los organismos vertebrados están los anfibios, que en su mayoría poseen ciclos de vida bifásicos, es decir necesitan de ambientes acuáticos y terrestres, además son abundantes en ambientes tropicales (Duellman y Trueb, 1986; Wells, 2007). La importancia de los anfibios en los ecosistemas se relaciona con la interacción trófica (Pineda, 2007).

Los anfibios son organismos muy sensibles a los cambios ambientales (temperatura y humedad), ya que poseen una piel delgada y permeable que les permite el intercambio de agua y gases en el ambiente, asimismo son organismos ectotérmicos y de vagilidad reducida (Wyman, 1990; Stebbins y Cohen, 1995; Wells, 2007; Crump, 2010). Los anfibios son importantes dentro de la red trófica, principalmente por ser depredadores primarios de invertebrados, a su vez presas de algunos invertebrados y vertebrados, como son los peces, reptiles, aves, y mamíferos (Duellman y Trueb, 1986; Stebbins y Cohen, 1995). El grupo de los anfibios alberga a los anuros, los cuales poseen una dieta insectívora durante su etapa de adulto, sus principales presas son los artrópodos (Stebbins y Cohen, 1995; Wells, 2007; Solé y Rödder, 2010).

Se sabe que el hábitat de los anfibios se encuentra en un 80% en los bosques tropicales (FAO, 2022). Sin embargo, en la actualidad, los bosques se encuentran amenazados debido a la transformación del hábitat, que puede ser parcial o total, ocasionada por acciones humanas (FAO, 2020; 2022). La degradación del ecosistema, crecimiento urbano, deforestación y expansión de pastizales para ganado (PPG), son las principales actividades antropogénicas que transforman el hábitat de la flora y fauna (FAO, 2022), esto ha provocado la destrucción de más del 50% del hábitat de la vida silvestre (Primack *et al.*, 2001).

En las regiones tropicales del planeta se encuentra 45% del total de los bosques del mundo (FAO, 2020). El bosque mesófilo de montaña (BMM), se destaca por la alta

biodiversidad que alberga (Doumenge *et al.*, 1995). El BMM está conformado por árboles en varios estratos, abundancia de helechos y epífitas, además de lluvias frecuentes y neblina todo el año (Hamilton *et al.*, 1995; Rzedowski, 2006; Williams-Linera, 2012). En México, el BMM ocupa el 0.8% del territorio nacional (Williams-Linera, 2012), y alberga 113 especies endémicas de anfibios (Cruz-Elizalde *et al.*, 2022). Sin embargo, en México, la mitad de la cobertura arbórea del BMM ha sido transformada por el cambio de uso de suelo (Williams-Linera, 2012), provocando el deterioro del paisaje (Toledo-Aceves *et al.*, 2011; Cruz-Elizalde *et al.*, 2022).

La transformación del hábitat provoca que algunas especies de anuros sean desplazadas o desaparezcan al declinar sus poblaciones (Solé y Rödder, 2010; Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017), influyendo también sobre el sistema de artrópodos del ambiente (Sayer y Whitmore, 1991; Barberena-Arias *et al.*, 2012, Solé *et al.*, 2005). Estos cambios, en gran parte, son consecuencia de la transformación del hábitat que a su vez impacta en la disponibilidad de alimento, ausencia o presencia de competidores (Hirai y Matsui, 2001; Eterovick *et al.*, 2008). Por otra parte, también influye y altera la temperatura, humedad, precipitación y el viento de los ambientes (Hirai y Matsui, 2001; Eterovick *et al.*, 2008; Vitt y Caldwell, 2014). A pesar de los escenarios que se desarrollan por la transformación del hábitat, algunas especies de anuros y artrópodos toman ventajas sobre las nuevas características del ambiente transformado (Berazategui *et al.*, 2007; Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017, Le *et al.*, 2020).

Los anuros que sobreviven a la transformación del hábitat ajustan su dieta a las presas disponibles en el ambiente (Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2017; Borgues *et al.*, 2019; Le *et al.*, 2020, Ramírez-Valverde *et al.*, 2020). Por ejemplo, la rana *Elachistocleis bicolor* en el norte de Uruguay, sobrevive en plantación de eucalipto, plantación de pino, y en ambiente no forestado, consumiendo diferentes presas en cada ambiente (Berazategui *et al.*, 2007). Por otra parte, la dieta de los anuros también está influenciada por las épocas del año, ya que afecta la abundancia y presencia de las presas (Toft, 1980; Gelover *et al.*, 2001; Berazategui *et al.*, 2007). Por ejemplo, la dieta de la rana *Craugastor lineatus* de las montañas del norte de Chiapas, México, que consume mayor diversidad de presas en la temporada húmeda (junio a octubre) en comparación a la temporada seca (noviembre a mayo; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011).

Por otra parte, analizar la dieta por redes de interacción depredador-presa permite conocer las interacciones (conexiones) entre especies (nodos o vértices), asimismo provee información sobre los organismos que interactúan entre sí y si estos mantienen la estabilidad de la red (Martínez-Falcón *et al.*, 2019; Abarca-Arenas *et al.*, 2022). Además, conocer las redes de interacción trófica contribuyen a la comprensión de la funcionalidad de los sistemas ecológicos (Martínez-Falcón *et al.*, 2019) así como patrones del comportamiento en diferente tiempo y espacio (Abarca-Arenas *et al.*, 2022).

Las redes de la interacción depredador-presa pueden ser anidadas o modulares (Martínez-Falcón *et al.*, 2019; Abarca-Arenas *et al.*, 2022). Las redes anidadas son aquellas donde las especies que tienen múltiples interacciones (generalistas) o únicas (especialistas), las redes modulares son aquellas donde las especies presentan interacción más íntima con un grupo específico con respecto al resto de los individuos que conforman la comunidad (Martínez-Falcón *et al.*, 2019). La transformación del hábitat además de influir sobre la dieta, que proporciona energía para todas las actividades biológicas de los organismos, también tiene impacto sobre los atributos morfológicos de los anfibios como es el tamaño corporal (Longitud Hocico-Cloaca; LHC), peso, ancho de cabeza y mandíbula (Gelover *et al.*, 2001; Berazategui *et al.*, 2007; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2017; Le *et al.*, 2020). Debido a los cambios físicos, resultado de la remoción parcial o total de la vegetación, que provocan el incremento de la radiación solar, el deceso de la precipitación y humedad, así como la disminución de los cuerpos de agua (Lowe *et al.*, 2006, Olalla-Tárraga y Rodríguez, 2007). Por ejemplo, el tamaño de ranas macho puede disminuir debido a la pérdida de humedad en el ambiente y a su vez es influenciado por las alteraciones sobre el recurso alimenticio y temperatura del ambiente (Sheridan *et al.*, 2017).

Asimismo, la especie *Dendrosophus ebraccatus*, decrecen su tamaño corporal como respuesta a los cambios ambientales cuando el nivel de la transformación del hábitat es alto (Matías-Ferrer y Escalante, 2015). Asimismo, la LHC y el peso de los anuros cambia por temporadas y años (Tryjanowski *et al.*, 2006; Valenzuela-Sánchez *et al.*, 2015; Sheridan *et al.*, 2022). Donde a menor temperatura y mayor humedad, los atributos morfológicos son mayores (Olalla-Tárraga y Rodríguez, 2007; Valenzuela-Sánchez *et al.*, 2015; Sheridan *et al.*, 2022). Por otra parte, mediante el peso y la LHC de los organismos se puede estimar la condición corporal (CC), la cual está asociada a las reservas energéticas acumuladas en el

cuerpo del individuo y se asume como indicador de la calidad y salud animal (Peig y Green, 2009; Vera-Candioti *et al.*, 2019). En las poblaciones de anfibios, la CC presenta fluctuaciones derivadas del recurso alimento del ambiente, la calidad del agua, humedad en el ambiente y temperatura (Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017; Vera-Candioti *et al.*, 2019; Gelover *et al.*, 2001; Berazategui *et al.*, 2007; Le *et al.*, 2020).

Comprender el papel de los anfibios en las redes tróficas, mejora la habilidad para mantener y conservar los hábitats naturales que enfrentan los anfibios ante los cambios antropogénicos (Mahan y Johnson, 2007). La especie *Rheohyla miotympanum*, anuro arborícola endémico a México, habita en ambientes conservados del BMM y también en ambientes transformados (ej. cafetales bajo sombra; PPG) en la región centro montañosa del estado de Veracruz, México (Pineda y Halffter, 2004; Meza-Parral y Pineda, 2015). Por lo que, al analizar la dieta y atributos morfológicos de la rana en BMM y PPG, durante dos temporadas (lluvias y seca) y dos periodos anuales diferentes en BMM y PPG durante la temporada seca. Esto proveerá información sobre cómo se comporta la ecología trófica y atributos morfológicos de la especie en ambientes bajo la influencia de la transformación del hábitat. Asimismo, esta investigación permitirá a futuras investigaciones desarrollar estrategias para la conservación de la rana y su hábitat.

2. Antecedentes

Los anfibios son sensibles a los cambios ambientales (Duellman y Trueb, 1986; Stebbins y Cohen, 1995); sin embargo, algunas especies son capaces de permanecer en ambientes transformados, ajustando su dieta a las presas disponibles (Berazategui *et al.*, 2007; Peltzer *et al.*, 2010; Santana *et al.*, 2019; Le *et al.*, 2020). Esto se debe a que la transformación del hábitat influye sobre la abundancia y composición de la comunidad de invertebrados que hay en el ambiente (Tuttle *et al.*, 2009), lo que impacta sobre la selección de presas de los anfibios (Duellman y Trueb, 1986; Stebbins y Cohen, 1995). Las presas que los anfibios consumen son descritas en algunos atributos de la dieta (composición taxonómica de las presas, número de presas, volumen de las presas, frecuencia de aparición, y valor de importancia (IRI) de las presas; Berazategui *et al.*, 2007; Peltzer *et al.*, 2010; Le *et al.*, 2020).

Por ejemplo, en Argentina, en cultivo de soya (ambiente transformado), la rana *Odontophrynus americanus* consumió en mayor número las presas de los órdenes

Lepidoptera y Araneae, mientras que en bosque lluvioso las presas de mayor número fueron de los órdenes Isopoda y Pulmonata. Similarmente, la rana *Physalaemus albonotatus* en cultivo de soya consumió presas de formícidos y arácnidos en mayor número, mientras que en bosque consumió formícidos e isópodos (Peltzer *et al.*, 2010). Otro caso particular es la rana *Leptodactylus fuscus*, en Campo Grande, Brasil, que modifica su dieta de acuerdo con el ambiente. En sabana consume presas de los órdenes Scorpionidae e Isoptera, mientras que en zona urbana (ambiente transformado), consume presas de los órdenes Isopoda, Araneae, Chilopoda y Pulmonata (Santana *et al.*, 2019).

En Brasil, el sapo *Rhinella proboscidea*, en una reserva de bosque se alimentó con mayor frecuencia de presas de arácnidos, coleópteros y formícidos, pero también habita en una granja experimental, donde se alimenta con mayor frecuencia de las presas de formícidos y ortópteros (Rodrigues-Borges *et al.*, 2019). Similarmente, la rana *Craugastor alfredi*, en México, habita en remanente de bosque tropical perennifolio y consume en mayor volumen arácnidos y ortópteros. Por otro lado, en la entrada de una cueva, donde la vegetación está ausente, similar a los ambientes transformados, las ranas, consumen ortópteros y larvas de lepidópteros en mayor volumen (Luria-Manzano y Ramírez-Bautista, 2017). Por otra parte, las redes de interacción se han aplicado en dieta de anfibios, por ejemplo, en Croacia, analizaron el anidamiento y modularidad de las presas que consume una población de la especie *Salamandra atra prenzensis* y encontraron que, en las redes de interacción trófica los grupos formados por pequeños grupos de individuos comparten un tipo de presa que es raramente consumida por otros individuos de la población (Sunje *et al.*, 2022).

Algunas especies de anfibios modifican la composición de su dieta debido a que la presencia y abundancia de las presas disponibles en el ambiente se modifican por temporadas (Lopez *et al.*, 2009; Pérez-Almazán *et al.*, 2017, Vera-Candioti *et al.*, 2019). En Uruguay, Berazategui *et al.* (2007) encontraron que la rana *Elachistocleis bicolor* consume formícidos y termitas como presas dominantes en tres ambientes diferentes: plantación de eucalipto, plantación de pino y en ambiente no forestado, los cuales cambian su dominancia por temporadas. Asimismo, *Elachistocleis bicolor* en plantación de eucalipto, durante la temporada de lluvias (octubre a marzo) consume en mayor importancia de presas las hormigas, mientras que en temporada seca (abril a septiembre), las presas de mayor importancia son las termitas (Berazategui *et al.*, 2007). Otro ejemplo es la rana *Fritziana*

goeldii en Brasil, durante los meses de enero-abril consume presas de los órdenes Formicidae y Coleoptera, mientras que, en los meses de abril y junio, consume presas del orden Araneae (Guarabyra *et al.*, 2021).

De forma similar, la rana *Allobates marchesianus* en la Amazonía Peruana cambia su dieta por temporadas. Durante la temporada de lluvias, su dieta es especializada en presas de la familia Formicidae, mientras que en temporada seca su dieta es generalista (Toft, 1980). Otra rana que ajusta su dieta a las temporadas es la rana *Craugastor lineatus* en Chiapas, México, la cual en la temporada húmeda consume ácaros, dípteros, isópteros y lepidópteros, en cambio durante la temporada seca consume diplópodos, fásmidos, himenópteros, odonatos, pseudoescorpiones y socópteros (Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). Blanco-Torres *et al.* (2021) analizaron los contenidos estomacales de 19 especies de anuros al norte de Colombia, en los cuales encontraron diferencias en la composición de las presas capturadas por temporadas, donde en la temporada de lluvias consumen 93 familias mientras que en seca 78 familias.

En bosque de araucaria en Brasil, la rana *Dendrosophus minutus* también modifica su dieta por temporadas; sin embargo, las presas de los órdenes Diptera, Araneae y Lepidoptera, son predominantes durante todo el año mientras otras categorías de presas varían por temporadas (Leivas *et al.*, 2018). En Madagascar, la especie *Mantella laevigata* conforma su dieta principalmente de hormigas, pero su consumo varía por temporadas, durante la temporada seca el 84% del total de sus presas se conforma de formícidos mientras que en temporada de lluvias ocupan el 35% del total de presas (Moskowitz *et al.*, 2018).

Los atributos de la dieta de los anfibios también pueden variar por años (Toft, 1980; Berazategui *et al.*, 2007; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011; Le *et al.*, 2020). Ya que la precipitación y la temperatura se modifican por temporadas o estaciones, así como por años que, en adición a la transformación de hábitat, influyen en la presencia de diferentes presas de los anfibios en su hábitat (López-Bedoya *et al.*, 2023). Tal como la rana *Engystomops pustulosus* en pastizales de Colombia, que consume presas similares en diferente proporción numérica por años (López-Bedoya *et al.*, 2023). En el 2012 y 2022 se reportó mayor número de presas de las categorías Isoptera, Formicidae y Acari (González-Durán *et al.*, 2012; López-Bedoya *et al.*, 2023), mientras que en el año 2013 consumió presas

de la especie *Digitonthophagus gazella* (Blanco-Torres *et al.*, 2013). También la rana *Dryophytes japonicus* modifica su dieta por años, ya que en mayo de 1995 consumió presas del orden Diptera, las cuales estuvieron ausentes en su dieta en mayo de 1996, situación opuesta con las presas del orden Orthoptera que están presentes en la dieta de mayo de 1996 y ausentes en mayo de 1995 (Hirai y Matsui, 2000).

La disponibilidad de presas en el ambiente también tiene un papel importante dentro de la dieta de los anfibios (Solé y Röder, 2010; Vitt y Caldwell, 2014). En ambientes donde hay mayor disponibilidad de alimento, se encuentra un mayor número y diversidad de depredadores (Vitt y Caldwell, 2014). Por ejemplo, la rana *Pseudis minuta* en ambiente conservado consume mayor número de categorías de presa que en un ambiente agrícola, asimismo, la disponibilidad de presas es mayor en el ambiente conservado que en el transformado (Farina *et al.*, 2024). Algunas otras especies de anfibios seleccionan presas específicas (Tuttle *et al.*, 2009). En una plantación de cacao en Brasil, la rana *Leptodactylus spixi* prefiere capturar presas de los órdenes Orthoptera, Gasteropoda, Dermaptera, Isoptera y Oligochaeta (Solé *et al.*, 2019). En Brasil, la rana *Physalaemus lisei* tiene diferente composición de dieta por área de bosque que habita; sin embargo, en todos los sitios analizados tuvo preferencia por consumir presas del orden Coleoptera (Oliveira *et al.*, 2021). De forma similar, en Brasil en bosque Atlántico, la rana *Leptodactylus notoaktites* compone su dieta de mayor importancia de presas de hormigas y arácnidos; sin embargo, en electividad, la rana muestra preferencia por presas de los órdenes Ostracoda, Lepidoptera (larva) y Hemiptera (Moser *et al.*, 2022).

La transformación del hábitat y la dieta están estrechamente relacionadas con los atributos morfológicos de los anfibios, entre ellos destaca la LHC (Longitud Hocico-Cloaca), peso, y CC (condición corporal; Schäuble, 2004; Peig y Green, 2009; Battles *et al.*, 2013, Matías-Ferrer y Escalante, 2015; Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017; Rodrigues-Borges *et al.*, 2019). Por ejemplo, el tamaño de la rana *Scinax fuscovarius* se relaciona con el número total de presas por estómago (Da Silva *et al.*, 2021). Un patrón similar es manifestado por la rana *Craugastor berkenbuschii*, en la región del Uxpanapa-Chimalapas al sureste de México, donde se relaciona el tamaño y peso de la rana con el número y la masa (volumen) de las presas consumidas (Luría-Manzano *et al.*, 2022). Asimismo, la rana *Boana raniceps*, que posee una relación significativa entre su tamaño y el volumen de las presas consumidas

(Sant'Anna *et al.*, 2022), un patrón similar está presente en las especies *Ischnocnema henselii* y *Rhinella abei* (Moser *et al.*, 2022).

Asimismo, al noreste de España, las especies *Triturus marmoratus*, *Salamandra salamandra* y *Pelophylax perezi*, aumentan únicamente el tamaño en un ambiente urbano (transformado), mientras que *T. marmoratus* y *Lissotriton helveticus* aumentaron su CC en el ambiente transformado (Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017). Similarmente, el sapo *Rhinella proboscidea* en Brasil, en una reserva de bosque, tuvo menor tamaño corporal que cuando habita en una granja experimental (Rodrigues-Borges *et al.*, 2019). De forma opuesta, la especie *Dendrosophus ebbaccatus* en la reserva de la Biosfera de los Tuxtlas, Matías-Ferrer y Escalante (2015) encontraron que la CC de la especie decrece cuando aumenta la transformación del hábitat. Finalmente, algunas especies cambian sus atributos morfológicos por años (Ramírez-Bautista *et al.*, 2015; Vera-Candioti *et al.*, 2019). Tal es el caso de la rana *Pseudis minuta* que habita en un agroecosistema en Santa Fe, Argentina, donde los machos poseen mayor condición corporal en diciembre del 2013 y menor en noviembre del 2012 (Vera-Candioti *et al.*, 2019).

3. Justificación

Los anfibios son organismos sensibles a los cambios ambientales (Duellman y Trueb, 1986; Wells, 2007), y se consideran especies bioindicadoras de la calidad y salud del ambiente (Ramírez-Bautista *et al.*, 2021), que dependen de los cuerpos de agua y humedad del ambiente (Duellman y Trueb, 1986; Cruz-Elizalde *et al.*, 2016). En el BMM, se alberga un gran número de especies de anfibios (Tobar-Suárez *et al.*, 2021; Cruz-Elizalde *et al.*, 2022), esto se debe a que el BMM posee aspectos hidrológicos únicos (Manson, 2004; Toledo-Aceves, 2011). Ya que tiene una estructura vegetal compleja en diferentes estratos que aumentan la superficie de captación y condensación de la precipitación, que es abundante casi todo el año, y encauzada por las hojas, ramas y troncos llevando el agua captada hacia el suelo donde se retiene dentro del bosque propiciando opulenta humedad en el ecosistema (Manson, 2004; Bruijnzeel *et al.*, 2010; Williams-Linera, 2012). Los anfibios necesitan mantener su piel húmeda que permite el intercambio de gases con el ambiente y dependen de la temperatura ambiental para regular su temperatura metabólica (Duellman y Trueb, 1986).

A nivel mundial el BMM es de los ecosistemas más vulnerables (Ponce-Reyes, 2012), en México, el BMM ocupa el 0.8% del territorio (Williams-Linera, 2012); destacando la región sureste de México con mayor extensión de BMM y con mayor número de especies de anfibios (Toledo-Aceves, 2011). El estado de Veracruz forma parte de dicha región, y alberga el 37% de BMM del total de su territorio (Gómez-Díaz *et al.*, 2018) que resulta en poca cobertura comparada a otros tipos de bosque del territorio veracruzano (Williams-Linera, 2012). El BMM, en Veracruz, está severamente transformado, siendo las principales causas: la deforestación, el crecimiento urbano y la expansión de pastizales para ganado (Toledo-Aceves, 2011; Meza-Parral y Pineda, 2015; Torres-Hernández *et al.*, 2021).

A pesar de que los anfibios son sensibles a los cambios ambientales, algunas especies, como *R. miotympanum*, sobrevive y es abundante a la transformación del hábitat del BMM (Pineda y Halfpeter, 2004; Tobar-Suárez, 2012; Meza-Parral y Pineda, 2015). Sin embargo, se desconoce si su supervivencia se acompaña de modificaciones sobre la composición de su dieta y atributos morfológicos (Katsikaros y Shine, 1997; Solé y Rödder, 2010; Battles *et al.*, 2013; Cortés-Gomez *et al.*, 2016; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2017; Santana *et al.*, 2019; Le *et al.*, 2020). Ya que, los cambios sobre las condiciones ambientales actúan sobre cada especie (específicamente sobre cada población) de manera independiente (Pineda y Halfpeter, 2004).

La importancia de los anfibios en el BMM se relaciona en gran medida con lo que comen y con quien se los come (relación depredador-presa; Pineda, 2007) y cómo la interacción trófica se relaciona con su morfología (Costa-Pereira *et al.*, 2018). Por lo que, obtener información de la dieta de las poblaciones de anfibios en ambientes conservados como el BMM, comparada a ambientes transformados como el PPG, provee información sobre como las especies de anfibios se relacionan con los cambios ambientales y cómo estos influyen sobre sus interacciones ecológicas.

4. Hipótesis

La dieta y atributos morfológicos de *Rheohyla miotympanum* diferirán entre los ambientes contrastantes (BMM y PPG), temporadas (lluvias y seca) y periodos anuales (2020-2021; 2022-2023). Las ranas que habitan en BMM consumirán un mayor número de presas y

presentarán mayores atributos morfológicos. Además, la dieta y atributos morfológicos serán mayores durante la temporada de lluvias.

5. Objetivo General

Analizar la dieta (número, masa, frecuencia de aparición, índice de valor de importancia y categorías taxonómicas de las presas) y atributos morfológicos (tamaño corporal (LHC), peso y condición corporal (CC) de ranas macho de la especie *Rheohyla miotympanum* que habita en dos ambientes contrastantes (BMM y PPG) por temporadas (lluvias y seca) y dos periodos anuales en seca (2020-2021; 2022-2023) en la zona centro montañosa del estado de Veracruz.

5.1. Objetivos Particulares

- Determinar la composición taxonómica, número, volumen, frecuencia de aparición y valor de importancia de las presas consumidas por la rana *Rheohyla miotympanum* en BMM y PPG de ambas temporadas (lluvia y seca) y entre los dos periodos anuales (2020-2021; 2022-2023) en seca.
- Analizar la electividad de presas (artrópodos) de cada ambiente (BMM y PPG) y temporada (lluvias y seca) consumidas por las ranas *Rheohyla miotympanum*.
- Comparar los atributos morfológicos (LHC, peso y CC) de las ranas *Rheohyla miotympanum* del BMM y PPG de ambas temporadas (lluvia y seca) y entre los dos periodos anuales (2020-2021; 2022-2023) en seca.

6. Materiales y métodos

6.1 Descripción de *Rheohyla miotympanum* (Cope, 1863)

6.1.1. Taxonomía

Clase: Amphibia

Orden: Anura

Familia: Hylidae

Subfamilia: Hylinae

Género: *Rheohyla*

Especie: *Rheohyla miotympanum*

6.1.2. Morfología

La especie *Rheohyla miotympanum* (Figura 1) es una rana arborícola de tamaño mediano y actividad nocturna, las hembras de esta especie son de mayor longitud hocico-cloaca (LHC) que los machos (LHC hasta 51 mm en hembras y en machos hasta 38.4 mm). Su piel es lisa sobre el dorso y granulosa en la zona ventral, en general, tienen coloración verde pálida en el dorso y blanco en el vientre, presenta metacrosis (cambios en su coloración típica). Los dedos de la mano son palmeados en alrededor de un tercio y los dedos del pie son palmeados en tres cuartos. Flecos dérmicos ausentes sobre el exterior de los bordes de las extremidades anteriores y posteriores, prepollex no agrandado. Presenta una línea delgada distintiva de color blanco en el margen del labio superior, en los bordes exteriores del antebrazo y de los pies, así como por encima de la abertura anal (Duellman, 2001; Duellman *et al.*, 2016).

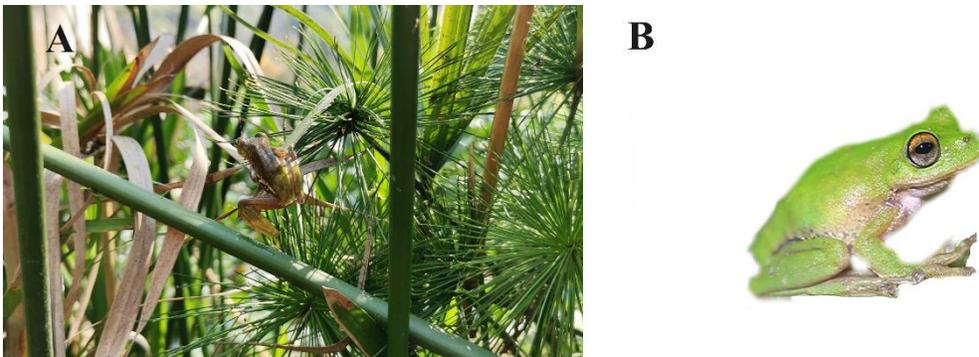


Figura 1. A. Rana macho *Rheohyla miotympanum* desde vista dorsal, B. Vista lateral de *Rheohyla miotympanum*. Fotografías: Tonantzin Carmona-Zamora

6.1.3. Distribución

La especie es endémica a México, se distribuye dentro de los bosques de niebla de la vertiente del Atlántico, a lo largo de la Sierra Madre Oriental, desde el centro del estado de Nuevo León hasta el centro de Veracruz (Duellman *et al.*, 2016). También se reportan poblaciones en algunas localidades del valle de Cuicatlán (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010) y en las montañas del norte de Chiapas, la Sierra de los Tuxtlas, al sureste de Veracruz, y en Tehuantepec, Oaxaca. Su distribución altitudinal va de 100 a 2,850 metros de elevación (Duellman, 2001).

6.2. Área y sitios de estudio

Los ambientes del presente estudio, son el BMM y los PPG. El BMM se localiza entre 1200 y 2100 msnm y se desarrolla en un clima templado-húmedo con lluvias todo el año (Williams-Linera, 2012). Se destaca por la abundancia y diversidad de epífitas, trepadoras leñosas y pteridofitas que alberga el ecosistema (Rzedowski, 1996; 2006). El BMM posee árboles de las especies *Liquidambar styraciflua*, *Quercus xalapensis*, *Q. leiophylla*, *Q. germana* y *Clethra mexicana*, los cuales pueden alcanzar más de 40 m de altura (Williams-Linera, 2002; Rzedowski, 2006; García-Franco *et al.*, 2008). La cobertura arbórea en el BMM es de 80% a 94% y comúnmente la profundidad de la hojarasca varía entre 5 y 7 cm (Meza-Parral y Pineda, 2015). Los BMM son importantes por su capacidad de captación de agua, por su estructura vegetal aumentan la superficie para la condensación del agua desde las nubes, motivo por el que la cantidad de agua que es captada por el bosque es de 4% a 18% por encima de la precipitación anual (Stadmüller y Agudelo, 1990).

El BMM en el estado de Veracruz se encuentra inmerso en campos agrícolas, cafetales, pastizales para ganado y asentamientos urbanos (Williams-Linera, 1993). El PPG es la consecuencia de la transformación del bosque en el cual se elimina de manera parcial o total a las especies de árboles dejando vegetación herbácea con altura de 7 a 54 cm, predominando vegetación perteneciente a las familias Asteraceae, Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Solanaceae y Thelypteridaceae (Lira-Noriega *et al.*, 2007). En el PPG el porcentaje de la cobertura arbórea oscila entre 0 y 13%, mientras que la profundidad de la hojarasca es nula (Tobar-Suárez, 2012).

Para los muestreos se seleccionaron dos sitios dentro del municipio de Coatepec, Veracruz, los cuales fueron previamente muestreados para encontrar ranas de la especie *R. miotympanum*. Cada sitio fue seleccionado por tener un arroyo perenne con vegetación riparia, siendo aquella adyacente a los cuerpos de agua, a los cuales está condicionada la presencia de la rana *R. miotympanum* (Murrieta-Galindo *et al.*, 2018). El primer sitio corresponde al BMM (19.47652°N, - 96.97633°O; 1261.1 msnm) y el segundo al PPG (19.47073° N, - 96.97036° O; 1231.3 msnm) (Figura 2).

Para comparar los atributos de la dieta y morfológicos entre años, se obtuvieron datos de un trabajo previo llevado a cabo en el periodo anual del 2020-2021 (P1), durante la temporada seca (Carmona-Zamora, 2021) para ser comparados con la temporada seca de los

datos del periodo anual (P2) 2022-2023, que corresponde al presente trabajo. Los datos del P1 fueron obtenidos de cuatro sitios diferentes (dos de BMM y dos de PPG) en la zona centro de Veracruz (Figura 2). Los sitios de muestreo previos de PPG del P1 se encuentran alejados a 14.3 km y 12.1 km del sitio de PPG muestreado en el P2, mientras que los sitios previos de BMM se encuentran alejados a 5.3 km y 6 km del sitio de BMM del P2.

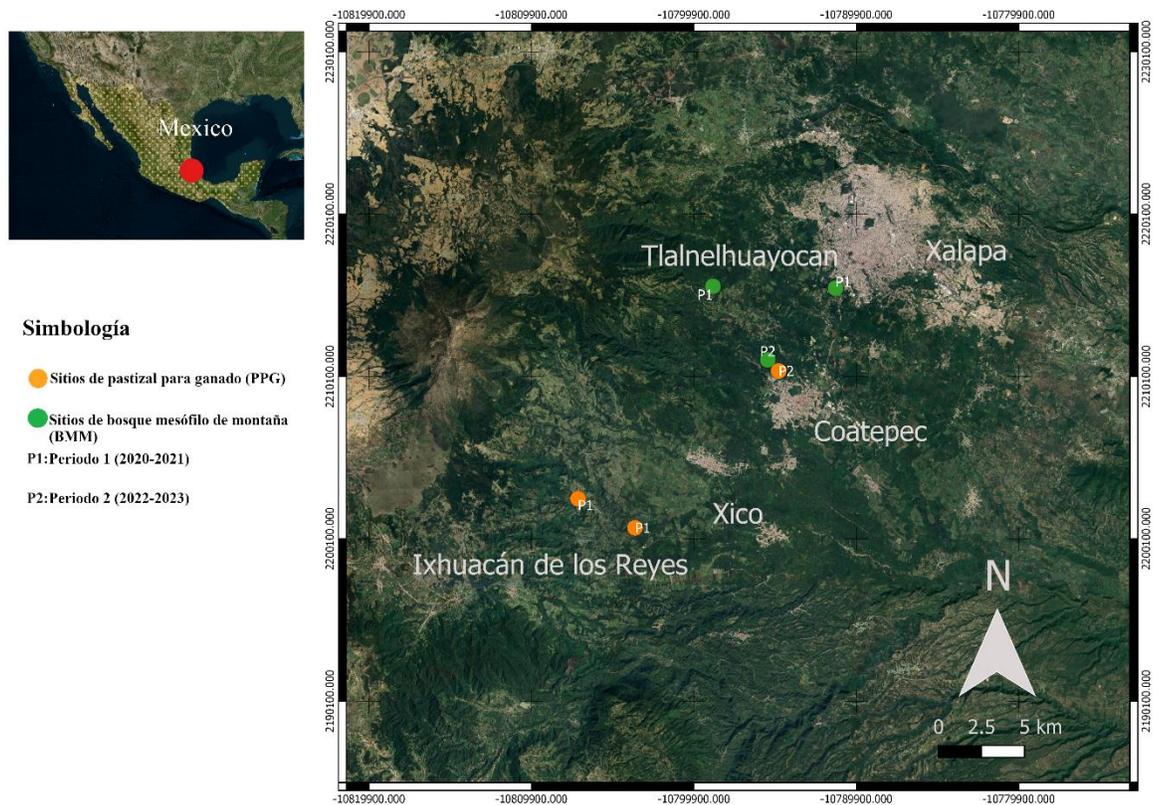


Figura 2. Ubicación de los sitios de estudio para comparar la dieta y atributos morfológicos entre ambientes, temporadas y años de la rana *Rheohyla miotympanum* en la zona centro del estado de Veracruz, México. Elaborado por Tonantzin Carmona-Zamora.

6.3. Métodos y técnicas de investigación en campo y laboratorio

6.3.1. Trabajo de campo

La captura de las ranas se realizó en cuatro muestreos durante la temporada de lluvias (julio, agosto y septiembre del 2022, julio del 2023) y tres muestreos en la temporada de seca (noviembre y diciembre del 2022, enero del 2023; ver Anexo 1). La técnica usada

para la captura de las ranas fue por encuentro visual (IEV) en búsqueda libre (Crump y Scott, 1994), donde se consideraron 100 m del cuerpo de agua como transecto lineal, y 2 m de ancho aproximadamente sobre las franjas laterales del arroyo. Para la captura de las ranas fue revisada la vegetación arbustiva ribereña sobre la que percha la rana *R. miotympanum* (Murrieta-Galindo *et al.*, 2018). El muestreo fue realizado en horario de 21:00 a 23:00 h, ya que la actividad de forrajeo de la especie es nocturna (Duellman, 2001).

Las ranas capturadas fueron colocadas por separado en bolsas de plástico con aire (Linzey, 1972). Ningún tipo de material vegetal fue agregado, para no alterar los resultados (López *et al.*, 2009; Santana *et al.*, 2019). Las bolsas fueron rotuladas con etiquetas que contenían la información del lugar, hora de captura y fecha. Posterior al horario destinado al muestreo, cada rana fue pesada en una báscula digital (± 0.01 g) de 20 g antes de hacer el lavado estomacal (Salvado-Negrete *et al.*, 2015). Después, se realizó el lavado estomacal a cada rana (Legler y Sullivan, 1979; Solé *et al.*, 2005), antes de que transcurrieran como máximo 3 horas posteriores a la captura de las ranas, ya que después de ese tiempo, las presas tienen mayor descomposición, dificultando su posterior identificación taxonómica (Woolbright y Stewart, 1987; Caldwell, 1996; Solé *et al.*, 2005; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019). Las presas regurgitadas por las ranas se recolectaron con unas pinzas de punta fina y se depositaron en tubos eppendorf con 1 ml de alcohol al 70%. Al terminar el lavado estomacal, se midió la LHC de las ranas con un calibrador milimétrico (± 0.02 mm) como atributo de tamaño corporal. Posterior a la toma de datos, las ranas fueron regresadas a la bolsa de plástico para ser liberadas en el lugar de colecta.

Para la obtención de datos de la electividad de las presas por las ranas durante los muestreos, fueron colocadas dos tipos de trampas para coleccionar los artrópodos del ambiente. Cada trampa constó de tres replicas en cada muestreo y sitio, todas las trampas fueron colocadas cerca del cuerpo de agua, considerando como máximo 2 m de distancia del cuerpo de agua. La primera trampa fue por método de colecta directa (CD) de artrópodos en los arbustos; la cual consistió en colocar un paraguas sencillo (105 cm de diámetro aproximadamente) con el lado cóncavo bajo un arbusto, después fue sacudido el arbusto durante 5 segundos aproximadamente (antes de sacudirlo se rectificó que no hubiera ranas), y los artrópodos que cayeron en el paraguas fueron recolectados con pinzas de punta fina y almacenados inmediatamente en un frasco con alcohol al 70% (Márquez-Luna, 2005). La

segunda trampa correspondió a la «trampa pegajosa» (TP) para capturar los artrópodos voladores del ambiente. La TP consistió en colgar en alguna rama de los arbustos un tubo de PVC de 41 cm de largo por 10 cm de diámetro impregnado con grasa para automóvil. Las TP permanecieron colgadas durante dos horas aproximadamente, fueron colocadas al inicio de los muestreos y se retiraron al culminar la captura de las ranas (21:00 a 23:00 h). Al terminar la captura de las ranas, fueron revisadas las TP y antes de retirarlas de las ramas, los artrópodos que estaban atrapados en la grasa fueron retirados con ayuda de unas pinzas de punta fina (Kalcounis *et al.*, 1992) y almacenadas en un frasco con alcohol al 70%.

Finalmente, para comparar los atributos de la dieta y morfológicos entre años (periodos), se obtuvieron los datos de dieta y atributos morfológicos del trabajo previo, únicamente de la temporada seca sin análisis de la disponibilidad de presas (Carmona-Zamora, 2021).

6.3.2. Trabajo de laboratorio

Para determinar la composición de la dieta de las ranas, primero se analizó el contenido estomacal de cada rana, el cual fue vertido y extendido en una caja Petri con unas gotas de agua para después ser observado e identificado bajo microscopio estereoscópico. Las presas fueron identificadas a nivel taxonómico de familia con apoyo en la clave de identificación de Triplehorn y Johnson (2005), al mismo tiempo fueron contabilizadas y se categorizaron según los estadios de ciclo vital en los casos que correspondiera, como huevo (H), larva (L), pupa (P), y adulto (A). Las presas del orden Hymenoptera fueron clasificadas en «Formícidos» y «No formícidos» (Whitfield y Donnelly, 2006). Aunque los artrópodos pertenecieran a la misma familia, se consideraron independientes según su estado de desarrollo debido a que proporcionan diferente aportación nutrimental al depredador (Robel *et al.*, 1995). Aunque los anuros ingieren sus presas enteras, durante el proceso de captura de presa y digestión del anuro, las presas pierden estructuras claves para su correcta identificación (Duré *et al.*, 2021); los artrópodos ingeridos por la rana *R. miotympanum* presentaban estructuras incompletas de estos invertebrados ingeridos, lo que restringió su identificación. Además, teniendo en cuenta que puede existir alguna relación entre el tipo de presa y tamaño del anfibio, fueron consideradas las presas que presentaron más del 70% de estructuras del cuerpo sin digerir (Duré y Kehr, 2004; Abdenur-A *et al.*, 2022). Esto a efecto

de evitar sub o sobreestimaciones del volumen y/o número de las presas que puedan relacionarse con variables morfológicas (Duré *et al.*, 2021).

Después de ser identificadas las presas, una a una fue colocada sobre una toalla de papel absorbente para eliminar el exceso de agua y alcohol. Seguido, se colocó la presa en un vidrio reloj para ser pesada en una báscula analítica calibrada. La masa (g) obtenida de las presas fue usada como un estimador del volumen de las presas por categoría taxonómica, ya que las presas son de talla pequeña y la formula elipsoide es complicada de ejecutar en estos casos (Magnusson *et al.*, 2003).

Los datos del trabajo previo (P1; 2020-2021) fueron analizados nuevamente, debido a que las presas se encontraban identificados a nivel orden, y para este trabajo se requirió su identificación a nivel taxonómico de familia. La identificación fue realizada bajo los mismos criterios que las presas del presente trabajo P2 (2022-2023).

6.3.3 Análisis de datos

Para determinar composición taxonómica de las presas consumidas por las ranas, primero fue analizado el número de presas (cantidad de individuos por categoría de presa) y su porcentaje numérico (%N), para lo que fue utilizada la siguiente formula:

$$\%N = \frac{N_i}{\sum_{i=1}^n} (100)$$

Donde N_i es el número de presas de cada categoría de presa. Posteriormente se calculó la frecuencia de aparición (número de estómagos en los que apareció al menos una presa de cada categoría taxonómica) de las presas y el porcentaje de frecuencia de aparición (%F), para lo cual fue utilizada la siguiente formula:

$$\%F = \frac{F}{Fi} (100)$$

Donde F es la frecuencia de aparición de cada familia taxonómica de presas, Fi es el número total de ranas con contenido estomacal. Después se analizó el porcentaje volumétrico de las presas por familia, con el valor del peso de las presa (Magnusson *et al.*, 2003). Para el porcentaje volumétrico (%V) se usó la siguiente formula:

$$\%V = \frac{V}{Vi} (100)$$

Donde V es la masa de las presas en gramos por categoría taxonómica, como estimación de volumen, y V_i es la masa total estimada como el volumen total de las presas. Con los valores de %N, %F y %V, fue calculado el valor de importancia de cada familia de las presas en la dieta por ambiente y temporada, para lo que se usó la fórmula propuesta por Biavati *et al.* (2004):

$$IRI = \frac{\%N + \%F + \%V}{3}$$

Donde %N es el porcentaje numérico, %F el porcentaje de frecuencia de aparición %V el porcentaje volumétrico.

Para determinar si hay diferencias significativas en la composición de la dieta de las ranas entre ambientes y temporadas se aplicó la prueba Kruskal-Wallis, considerando el número (n) y el volumen (v) de las presas. Asimismo, se analizó la disimilitud de las presas que conforman la dieta de las ranas de cada ambiente, temporada y periodos anuales, para lo cual se implementó un análisis del porcentaje de disimilitud por distancias de Bray-Curtis.

En complemento a los análisis previos, se ejecutó un análisis de interacción trófica por ambientes y temporadas. Para ello, los datos fueron analizados en matrices (filas: individuos de rana; columnas: categorías de presas) cualitativas (presencias-ausencias) y cuantitativas (abundancias). Estos análisis se dividieron en dos; el primero fue anidamiento cualitativo (base de datos con presencias y ausencias) se analizó con el software Aninhado, versión 3.0.3 (Guimaraes *et al.*, 2006). Para el anidamiento cuantitativo (base de datos con abundancias) se utilizó el modelo RC Null (Almeida-Neto y Ulrich, 2011). El anidamiento cualitativo y cuantitativo se ejecutaron bajo 1000 repeticiones, donde sus valores van de 0 (bajo anidamiento) a 100 (anidamiento perfecto) (Dáttilo *et al.*, 2013).

El segundo análisis fue la modularidad (base de datos de abundancias) mediante el programa MODULAR (Marquitti *et al.*, 2012), con 1000 réplicas, obteniendo valores entre 1 (totalmente separada por subgrupos) a 0 (no hay subgrupos). Para mostrar ambos análisis los gráficos fueron generados con el paquete bipartite y los módulos con la función WebObject en el software R, versión 4.3.2. Los análisis de redes también fueron empleados para conocer si existe anidamiento y modularidad en la dieta de las ranas entre periodos anuales (P1 y P2) durante la temporada seca.

Para analizar la electividad de presas (exclusivo del P2), se hizo previamente una selección de los datos bajo dos criterios. El primero consistió en considerar aquellas presas que tuvieran como porcentaje numérico valores mayores al 5% (Luría-Manzano, 2012). El segundo criterio fue seleccionar las presas que estuviera dentro del intervalo de 0.0001 a 0.05 g (el peso mínimo y máximo de las presas completas que se obtuvieron del contenido estomacal de las ranas), ya que el tamaño de la especie es un factor importante en la selección de presas (Duellman y Trueb, 1986). Ambos criterios se aplicaron a las presas del ambiente y a las presas de la dieta, para uniformizar los datos. Para analizar la electividad de presas por las ranas en el ambiente y temporadas, fue usado el índice de electividad de Jacobs (1974):

$$D = \frac{R_k - P_k}{(R_k + P_k) - (2R_k P_k)}$$

Donde R_k es la proporción de la categoría de k en el contenido estomacal y P_k es la proporción de categoría de presa k en el ambiente. Los valores de D tienen un intervalo de -1 (está en el ambiente, pero lo rechaza la rana para su consumo), 0 (consume la presa en la proporción que se encuentra en el ambiente) a +1 (selecciona la presa o hay preferencia por la presa), los valores mayores a 0.2 indican que la presa es seleccionada (preferida) por el anuro mientras que -0.2, significa que son rechazadas, dado que el índice es simétrico (Eterovick y Ferreira, 2008; Moser *et al.*, 2022).

Para comparar los atributos morfológicos de las ranas por ambientes, temporadas y periodos anuales, se obtuvo la condición corporal (CC) de las ranas mediante la fórmula del Índice de Masa Escalada (\hat{M}_i), propuesta por Peig y Green (2009):

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

La fórmula fue aplicada para cada individuo por ambiente y temporada, donde M_i es el peso de la rana, L_0 el tamaño (LHC) de la rana, L_i la media del tamaño de las ranas por ambiente y b_{SMA} es el coeficiente de regresión de una ecuación lineal obtenida del logaritmo natural del peso y el tamaño de las ranas por ambiente. Para comparar los atributos morfológicos entre ambientes, temporadas y periodos anuales, se hicieron pruebas de Mann-

Whitney para los datos de LHC y peso, mientras que la CC se hizo un análisis de varianza factorial (ANOVA).

7. Resultados

7.1. Composición taxonómica de la dieta entre ambientes, temporadas y periodos anuales

En total fueron colectados 106 adultos de *Rheohyla miotympanum* de los cuales 105 fueron machos y una hembra. Para este trabajo se consideraron únicamente los datos de la rana macho debido a que la población de hembras tiene una estrategia de actividad diferente al macho, que la hace complicado para encontrarlas. La rana hembra fue capturada en PPG durante secas, el contenido estomacal de la rana no se pudo identificar debido a que no mostraban estructuras completas o parciales que posibilitaran su correcta identificación.

De las ranas macho, en BMM se encontró e identificó contenido estomacal en el 41.17% de las ranas en temporada de lluvias y 48.64% en seca, mientras que en PPG el 29.41% en temporada de lluvias y 38.23% en seca. En algunos individuos el contenido estomacal no se pudo identificar, en PPG presentaron mayor porcentaje de frecuencia de aparición en ambas temporadas, en cambio en BMM fue mayor en lluvias (Tabla 1). En total fueron identificadas 70 presas; en BMM durante la temporada de lluvias se identificaron seis órdenes y nueve familias y en seca fueron ocho órdenes y 17 familias, mientras que en PPG fueron cuatro órdenes y cinco familias en lluvias, y en seca cinco órdenes y nueve familias (Tabla 1).

En el P1 fueron colectadas 57 ranas en total, en BMM el 37.5% presentó contenido estomacal y en PPG 47%. Igualmente se encontraron individuos con material no identificable, siendo mayor el porcentaje frecuencia de aparición en el PPG, el material vegetal estuvo ausente en el P1 (Tabla 1). En el P1 se identificaron 37 presas, en BMM correspondieron a siete categorías taxonómicas de orden y nueve familias, en PPG fueron identificados ocho órdenes y 11 familias (Tabla 1).

Tabla 1. Número de individuos macho *Rheohyla miotympanum*, número de presas, presencia de estómagos con contenido estomacal, material no identificable (%) y material vegetal (%) por ambiente, temporadas y periodos anuales.

	P2 (2022-2023)				P1 (2020-2021)	
	Lluvias		Seca		Seca	
	BMM	PPG	BMM	PPG	BMM	PPG
Número de individuos	17	17	37	34	24	33
Número de individuos c/contenido estomacal	7	5	18	13	9	16
Numero de presas	15	6	32	17	17	20
Material no identificable (%F)	26.31	33.33	16.21	36	10	30
Material vegetal (%F)	6.66	25	8.82	15.78	-	-

En BMM durante la temporada de lluvias las presas de la familia Ceratopogonidae (A), Nesticidae y Formicidae fueron los de mayor porcentaje numérico y valor de importancia, mientras que Ceratopogonidae (A) y Nesticidae fueron de mayor porcentaje de frecuencia de aparición, Ceratopogonidae (A) y formícidos en porcentaje volumétrico. En temporada seca las presas de la familia Thomisidae son de mayor porcentaje numérico y frecuencia de aparición, mientras que Thomisidae y Forficulidae son de mayor porcentaje volumétrico y valor de importancia (Tabla 2). En cambio, en el PPG en lluvias las presas Scarabaeidae y Geometridae (L) son presas de altos porcentajes numérico, frecuencia de aparición y valor de importancia, en porcentaje volumétrico fueron las presas Scarabaeidae y Formicidae. En seca, las presas Dystiscidae predominaron numéricamente y en porcentaje volumétrico mientras que en valor de importancia fueron las presas Thomisidae y Dystiscidae (Tabla 2).

Entre periodos anuales, en el P1 las ranas del BMM y PPG consumieron en mayor porcentaje numérico y frecuencia de aparición las presas de la familia Phoridae. En BMM en alto porcentaje volumétrico fueron de las familias Sphingidae (L) y en mayor valor de importancia Phoridae y Sphingidae (L). Mientras que en PPG las presas Scarabaeidae y Pholcidae destacan en porcentaje volumétrico, y Pholcidae, Scarabaeidae y Phoridae en mayor valor de importancia (Tabla 2).

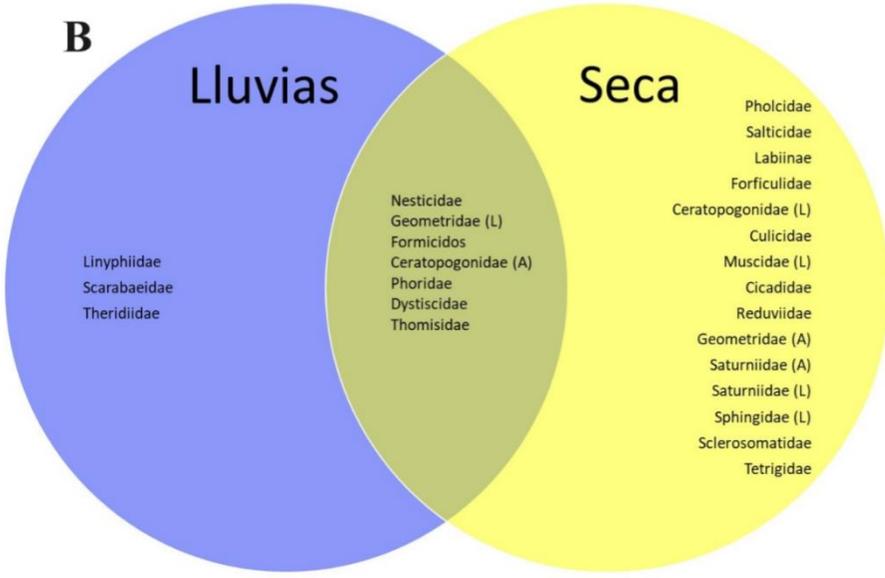
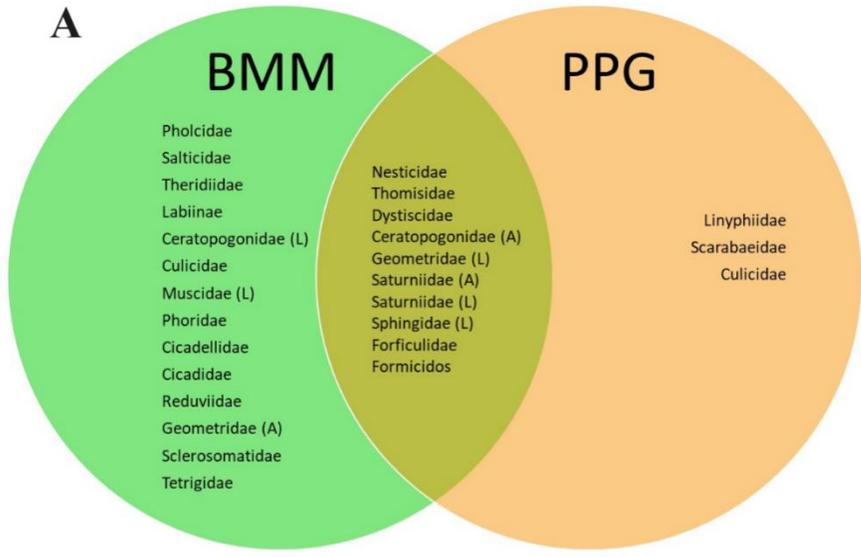
Tabla 2. Composición de la dieta de la rana *Rheohyla miotypanum* en bosque mesófilo de montaña (BMM) y pastizal para ganado (PPG), en temporada de lluvias y seca por periodos anuales en la zona centro montañosa del estado de Veracruz, México, en porcentajes de número (%N), frecuencia de aparición (%F), volumen (%V) e índice de valor de importancia (IRI) de cada categoría de presa que consumió la rana. A: Adulto, L: larva.

Orden/Familias	P2								P1															
	Temporada de lluvias				Temporada seca				Temporada seca				Temporada seca											
	BMM (n=7)		PPG (n=5)		BMM (n=18)		PPG (n=13)		BMM (n=9)		PPG (n=16)		BMM (n=9)		PPG (n=16)									
	%N	%F	%V	IRI	%N	%F	%V	IRI	%N	%F	%V	IRI	%N	%F	%V	IRI	%N	%F	%V	IRI				
Araneae																								
Linyphiidae	-	-	-	-	16.7	16.7	8.5	13.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nesticidae	13.3	14.3	3.9	10.5	-	-	-	-	-	-	-	-	11.8	12.5	9.7	11.3	3.2	3.3	1.0	6.9	-	-	-	-
Pholcidae	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	1.0	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	15.0	15.0	18.0	16.0
Salticidae	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	1.6	2.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Theridiidae	6.7	7.1	7.9	7.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Thomisidae	6.7	7.1	1.3	5.0	-	-	-	-	18.8	16.1	30.5	21.8	11.8	12.5	26.4	16.9	-	-	-	-	10.0	10.0	1.6	7.2
Coleoptera																								
Dystiscidae	6.7	7.1	8.7	7.5	-	-	-	-	-	-	-	-	17.6	12.5	20.2	16.8	-	-	-	-	-	-	-	-
Scarabaeidae	-	-	-	-	33.3	33.3	73.0	46.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.0	10.0	19.5	13.2
Dermaptera																								
Labiinae	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	0.3	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Forficulidae	-	-	-	-	-	-	-	-	9.4	9.7	30.9	16.7	11.8	12.5	12.8	12.4	3.2	3.3	2.7	7.4	5.0	5.0	11.3	7.1
Diptera																								
Ceratopogonidae (A)	33.3	35.7	45.2	38.1	-	-	-	-	3.1	3.2	1.1	2.5	5.9	6.3	3.5	5.2	6.5	3.3	2.7	10.7	-	-	-	-
Ceratopogonidae (L)	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	0.2	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Culicidae	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	0.2	2.2	5.9	6.3	0.6	4.2	-	-	-	-	-	-	-	-
Muscidae (L)	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	0.9	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	5.0	5.0	2.8	4.3
Phoridae	6.7	7.1	7.9	7.2	-	-	-	-	9.4	9.7	1.2	6.7	-	-	-	-	19.4	10.0	5.6	31.2	30.0	25.0	5.7	20.2
Trichoceridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.5	3.3	2.2	10.5	-	-	-	-
Geophilomorpha																								
Geophilidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.2	3.3	1.5	7.0	-	-	-	-
Hemiptera																								
Cicadellidae	6.7	7.1	1.7	5.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cicadidae	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	1.1	2.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Reduviidae	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	0.5	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Veliidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.0	10.0	10.2	10.1
Hymenoptera																								
Formicidos	13.3	7.1	19.2	13.2	16.7	16.7	14.4	15.9	6.3	6.5	18.9	10.5	-	-	-	-	3.2	3.3	1.4	7.0	-	-	-	-

Lepidoptera																										
Geometridae (A)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.1	3.2	0.9	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Geometridae (L)	6.7	7.1	4.1	6.0	33.3	33.3	4.1	23.6		9.4	9.7	4.2	7.7	11.8	12.5	6.4	10.2		-	-	-	-	-	-	-	-
Saturniidae (A)	-	-	-	-	-	-	-	-		3.1	3.2	2.0	2.8	5.9	6.3	3.9	5.3		-	-	-	-	-	-	-	-
Saturniidae (L)	-	-	-	-	-	-	-	-		3.1	3.2	1.8	2.7	5.9	6.3	0.8	4.3		-	-	-	-	-	-	-	-
Sphingidae (L)	-	-	-	-	-	-	-	-		3.1	3.2	1.1	2.5	11.8	12.5	15.7	13.3		6.5	6.7	80.4	39.9	-	-	-	-
Pyralidae (A)	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	5.0	5.0	4.2	4.7
Pyralidae (L)	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	5.0	5.0	15.6	8.5
Opilionidae																										
Sclerosomatidae	-	-	-	-	-	-	-	-		3.1	3.2	1.3	2.6	-	-	-	-		3.2	3.3	2.7	7.5	5.0	5.0	9.6	6.5
Orthoptera																										
Tetrigidae	-	-	-	-	-	-	-	-		3.1	3.2	0.3	2.2	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-
Pseudoescorpionidae																										
Chernetidae	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	5.0	5.0	1.4	3.8

7.2. Composición numérica y volumétrica de la dieta e interacción de redes tróficas entre ambientes, temporadas y periodos anuales

Se encontraron diferencias significativas en el número de presas consumidas por las ranas entre ambientes ($H= 8.74$, $p= 0.001$) donde el número es mayor en BMM, en temporadas ($H= 8.334$, $p= 0.002$) es mayor en lluvias, así como entre periodos anuales ($H= 10.12$; $p<0.001$) donde el P2 el de mayor numero de presas consumidas. Asimismo, en el volumen (g) de las presas consumidas por las ranas entre ambientes ($H= 8.5$, $p=0.003$) siendo mayor en BMM, en temporadas ($H= 8.099$, $p<0.003$) mayor en lluvias y periodos ($H= 9.74$; $p<0.001$) siendo ligeramente mayor en el P1. La disimilitud de Bray-Curtis indica que la dieta de las ranas es disímil en 92.98% entre ambientes, 93.14% entre temporadas y 95.13% entre periodos (Fig. 3).



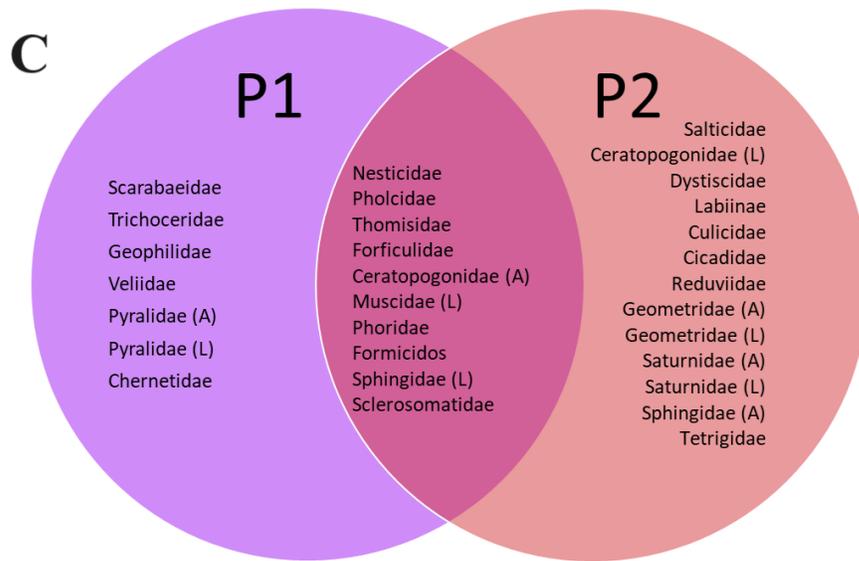


Figura 3. Comparación de las categorías de presas ingeridas por ranas macho *Rheohyla miotympanum* en la zona montañosa del centro de Veracruz, México. **A.** Categorías de presa que conforman la dieta de las ranas por ambientes: BMM y PPG. **B.** Categorías de presa consumidas por ranas por temporadas. **C.** Categorías de presa capturadas por las ranas por periodos anuales.

En los análisis de redes de interacción trófica no se encontró anidamiento cualitativo ni cuantitativo en ambientes, temporadas y periodos anuales (Tabla 3). Mientras que, solo existió modularidad significativa en la dieta de las ranas en PPG, lluvias y seca del P2 (Fig. 4). En la temporada de lluvias se forman menor número de módulos, mientras que en PPG y seca son similares la cantidad de módulos. Aunque no existe modularidad en las interacciones tróficas en BMM, algunos individuos de este ambiente forman parte de los módulos que se efectúan por temporadas.

Tabla 3. Atributos de anidamiento (cualitativo y cuantitativo) y modularidad de la dieta de la rana *Rheohyla miotympanum* en Bosque Mesófilo de Montaña (BMM), Pastizal para ganado (PPG) y en temporadas de lluvias y seca por periodos anuales. Los asteriscos indican valores significativos.

	P2 (2022-2023)				P1 (2021-2022)	
	BMM	PPG	Lluvias	Seca	BMM	PPG
No. ranas c/contenido estomacal	25	18	12	31	9	16
Número de presas	47	23	21	49	17	20
Anidamiento cualitativo	5.98; p=0.95	4.11; p= 0.99	8.33; p= 0.93	6.2; p=0.85	10.44; p=0.80	9.26; p=0.83
Anidamiento cuantitativo	5.9; p=0.95	5.14; p=0.95	2.7; p= 1	6.07; p=0.86	5.56; p=0.94	8.17; p=0.9
Modularidad	0.72; p= 0.12	0.82; p= 0.02*	0.72; p= 0.04*	0.78; p= 0.04*	0.69; p=0.14	0.69; p=0.21

7.2. Electividad de presas entre ambientes y temporadas

En total fueron capturados 95 artrópodos en ambos ambientes, en BMM fueron capturados en total 62 artrópodos y en PPG 33. Los artrópodos colectados en BMM pertenecieron a nueve órdenes y 17 familias, y en PPG fueron siete órdenes y 12 familias. Durante la temporada de lluvias fueron recolectados 46 artrópodos en total, y en temporada seca fueron 49 artrópodos. En temporada de lluvias los artrópodos fueron representados por ocho órdenes y 12 familias, y en seca fueron nueve órdenes y 16 familias (Tabla 4).

Posterior a la selección de las presas bajo los dos criterios establecidos, en BMM se consideraron 31 artrópodos correspondientes a siete órdenes y 10 familias. En PPG fueron 15 artrópodos concernientes a tres órdenes y cinco familias. Durante la temporada de lluvias fueron 29 artrópodos agrupados en cinco órdenes y ocho familias, mientras que en la temporada seca se consideraron 21 artrópodos representados en seis órdenes y siete familias (Tabla 4).

Tabla 4. Numero de artrópodos capturados total y seleccionados (bajo los criterios establecidos) por colecta directa (CD) y trampa pegajosa (TP) por ambientes (bosque mesófilo de montaña (BMM); pastizal para ganado (PPG)) y temporadas.

	No. artrópodos total		No. artrópodos seleccionados	
	CD	TP	CD	TP
BMM	25	37	10	21
PPG	15	18	8	7
Lluvias	14	32	9	16
Seca	26	23	15	6

De las presas capturadas y seleccionadas por ambientes, en BMM por método de CD, las presas de la familia Sclerosomatidae fueron consumidas por las ranas de forma similar a la disponibilidad que presentaban en el ambiente. Mientras que en PPG fueron las presas de la familia Nesticidae. Por TP en BMM, fueron de consumo similar a la disponibilidad del ambiente las presas de la familia Formicidae y Theridiidae, y en PPG fueron las presas de la familia Linyphiidae (Fig. 5). Entre temporadas por CD, en lluvias las presas consumidas de forma similar a la disponibilidad del ambiente fueron de la familia

Thomisidae y en temporada seca las de la familia Sclerosomatidae. Mientras que por TP en temporada de lluvias las presas de la familia Formicidae y Theridiidae fueron consumidas de forma similar a la disponibilidad del ambiente. En seca las presas capturadas por TP son negativamente consumidas por las ranas, sin embargo, basados en el índice de electividad no se puede rechazar ya que su valor es menor a -0.2 (Fig. 6).

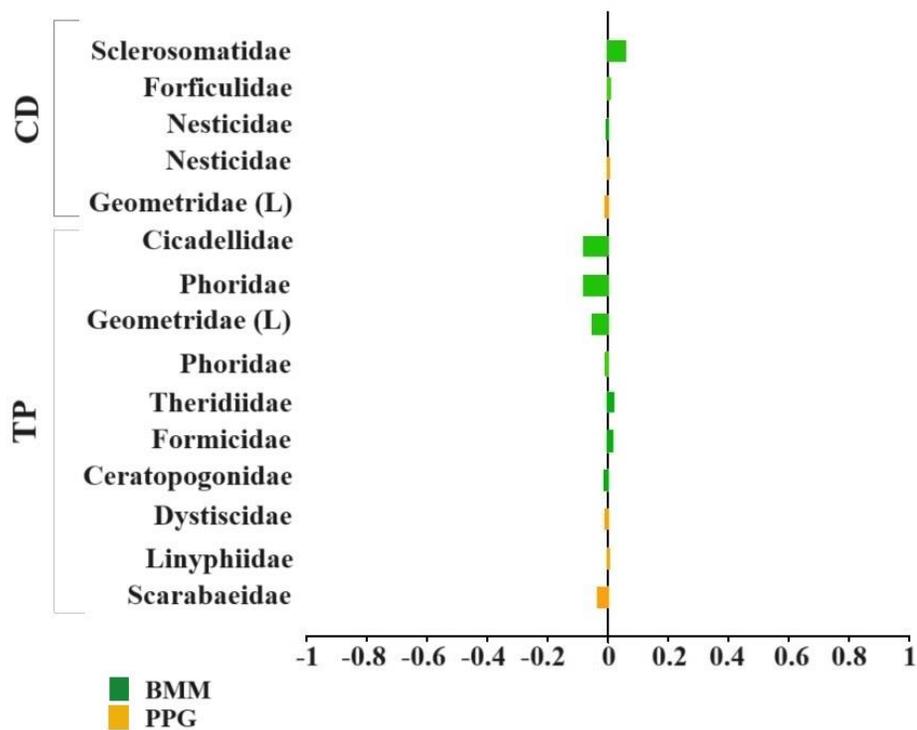


Figura 5. Electividad de categorías de presas por las ranas *Rheohyla miotympanum* en bosque mesófilo de montaña (BMM) y pastizal para ganado (PPG) en la zona centro montañosa del estado de Veracruz, México.

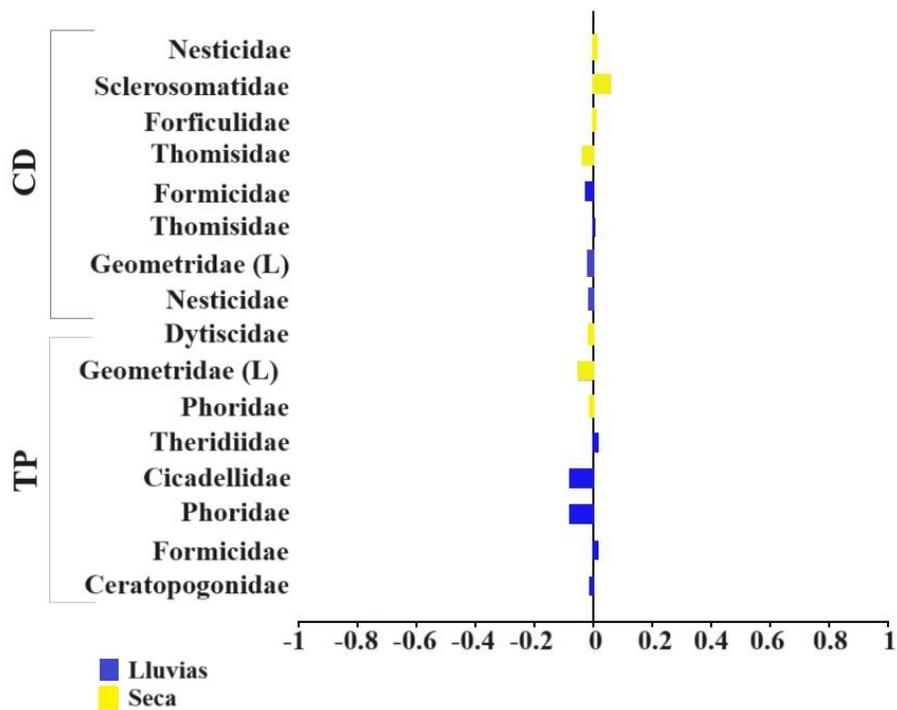


Figura 6. Electividad de categorías de presas por las ranas *Rheohyla miotympanum* en temporada de lluvias y seca.

7.3. Atributos morfológicos entre ambientes, temporadas y periodos anuales

Para los análisis de los atributos morfológicos, fue excluida la rana hembra. Ya que presentan dimorfismo sexual donde las hembras presentan un tamaño corporal mayor al de los machos. La rana hembra del PPG en seca, midió de LHC 4.3 cm, pesó 5.25 g y su CC fue 2.2 g.

Por otra parte, los atributos morfológicos de las ranas macho presentaron diferencias significativas entre ambientes y temporadas, donde la LHC de las ranas del BMM fue ligeramente mayor a la de las ranas del PPG ($U= 1012.5$, $p= 0.01$). En cuanto al peso, hubo diferencias entre ambientes, siendo de mayor peso las del BMM que las de PPG ($U=976.5$, $p=0.01$); asimismo, entre lluvias y secas, siendo mayor en esta última ($U=741$,

p=0.001; Tabla 3). La condición corporal de las ranas presentó diferencias significativas entre temporadas (F= 5.302, gl=101, p= 0.02), siendo mayor durante lluvias (Tabla 5).

Entre periodos anuales, la LHC de las ranas presentó diferencias significativas (U= 404, p<0.001) siendo ligeramente mayores las del P1. Mientras que la condición corporal difirió significativamente entre periodos (F= 4.24, gl=127, p= 0.04) siendo mayor en el P1 (Tabla 5).

Tabla 5. Atributos morfológicos de las ranas macho *Rheohyla miotympanum* del Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) y pastizal para ganado (PPG) en la zona centro montañosa del estado de Veracruz, México, durante la temporada de lluvias y seca, así como entre periodos. Longitud Hocico-Cloaca (LHC; \bar{x} cm \pm DE), peso (\bar{x} g \pm DE) y condición corporal (CC; \bar{x} g \pm DE).

	P2				P1	
	Lluvias		Seca		Seca	
	BMM	PPG	BMM	PPG	BMM	PPG
LHC (cm)	2.66 \pm 0.07	2.61 \pm 0.15	2.60 \pm 0.14	2.50 \pm 0.18	2.84 \pm 0.14	2.88 \pm 0.19
Peso (g)	1.45 \pm 0.31	1.36 \pm 0.22	1.31 \pm 0.19	1.20 \pm 0.15	1.37 \pm 0.15	1.28 \pm 0.22
CC (g)	1.46 \pm 0.33	1.36 \pm 0.33	1.32 \pm 0.29	1.22 \pm 0.26	1.38 \pm 0.18	1.33 \pm 0.16

8. Discusión

Los resultados de este trabajo sugieren que las ranas macho *Rheohyla miotympanum* tienen una dieta donde capturan las presas abundantes y disponibles por ambientes, temporadas y periodos anuales. La rana *R. miotympanum* ajusta su dieta a las presas pequeñas disponibles en el ambiente que su morfología, además, modifica la ubicación de su percha sobre la columna vegetal para la captura de sus presas por ambientes, temporadas y periodos anuales, lo que sugiere que cumple con la teoría del forrajeo óptimo. Asimismo, los atributos morfológicos de la rana *R. miotympanum* son modificados debido a la transformación del hábitat donde podría influir la precipitación y temperatura del ambiente y a su vez, sobre la calidad del alimento.

La abundancia de las ranas macho *R. miotympanum* entre ambientes contrastantes fueron similares en este trabajo. En el estado de Veracruz, México, se ha reportado la presencia de la rana *R. miotympanum* es abundante y constante en BMM y ambientes transformados (cafetales bajo sombra, PPG; Pineda y Halffter, 2004; Suárez-Tobar, 2012; Meza-Parral y Pineda, 2015; Cruz-Elizalde *et al.*, 2016; Murrieta-Galindo *et al.*, 2018). La rana *R. miotympanum* habita en la vegetación riparia (vegetación adyacente a los cuerpos de agua) en ambientes conservados y transformados, (Pineda y Halffter, 2004; Cruz-Elizalde *et al.*, 2016; Murrieta-Galindo *et al.*, 2018).

En este trabajo, la abundancia de las ranas macho *R. miotympanum* fue diferente por temporadas y periodos anuales. Duellman (2001) reporta que la especie *R. miotympanum* está activa casi todo el año, excepto en los meses de octubre y noviembre. Sin embargo, en este trabajo, se encontró que la abundancia las ranas macho *R. miotympanum* es mayor en la temporada seca (noviembre, diciembre y enero). Similarmente, en ambientes conservados y transformados se ha encontrado que las ranas macho *R. miotympanum* presentan mayor abundancia en temporada seca, durante los meses de octubre-abril (Cruz-Elizalde *et al.*, 2016; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019).

En este trabajo, el número de estómagos con contenido estomacal de las ranas capturadas fue menor al 50%. Algunas especies de la familia Hylidae presentan altos porcentaje de estómagos sin contenido estomacal y numéricamente consumen pocas presas (Parmelee, 1999; Da Silva *et al.*, 2021; Moser *et al.*, 2022). Las variaciones sobre el número y porcentaje de estómagos vacíos se han considerado como el resultado de las

limitaciones energéticas asociadas al comportamiento reproductivo y territorialidad de los machos (Duellman y Trueb, 1986; Hirai y Matsui, 1999, 2000; Solé y Pelz, 2007), ya que priorizan las vocalizaciones durante semanas o meses y capturan presas ocasionalmente durante la vocalización (Duellman y Trueb, 1986). Aunque no fueron considerados los aspectos reproductivos de la especie, fue encontrada una rana hembra en seca y organismos metamórficos durante lluvias. Esto podría sugerir que las ranas macho *R. miotympanum* podrían estar priorizando la reproducción, durante la temporada seca en las zonas riparias de los ambientes estudiados.

En los contenidos estomacales de las ranas existió material vegetal en los ambientes contrastantes. La incidencia del material vegetal puede deberse a la ingestión accidental en la captura del alimento (Linzey, 1967) ya que algunas de las presas capturadas por las ranas son organismos fitófagos (Moran y Southwood, 1982; Triplehorn y Johnson, 2005). Las ranas *R. miotympanum* consumieron más categorías de presas en el BMM. Battles *et al.* (2013) reporta que en ambientes conservados se encuentra mayor diversidad de artrópodos que en ambientes transformados. Principalmente, por las condiciones abióticas y bióticas (Moran y Southwood, 1982; Das, 1996; Hirai y Matsui, 2000; Battles *et al.*, 2013), por ejemplo, el BMM posee vegetación abundante que favorece la retención de humedad y beneficia la presencia de algunos insectos, principalmente los herbívoros (Williams-Linera, 2012). Además, los ambientes conservados (como el BMM) proveen hábitat, camuflaje, reproducción y alimento a los artrópodos, manteniendo la diversidad de artrópodos en el ambiente (Resh y Cardé, 2009; Achitte-Schmutzler *et al.*, 2018; Pérez-Pérez *et al.*, 2020).

Los trabajos de dieta de anfibios donde las presas se identifican a nivel familia son escasos (Anderson *et al.*, 1999; Mahan y Johnson, 2007), en su mayoría se reportan las presas a nivel taxonómico de orden (Hirai y Matsui, 2000; Solé y Pelz, 2007; Lopez *et al.*, 2015; Santana *et al.*, 2019; Le *et al.*, 2020; Ceron *et al.*, 2023; Farina *et al.*, 2024). La dieta de la rana *R. miotympanum* ha sido reportada en bosque tropical en temporada de lluvias y seca (Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019). Similar a este trabajo, la composición de la dieta de las ranas a nivel orden, es diferente por temporadas. Luría-Manzano y Ramírez-Bautista (2019) reportaron que en temporada seca la rana *R. miotympanum* consume en mayor porcentaje numérico y volumétrico las presas de los órdenes Araneae y Lepidoptera

(Adulto y Larva). En este trabajo, en seca, se reporta mayor consumo en porcentaje de número, volumen y de frecuencia de aparición las presas de los órdenes Araneae y Dermaptera. En bosque tropical durante las lluvias, las ranas consumieron presas de los órdenes Orthoptera y Araneae (Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019). En BMM, en lluvias, consumió las categorías Diptera, Araneae y Formícidos. Estas presas son frecuentes en la dieta de anuros macho de la familia Hylidae, durante la temporada de lluvias en ambientes conservados y antropizados (Hirai y Matsui, 2000; Solé y Pelz, 2007; López *et al.*, 2015, Castro *et al.*, 2016).

La dieta de las ranas macho *R. miotympanum* presentó modularidad en las interacciones depredador-presa en PPG, lluvias y seca, esto significa que se forman subgrupos de organismos interactuantes. En PPG las modulaciones se basaron en el consumo de presas que son abundantes en ambientes antropizados como son las familias Linyphiidae y Scarabaeidae (Noriega-Alvarado, 2002; Argañaraz *et al.*, 2017; Achitte-Schmutzler *et al.*, 2018; Huerta *et al.*, 2018), que necesitan de la vegetación riparia debido a la retención de humedad, la propiciación de refugio y condiciones bióticas para reproducirse (Resh y Cardé, 2009; Achitte-Schmutzler *et al.*, 2018; Huerta *et al.*, 2018).

Durante la temporada de lluvias, en BMM y PPG, las ranas se modulan con presas de hábitos nocturnos que necesitan vegetación abundante, retención de humedad, así como acceso al agua (Tso y Yoshida, 2000; López-Lezama *et al.*, 2017). En seca, las ranas se modulan con presas que aumentan sus poblaciones durante la temporada debido a la disminución del volumen de los cuerpos de agua (Triplehorn y Johnson, 2005; Resh y Cardé, 2009). Así como de aquellas que buscan refugio en la vegetación riparia para construir sus telarañas y capturar alimento (Williams, 1995; Triplehorn y Johnson, 2005).

Las presas con las que se agrupan las ranas comparten condiciones micro ambientales similares a las de los anfibios (Carver *et al.*, 2016; Lopez-Lezama *et al.*, 2017; Atencio-Valdespino *et al.*, 2022) Las interacciones ecológicas, como es la depredación, actúan como presión de selección para modular los eventos fenológicos temporales de los bosques (Williams-Linera, 2012). Las ranas macho *R. miotympanum* consumen las presas que están disponibles cerca de su sitio de percha y que sean abundantes en los ambientes y temporadas.

La prevalencia de la zona riparia en ambos ambientes, temporadas y periodos provee niveles adecuados de humedad que benefician las interacciones ecológicas (Granados-Sánchez *et al.*, 2006; Tobar-Suárez, 2012; Meza-Parral y Pineda, 2015) como es la interacción trófica de los machos *R. miotympanum*. Dentro de la zona riparia hay especies que dependen parcial o totalmente del agua como hábitat temporal o permanente, la mayoría de las especies de anfibios viven en tierra y retornan al agua para su reproducción, invirtiendo gran parte de sus vidas en dicha zona (Duellman y Trueb, 1986; Wells, 2007; Granados-Sánchez *et al.*, 2006). La zona riparia favorece la interacción trófica de las ranas macho, disminuyendo el área de forrajeo, resultando en menor gasto energético para la interacción.

En este trabajo se consideró la disponibilidad de presas en ambos ambientes y temporadas, donde se capturaron alrededor del 50% de las presas que se encontraron en los contenidos estomacales de las ranas macho *R. miotympanum*. Se ha sugerido que los resultados de la electividad de presas deben ser interpretados con precaución, ya que pueden existir errores o problemas en el muestreo (Moser *et al.*, 2022). En esta investigación existieron complicaciones en los muestreos de la disponibilidad de presas, ya que el tiempo de esfuerzo fue poco debido a limitantes ajenas a nosotros.

La evidencia disponible en este trabajo sobre la composición de la dieta y electividad de presas de las ranas macho *R. miotympanum* sugiere que tienen estrategia de forrajeo de “sit and wait” (acecho) y mecanismo de alimentación generalista (Wells, 2007). Las especies generalistas tienden a explotar presas que son abundantes temporalmente (Falico *et al.*, 2012). Esto podría deberse a una estrategia para reducir la frecuencia de encuentros intraespecíficos en el ambiente (Peltzer *et al.*, 2010). Ya que, debido a la estrategia de forrajeo de acecho, las ranas pasan gran parte de su tiempo cerca de su sitio de percha acortando la distancia con su presa (Wells, 2007).

Las ranas macho *R. miotympanum* en ambientes contrastantes, temporadas y periodos anuales diferentes, captura presas de diferentes órdenes y familias de talla pequeña y abundantes que su morfología le permite capturar. Se ha reportado que las diferencias en la dieta por las condiciones ambientales influyen sobre el forrajeo óptimo y alteran la selección de las presas basadas en el tamaño (Costa-Pereira *et al.*, 2018). Lo que sugiere que la rana *R. miotympanum* manifiesta forrajeo óptimo en ambos ambientes, como

resultado de la selección natural, donde captura presas redituables que, usualmente, depende de su abundancia y disponibilidad en el ambiente (Iwasa *et al.*, 1980; Stephens y Krebs, 1986; Valdovinos *et al.*, 2010).

El forrajeo óptimo precisa de la selección de presas basándose en la rentabilidad, donde el beneficio energético obtenido de las presas sea mayor que el costo de la captura (Bartumeus y Catalan, 2009; Langerhans *et al.*, 2021). Además, maximiza la adecuación biológica de la especie durante la actividad depredatoria (Huey y Pianka, 1981; Valdovinos *et al.*, 2010). El forrajeo óptimo puede depender de las decisiones a nivel población, así como de factores bióticos y respuestas evolutivas de la especie (Bartumeus y Catalan, 2009). Asimismo, el tamaño corporal de los depredadores juega un papel importante dentro de la selección del tamaño de las presas, con el objetivo de invertir poca energía en la captura de la presa y ganar energía metabólica, donde depredadores pequeños consumen presas pequeñas (Mbije y Kamungu, 2021; Moroti *et al.*, 2021).

El tamaño, peso y condición corporal fueron mayores en BMM y lluvias, esto puede relacionarse a la calidad nutricional de las presas (Duellman y Trueb, 1986). En ambientes con humedad abundante, como es el BMM y la temporada de lluvias, las presas de los anfibios también se benefician y aportan mayor energía a los anuros (Assuncao-Rodrigues *et al.*, 2023). En la literatura no existe información nutrimental y/o energética de las familias de las presas consumidas, pero sí existe información sobre los órdenes a los que pertenecen. En BMM y en lluvias, los órdenes Araneae, Diptera y Coleoptera presentaron mayor frecuencia de aparición dentro de los contenidos estomacales, mientras que en PPG consumen en mayor frecuencia de aparición presas del orden Lepidoptera. La calidad nutricional de estas presas puede ser diferente, y dentro de los atributos nutricionales de las presas que estimulan el crecimiento y desarrollo de animales ectotérmicos, son la proteína (Beuttner y Koch, 2019) y lípidos (Vitt y Caldwell, 2014). Los órdenes Araneae (76%), Diptera (62%) y Coleoptera (74%) poseen mayor proteína que Lepidoptera (64%), por otro lado, las presas del orden Lepidoptera (12%) son altas en lípidos, sin embargo, resultan menores al conjunto de las presas Araneae (10%), Diptera (10%) y Coleoptera (12%; Razeng y Watson, 2014).

Asimismo, las diferencias sobre el tamaño corporal y peso de los anfibios pueden estar relacionados con factores climáticos del ambiente, como son la humedad y

temperatura (Wells, 2007; Vitt y Caldwell, 2014; Sheridan *et al.*, 2022). En los anfibios la regla de Bergmann no aplica (Adams y Church, 2008), ya que los animales ectotérmicos tienen poca capacidad para generar calor metabólico como lo hacen los endotérmicos (Kearny *et al.*, 2009). En los anfibios se promueve la conservación del calor (Servino *et al.*, 2022), la cual podría explicar el origen de la regla de Bergmann en animales endotérmicos (Adams y Church, 2008).

La morfología de los anfibios puede modificarse por cambios estacionales (Duellman y trueb, 1986; Angilletta *et al.*, 2006; Vitt y Caldwell, 2014; Sheridan *et al.*, 2022) y disponibilidad de agua (Nevo, 1973). Y a que los anfibios pueden reducir su tamaño corporal como una estrategia para evitar la deshidratación en ambientes cálidos (Nevo, 1973; Wells, 2007; Olallá-Tárraga y Rodríguez, 2017; Sheridan *et al.*, 2022), donde la ganancia de agua por osmosis o la pérdida de agua por evaporación, trasciende sobre la demanda energética y altera desarrollo y crecimiento de los anfibios (Blaustein *et al.*, 2010; Sheridan *et al.*, 2022).

Igualmente, las ranas macho *R. miotympanum* podrían estar respondiendo a cambios en la humedad del ambiente y la conservación de calor, reflejándolo sobre su tamaño morfológico, ya que presentaron en el P1 mayor tamaño corporal y CC. En el P1 hubo mayor precipitación, donde la media mensual de los meses de muestreo en secas fue de 95 mm y la media de la temperatura fue de 14.3 °C, mientras que el P2 la media de la precipitación en secas fue de 66.5 mm y la temperatura media fue 16°C (CONAGUA, 2024). Es decir, los machos *R. miotympanum* de este trabajo presentan mayor tamaño corporal en temperaturas menores con mayor precipitación.

Algunas especies de ranas tienen mayor tamaño corporal en temperaturas frías con humedad (Sheridan *et al.*, 2022). Los cambios anuales sobre la precipitación reflejan los límites de estrés hídrico que influyen sobre el tamaño corporal de los anfibios, esto podría explicar que necesitan de acceso al cuerpo de agua para tolerar las temperaturas (Rodríguez *et al.*, 2005).

9. Conclusiones

La composición de la dieta de los machos *R. miotympanum* es diferente cuando habita en BMM, PPG, lluvias, seca y entre periodos anuales, donde las familias de las

presas que componen la dieta son diferentes; sin embargo, prevalecen en la dieta aquellas que pertenecen a los órdenes Araneae, Coleoptera y Diptera. La electividad de las presas se basa en presas pequeñas que el tamaño morfológico de los machos *R. miotympanum* le permite capturar, además la electividad de presas pequeñas se modifica por ambientes y temporadas, siendo la temporada seca y el BMM de mayor disponibilidad de presas. Los atributos morfológicos de los machos también fueron diferentes ente ambientes, temporadas y periodos, lo cual se relaciona en parte con la dieta, ya que la calidad de las presas podría ser mayor en temporada de lluvias y en BMM debido a la alta humedad, reflejándolo en su morfología. Asimismo, las fluctuaciones sobre la humedad y la temperatura podrían estar influyendo sobre el desarrollo de los anfibios alcanzando mayores o menores tamaños corporales en su etapa adulta. El éxito de sobrevivencia de los machos de la especie *R. miotympanum* puede deberse a la plasticidad trófica y fenotípica a la transformación del hábitat, ajustando oportunamente sus necesidades a las fluctuaciones ambientales.

10. Bibliografía

- Abarca-Arenas, L.G., Valero-Pacheco, E., Delfín-Alonso, C.A., Morteo-Ortiz, E. y Franco-López, J. 2022. Redes tróficas como herramienta para el estudio de la diversidad y complejidad de ecosistemas. *Rev. Mex. Bio.* 93:2-13. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4126>
- Abdenur-A, F., Vera, R., Castro-C, S., González-T, N., Nuñez, A. y Acosta, R. 2022. Dieta de *Telmatobius atacamensis* (Anura: Telmatobiidae): primeros aportes al conocimiento sistemático del nicho trófico. *Caldasia*, 44:619-626. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v44n3.94762>
- Achitte-Schmutzler, H.C., Porcel, E.A. y Avalos, G. 2018. Diversidad espacial y temporal de arañas en microhábitats de cultivos de *Citrus sinensis* (Rutaceae), corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 66:1504-1518. DOI: 10.15517/rbt.v66i4.30612.
- Adams, D.C. y Church, J.O. 2007. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution*, 62:413-420. doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00297.x
- Anderson, A. M., Haukos, D. A. y Anderson, J. T. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa Wetlands of Northwest Texas. *Copeia*, 1999:515-520.
- Angilletta, M.J., Oufiero, C.E. y Leaché, A.D. 2006. Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information-theoretic approach. *The American Naturalist*, 168: 123-135.

- Argañaraz, C.I., Ferreyra, M. y Gleiser, R.M. 2017. Arañas citadinas: Distribución de la familia Linyphiidae (Arachnida; Araneae) en la ciudad de Córdoba Argentina. Universidad Nacional de Córdoba.
- Ashmole, N.P. 1968. Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves: Laridae). *Systematic Zoology*, 17: 292-304.
- Assuncao-Rodrigues, N.L., Castro-Araújo, K., Waldemar-Ávila, R. y Barroso-De Andrade, E. 2023. Feeding habits of *Boana raniceps* (Cope, 1862) in three mountains of the Brazilian semiarid. *Universitas Scientiarum*, 28:257-278. doi: 10.11144/Javeriana.SC282.fhob
- Atencio-Valdespino, R., Herrera-Vásquez, J.A. y Barba-Alvarado, A.A. 2022. Contribución al conocimiento de las familias Cercopidae y Cicadellidae (Hemiptera: Cicadomorpha) de Panamá. *IDESIA* 40:25-38.
- Babbitt, K.J. y Tanner, G.W. 2000. Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. *Wetlands*, 20:313-322.
- Barberena-Arias, M.F., Ortiz-Zayas, J., Abad, C., Almodóvar, G., López, E., Rodríguez, M., Samó, M., Dávila, G. y Troche, L. 2012. Comparación de la fauna de artrópodos terrestres entre pastizales y bosque dominados por el tulipán africano (*Spathodea campanulate*), en tres zonas del carso norteño en Puerto Rico. *Acta Científica*, 26:68-79.
- Battles, A. C., Whittle, T. K., Stehle, C. M. y Johnson, M. A. 2013. Effects of human land use on prey availability and body condition in the green anole lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetological Conservation and Biology*, 8:16-26.
- Berazategui, M., Camargo, A., y Maneyro, R. 2007. Environmental and Seasonal Variation in the Diet of *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838) (Anura: Microhylidae) from Northern Uruguay. *Zoological Science*, 24:225–231.
- Beuttner, A. y Koch, C. 2019. Analysis of diet composition and morphological characters of the Peruvian lizard *Microlophus stolzmanni* (Squamata: Tropiduridae). *Phyllomedusa*, 18:47-62. doi: <http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v18i1p47-62>
- Biavati, G.M., Wiederhecker, H.C. y Colli, G.R. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatiidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, 38:510-518.
- Blaustein, A.R., Walls, S.C., Bancroft, B.A., Lawler, J.J., Searle, C.L. y Gervasi, S.S. 2010. Direct and Indirect Effects of Climate Change on Amphibian Populations. *Diversity*, 2:281-313. doi:10.3390/d2020281.
- Caldwell, J.P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frog (Family Dendrobatidae). *Zoological Society of London*, 240:75-101.

- Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, M.G. 2010. Anfibios y reptiles del vale de Tehuacán-Cuicatlán. CONABIO, Cuicatlán, A.C., BUAP. México 57-58.
- Carmona-Zamora, T. 2021. Comparación de la dieta y atributos morfológicos de la rana *Rheohyla miotympanum* en bosque de niebla y en pastizal para ganado en el centro de Veracruz. Tesis de licenciatura. Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver.
- Carver, L.M., Perlaky, P., Cressler, A. y Zigler, K.S. 2016. Reproductive seasonality in *Nesticus* (Araneae: Nesticidae) Cave spiders. PlosOne, 11:1-13. e0156751. doi:10.1371/journal.pone.0156751
- Castro, I.M., Reboucas, R. y Solé, M. 2016. Diet of *Dendrosophus branneri* (Cochran, 1948) (Anura: Hylidae) from a cocoa plantation in southern Bahia, Brazil. North-Western Journal of Zoology, 12:159-165. <http://biozoojournals.ro/nwyz/index.html>
- Ceron, K., Paula, T., Scheibler, P., Fadel, R., Guimares, C.S., Alves-Silva, L. y Santana, D.J. 2023. Trophic ecology of small to large hylids from Amazonia-Cerrado transitional zone in Brazil. Food Webs, 36: e00295. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2023.e00295>
- Cortés-Gómez, Á.M., Ramírez-Pinilla, M.P. y Urbina-Cardona, N. 2016. Para la medición de rasgos funcionales en anfibios. (pp. 127-155). En: Salgado-Negret, B. (ed), La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M.S., Da Silva-Olivier, R., Souza, F.L. y Rudolf, V.H.W. 2018. Prey limitation drives variation in allometric scaling of predator-prey interactions. The American Naturalist, 192: 140-149.
- Crump, M.L. y Scott, N.J. 1994. Visual encounter survey. (pp. 84-92). En: W.R., Heyer, M.A., Donnelly, R.W., McDiarmid, L.A.C., Hayek y M.S., Foster (Eds). Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., Hernández-Salinas, U., Martínez-Morales, M.A. y Ramírez-Bautista, R. 2016. Amphibian species richness and diversity in a modified tropical environment of central Mexico. Tropical Ecology, 57:407-417.
- Cruz-Elizalde, R., Ochoa-Ochoa, L.M., Flores-Villera, O.A. 2022. La importancia de los endemismos de vertebrados en el bosque mesófilo de montaña en México: una notable diversidad en un ambiente altamente amenazado. Cuadernos de Biodiversidad, 63:30-39.

- Da Silva, I.C.O., Soares, P., Ribas, A.C.A., Santana, D.J., Campiao, K.M. y Tavares, L.E.R. 2021. *Scinax fuscovarius* (Anura, Hylidae) diet assessment at Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *North-Western Journal of Zoology*, 17:29-33. <http://biozoojournals.ro/nwjz/index.html>
- Dormann, C.F., Gruber, B., R Group, 2009. Package “Bipartite”: visualizing bipartite networks and calculating some ecological indices. R Statistical Software.
- Doumenge, C., Gilmour, D., Ruíz-Pérez, M. y Blockhus, J. 1995. Tropical Montane Cloud Forest: Conservation Status and Management Issues. En: Hamilton, L.S. et al (Eds.), *Tropical Cloud Forest*. Springer, New York.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1986. *Biology of the Amphibians*. London.
- Duellman, W. E., A. B. Marion, and S. B. Hedges. 2016. Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). *Zootaxa*, 4104:19–21.
- 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, New York.
- Duré, M.I. y Kehr, A.I. 2004. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two Leptodactylids from Northeastern Argentina. *Herpetologica*, 60:295-303.
- Duré, M.I., López, J.A., Lajmanovich, R.C., Peltzer, P.M., Attademo, A.M., Schaefer, E.F. y Antoniazzi, C. 2021. Estudios tróficos (pp. 165-184). En: Pereyra, L., Etchepare, E., Vaira, M. (ed). *Manual de técnicas y protocolos para el revelamiento y estudio de anfibios de Argentina*.
- Eterovick, P.C. y Ferreira, A.D.M. 2008. Breeding habitat and microhabitat choices by male and female frogs: are there differences between sexes and seasons? *Herpetologica*, 64:397-405. DOI: <http://dx.doi.org/10.1655/08-025R1.1>
- FAO. 2020. *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report*. Rome, 13-21. <https://doi.org/10.4060/ca9825en>
- FAO. 2022. *El estado de los bosques del mundo 2022. Vías forestales hacia la recuperación verde y la creación de economías inclusivas, resilientes y sostenibles*. Roma. doi.org/10.4060/cb9360es
- Farina, R.K., Moser, C.F., Schuck, L.K. y Tozetti, A.M. 2024. Do human-induced habitat changes affect feeding behaviour of frogs? The case of *Pseudis minuta* Günther, 1858. *Herpetology Notes*, 17:161-167.

- García-Franco, J.G., Castillo-Campos, G., Mehltreter, K., Martínez, M.L. y Vázquez, G. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.*, 83:37-52.
- Gelover A. A., Altamirano A. T., Soriano S. M. 2001. Hábitos alimenticios de *Bufo valliceps* bajo distintas condiciones; con aportación al conocimiento de la ecología alimenticia de *Bufo marinus* y *Bufo marmoratus*. *Revista de Zoología*, 12:28-32.
- Gómez-Díaz, J.A., Brast, K., Degener, J., Krömer, T., Ellis, E., Heitkamp, F. y Gerold, G. 2018. Long-Term Changes in Forest Cover in Central Veracruz, México (1998-2014). *Tropical Conservation Science*, 2:1-12.
- Granados-Sánchez, d., Hernández-García, M.A. y López-Ríos. G.F. 2006. Ecología de las zonas ribereñas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del ambiente*, 12:55-69.
- Guarabyra, B., Bezerra, A.M., Antunes, A.F. y Carvalho-e-Silva, S.P. 2021. Diet, reproductive biology, and ecological interactions of *Fritziana goeldii* (Anura: Hemiphractidae). *Phyllomedusa*, 20:37-52. doi: <http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v20i1p37-52>.
- Guimaraes, P.R., Guimaraes, P., 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Model. Softw.* 21, 1513–1521.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N. 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer-Verlag, New York.
- Hernández-Austria, R., Luría-Manzano, R. y Ramírez-Bautista, A. 2019. Variation in feeding habits between two syntopic frog species (Genus *Lithobates*) of a tropical habitat in the Atlantic Versant of Mexico. *Journal of Herpetology*, 53:289-296.
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B. P., Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., y Balderas-Valdivia, C. J. 2018. Amphibian life history in a temperate environment of the Mexican Plateau: dimorphism, phenology and trophic ecology of a hylid frog, *Hyla eximia* (= *Dryophytes eximius*). *PeerJ*, 6:2-18.
- Hirai T, Matsui M. 1999. Feeding habits of the pond frog, *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan. *Copeia*, 1999:940–947.
- Hirai, T. y Matsui, M. 2000. Feeding habits of the Japanese tree frog, *Hyla japonica*, in the reproductive season. *Zoological Science*, 17:977-982.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H., ... y Darwall, W. R. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, 330:1503-1509.

- Hudson, C.M., Brown, G.P., Stuart, K. y Shine, R. 2018. Sexual and geographical divergence in head widths of invasive cane toads, *Rhinella marina* (Anura: Bufonidae), is driven by both rapid evolution and plasticity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124:188-199.
- Huerta, C., Arellano, L. y Cruz, M. 2018. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) and dung removal in Mexican livestock pastures. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89:1280-1292. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2495>
- Huey, R.B. y Pianka, E.R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62:991-999.
- Iglesias-Carrasco, M., Martín, J. y Cabido, C. 2017. Urban habitats can affect body size and body condition but not immune response in amphibians. *Urban ecosyst*, 20: 1-8. DOI 10.1007/s11252-017-0685-y
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurements of food selection. *Oecologia*, 14:4-17.
- Kalcounis, M.C., Csada, R.D. y Brigham, R.M. 1992. Axle Grease as an alternative adhesive for use on sticky traps. *The Canadian Entomologist*, 124:561-562.
- Katsikaros, K. y Shine, R. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura:Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60:39-51.
- Langerhans, R.B., Goins, T.R., Stemp, K.m., Riesch, R., Araújo, M.S. y Layman, C.A. 2021. Consuming costly prey: optimal foraging and the role of compensatory growth. *Front. Ecol. Evol*, 8:603387. doi: 10.3389/fevo.2020.603387
- Le, D.T.T., Rowley, J.J.L., Tran, D.T.A. y Hoang H.D. 2020. The diet of a forest-dependent frog species, *Odorrana morafkai* (Anura:Ranidae), in relation to habitat disturbance. *Amphibia-Reptilia*, 41:29-41.
- Legler, J.M. y Sullivan, L. J. 1979. The application of stomach-flushing to lizards and anurans. *Herpetologica*, 35:107-110.
- Leivas, P. T., Mayer, T. B., Leivas, F. W., y Fávoro, L. F. 2018. Trophic niche of *Dendropsophus minutus* (Anura: Hylidae) in southern Brazil. *Phyllomedusa*, 17:267–272.
- Linzey, D.W. 1967. Food of the Leopard frog, *Rana p. pipiens*, in central New York. *Herpetologica*, 23:11-17.
- Lira-Noriega, A., Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. 2007. Composición florística en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 80:59-87.
- López, J.A., Scarabotti, P.A. y Ghirardi, R. 2015. Amphibian trophic ecology in increasingly human-altered Wetlands. *Herpetological Conservation and Biology*, 10:819–832.

- López, J.A., Scarabotti, P.A., Medrano, M.C. y Ghirardi, R. 2009. Is the red spotted green frog *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) selecting its preys? The importance of prey availability. *Rev. Biol. Trop*, 57:847-857.
- López-Bedoya, P.A., Cardona-Galvis, E.A., Urbina-Cardona, J.N., Edwards, F.A. y Edwards, D.P. 2022. Impacts of pasture and forestry plantations on herpetofauna: A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 22:1-11.
- López-Lezama, D., Armendano, A., Scioscia, C., González, S., Barneche, J., Giambelluca, L., Reboredo, G., Gabellone, C. Gonzalez, A. 2017. Diversidad de Theridiidae (Araneae) en la Reserva Natural e Histórica Isla Martín García (Buenos Aires-Argentina). *Caldasia*, 39:169-181.
- Lowe, W.H., Likens, G.E. y Cosentino, B.J. 2006. Self-organisation in streams: the relationship between movement behaviour and body condition in a headwater salamander. *Freshwater Biology*, 51:2052-2062. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01635.x
- Luría-Manzano, R. 2012. Ecología trófica del ensamble de anuros riparios de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla, México. Tesis Maestro en Ciencias. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico.
- 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*, 51:2346-2364.
- Luría-Manzano, R. y Ramírez-Bautista A. 2019. Dietary composition and selection in the stream-breeding anuran assemblage from a tropical wet forest in eastern Mexico. *Acta Oecologica*, 98:36-44.
- Luría-Manzano, R., Aguilar-López, J.L. y Pineda, E. 2022. Diet, density, biomass, and prey consumption through ontogeny of a dominant frog species at different distances from streams in a tropical rainforest. *South American Journal of Herpetology*, 24:67-74. <http://doi.org/10.2994/SAJH-D-20-00047.1>
- Magnusson, W.E., Lima, A.P., Da Silva, W.A. y De Araujo, M.C. Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia*, 1:13-19.
- Mahan, R.D. y Johnson, J.R. 2007. Diet of the gray treefrog (*Hyla versicolor*) in relation to foraging site location. *Journal of Herpetology*, 41:16-23.
- Manson, R. H. 2004. Los Servicios hidrológicos y la conservación de los bosque de México. *Madera y Bosques*, 10: 3-20.
- Márquez-Luna, J. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 37:385-408.

- Marquitti, F.M.D., Guimaraes Jr., P.R., Pires, M.M., Bittencourt, L.F., 2012. Modular: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. Versión Alfa 0.1 <http://sourceforge.net/projects/progammodular>.
- Martínez-Coronel, M. y M. Pérez-Gutiérrez. 2011. Composición de la dieta de *Craugastor lineatus* (Anura: Craugastoridae) de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 27:215-230.
- Martínez-Falcón, A.P., Martínez-Adriano, C.A. y Dáttilo, W. 2019. Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno, C.E. (Ed). *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ciudad de México. Pp. 265-283.
- Matías-Ferrer, N. y Escalante, P. 2015. Size, body conditions and limb asymmetry in two hylid frogs at different habitat disturbance levels in Veracruz, México. *Herpetological Journal*, 25:169-176.
- Mbije, N.E. y Kamungu, A. 2021. Rainy season food availability for anurans of Kimboza forest reserve, Tanzania. *Asian Journal of Biology*, 12:15-25.
- Merila, J. y Hendry, A. P. 2013. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 1-14. doi:10.1111/eva.12137
- Meza-Parral, Y. y Pineda, E. 2015. Amphibian Diversity and Threatened Species in a Severely Transformed Neotropical Region in Mexico. *PlosOne*, 10:1-14. doi:10.1371/journal.pone.0121652
- Moguel, P. y Toledo, V.M. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology*, 13:11-21.
- Moran, V.C. y Southwood, T.R.E. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology*, 51:289-306.
- Moroti, M. T., Soares, P.T., Pedrozo, M., Provete, D.B. y Santana, D.J. 2021. The effects of morphology, phylogeny and prey availability on trophic resource partitioning in an anuran community. *Basic and Applied Ecology*, 50:181-191.
- Moser, C.F., Farina, R.K., Dudczak, A.C., Tozetti, A.M. Lingnau, R. 2022. Feeding ecology of endemic frogs of the Atlantic Forest in southern Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 94:1-16.
- Moskowitz, N.A., Roland, A.B., Fischer, E.K., Ranaivorazo, N., Vidoudez, C., Aguilar, M.T...O'Connell, L.A. 2018. Seasonal changes in diet and chemical defense in the Climbing Mantella frog (*Mantella laevis*). *PlosOne*, 13:1-20.
- Murrieta-Galindo, R., González-Romero, R., Alfaro-Martínez, C. y Bolívar-Cimé, B. 2018. Resting microhabitats of males of the endemic *Rheohyla miotypanum* (Hylidae) in different habitats

- of the tropical montane forest in Central Veracruz, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 53:1-11. DOI: 10.1080/01650521.2018.1466847
- Nevo, E. 1973. Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology*, 54:1271-1281. <https://doi.org/10.2307/1934189>
- Noriega-Alvarado, J.A. 2002. Aportes a la biología del escarabajo sudamericano *Sulcophanaeus leander* (Waterhouse, 1891) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoologica Mexicana*, 87:67-82.
- Norval, G., Slater, K., Brown, L.R., Mao, J.J. y Goldberg, S.R. 2019. Interrelation of fat body mass, liver mass, and environmental parameters on the reproductive cycle of the brown anole (*Anolis sagrei*), an introduced lizard in Taiwan. *Herpetological Conservation and Biology*, 14:67-79.
- Ogoanah, S.O. y Enomongale, M.E. 2017. Prey availability or electivity in the diet of some amphibians from Olinlin-Uzea, Esan North East, Edo State, Nigeria. *Nigerian Journal of Environmental Sciences and Technology*, 1:69-74.
- Olalla-Tárraga, M.Á. y Rodríguez, M.Á. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16:606-617.
- Oliveira, M., Moser, C.F., Rebelato, M.M., De Camargo, P.B. y Tozetti, M.A. 2021. Trophic ecology of two amphibian species in patches and core forest of Atlantic Forest: A dietary and isotopic approach. *Austral Ecology*, 2021:1-13. doi:10.1111/aec.13107
- Parmelee, J.R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Natural History museum the University of Kansas*, 11:1-59.
- Peig, J. y Green, A.J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118:1883-1892. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x,
- Peltzer, M.P., Attademo, A.M., Lajmanovich, R.C., Junges, C.M., Beltzer, A.H. y Sanchez, L.C. 2010. Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Journal*, 20:261-269.
- Peltzer, P.M., Attademo, A.M., Lajmanovich, R.C., Junges, C.M., Beltzer, A.H. y Sanchez, L.C. 2010. Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Journal*, 20:261-269.
- Pérez-Almazán, C., Manríquez-Morán, N.L., Balderas-Plata, M.A., Némiga, X.A. y López-Alcaide, S. 2017. Implicaciones de la precipitación sobre la evolución del tamaño corporal y distancia

- interaxilar en el complejo *Aspidoscelis gularis* (Squamata: Teiidae). *Rev. Biol. Trop.*, 65:725-733.
- Piha, H., Luoto, M., Pihas, M. Merilä, J. 2007. Anuran abundance and persistence in agricultural landscapes during a climatic extreme. *Global Change Biology*, 13:300-311. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01276.x
- Pineda, E. y Halffter G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117:499-508.
- Primack, R., Rozzi, R., Massardo, F. y Feinsinger, P. 2001. Destrucción y degradación del hábitat. (pp. 183-212). En: R. Primack., R. Rozzi., F. Massardo., y P. Feinsinger, *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. México.
- Ramírez-Bautista, A., Luría-Manzano, R., Cruz-Elizalde, R., Pavón, P.N. y Wilson, L.D. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed spiny lizard, *Sceloporus siniferus*, from the southern Pacific coast of Mexico. *Salamandra*, 51:73-82.
- Ramírez-Valverde, T., González-Solís, D., Cedeño-Vázquez, J.R. y Luría-Manzano, R. 2020. Dieta de la rana de invernadero *Eleutherodactylus planirostris* (Amphibia: Eleutherodactylidae) en la península de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91:2-9. doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.2748
- Razeng, E. y Watson, D.M. 2014. Nutritional composition of the preferred prey of insectivorous bird: popularity reflects quality. *Journal of Avian Biology*, 45:001-008.
- Reum, J.C.P., Holsman, K.K., Aydin, K.Y., Blancherd, J.L. y Jennings, S. 2018. Energetically relevant predator-prey body mass ratios and their relationship with predator body size. *Ecology and Evolution*, 9:201-211.
- Robel, R. J., Press, B. M., Henning, B. L. y Johnson, K.W. 1995. Nutrient and energetic characteristics of sweepnet-collected invertebrates. *J. Field Ornithol* 66:44-53.
- Rodrigues-Borgues, A.C., Ferreira dos Santos, T., Frazao, L., Marques-Souza, S. y Menin, M. 2019. Food habits of *Rhinella proboscidea* (Anura: Bufonidae) in terra firme forests of central Amazonia. *Phyllomedusa*, 18:37-46.
- Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A. & Hawkins, B.A. 2005. Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica*, 28:65-70.
- Rodríguez-Mendoza, C. y Pineda, E. 2010. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology letters*, 6:781-784.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35:25-44.

- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1era. Edición digital, comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504.
- Sant'Anna, B.S., Fonseca, A.M. y Ferreira, R.F.B. 2022. Diet composition and coexistence of *Boana geographica* and *Boana raniceps* (Anura: Hylidae) from central Amazonia, Brazil. North-Western Journal of Zoology, 18:170-183.
- Santana, D. J., Ferreira, V. G., Crestani, G. N., y Neves, M. O. 2019. Diet of the Rufous frog *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) from two contrasting environments. Herpetozoa, 32:1-6.
- Schäuble, C.S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. Biological Journal of the Linnean Society, 82:39-56.
- Servino, L.M., Verdae, V.K. y Sawaya, R.J. 2022. For neither heat nor water conservation: Body size variation in Atlantic Forest frogs does not follow a general mechanism. Journal of Biogeography, 49:460-468. DOI: 10.1111/jbi.14309
- Sheridan, J.A., Caruso, N.M., Apodaca, J.J. y Rissler, L.J. 2017. Shifts in frog size and phenology; Testing predictions of climate change on a widespread anuran using from prior to rapid climate warming. Ecology and Evolution, 8:1316-1327.
- Solé, M. y Pelz, B. 2007. Do male tree frog feed during the breeding season? Stomach flushing of five syntopic hylid species in Rio Grande do Sul, Brazil. Journal of Natural History, 41:2757-2763.
- Solé, M. y Rödder, D. 2010. Dietary assessment of adult amphibians. (pp. 167-169). En: C.K. Jr. Dodd, Amphibian ecology and conservation. Oxford University press.
- Solé, M., Beckmann, O., Pelz, B. y Kwet, A. 2005. Stomach-flushing for diet analysis in anurans: and improved protocol evaluated in a case study in *Araucaria* forests, southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 40:23-28.
- Solé, M., Dias, I.R., Rodrigues, E.A.S., Marciano, E., Branco, S.J. y Rödder, D. 2019. Diet of *Leptodactylus spixi* (Anura: Leptodactylidae) from a cacao plantation in southern Bahia, Brazil. North-Western Journal of Zoology, 15:62-66.
- Stadtmüller, T. y Agudelo, N. 1990. Amount and variability of cloud moisture input in a tropical cloud forest. En: H. Lang y A. Musy, (ed). Hydrology in Mountainous Regions. I-Hydrologic Measurements: the water cycle. IAHS Press. Wallingford, Inglaterra.
- Stebbins, R.C. y Cohen, N.W. 1995. A natural history of amphibians. Princeton University Press.
- Stephens, D.W. y Krebs, J.R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ.

- Sunje, E., Courant, J., Vesnic, A., Koren, T., Bilela, L.L. y Damme, R.V. 2022. Pattern of variation in dietary composition among four populations of Alpine salamanders (*Salamandra atra prenzensis*). *Amphibia-Reptilia*, 2022:1-15.
- Tejeda-Martínez, A., Pérez-Méndez, Y. y Méndez-Pérez, I. 2020. Un laboratorio natural del clima; la interacción costa-montaña en el centro del Golfo de México. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México.
- Terborgh, J. 1988. The big things that run the world-a sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology*, 2:402-403.
- Tobar-Suárez, L.C. 2012. Anfibios y remanentes ribereños: análisis de la diversidad funcional y de especies en un paisaje tropical de montaña en México. Tesis maestra en ciencias. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Ver.
- Toft, C.A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45:131-141.
- Toledo-Aceves, T., Meave, A. J., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. 2011. Tropical montane cloud forests: Current Threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management*, 92:974-981.
- Torres-Hernández, L.A., Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., Hernández-Salinas, U., Berriozabal-Islas, C., DeSantis, D., Johnson, J.D., Rocha, A., García-Padilla, E., Mata-Silva, V., Fucsko, L.A. y Wilson, L.D. 2021. The herpetofauna of Veracruz, Mexico: composition, distribution, and conservation status. *Amphibian & Reptile Conservation*, 15:72-155.
- Triplehorn, C. A. y Johnson, N.F. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects. Séptima edición. Brooks/Cole Cengage Learning. E.U.A.
- Tryjanowski, P., Sparks, T., Rybacki, M. y Berger, L. 2006. Is body size of the water frog *Rana esculenta* complex responding to climate change. *Naturwissenschaften*, 93:110-113.
- Tso, I-M. y Yoshida, H. 2000. A new species of the genus *Nesticella* (Araneae: Nesticidae) from Taiwan. *Acta Arachnologica*, 1:13-16.
- Tuttle, N.C., Beard, K.H. 2009. Invasive litter, not an invasive insectivore, determines invertebrate communities in Hawaiian forests. *Biol Invasions*, 11:845-855. DOI 10.1007/s10530-008-9298-y.
- Valdovinos, F.S., Urbani, P. y Ramos-Jiliberto, R. 2010. Análisis de las consecuencias del comportamiento adaptativo individual sobre la estabilidad poblacional: El caso del forrajeo óptimo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 207-218.

- Valenzuela-Sánchez, A., Cunningham, A.A. y Soto-Azat, C. 2015. Geographic body size variation in ectotherms: effects of seasonality on an Anuran from the southern temperate forest. *Frontiers in zoology*, 12:1-9. DOI 10.1186/s12983-015-0132-y
- Vera-Candioti, J., D'Andrea, M.F. y Celine-Brodeur, J. 2019. Body condition of *Pseudis minuta* Günther, 1858 (Anura:Hylidae) inhabiting an agroecosystem from south Santa Fe Province, Argentina. *Herpetology Notes*, 12:13-17.
- Vitt, L. J., y J. P. Caldwell. 2014. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Fourth Edition.* Amsterdam: Elsevier.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians.* University of Chicago press.
- Whitfield, S.M y Donnelly, M.A. 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology* 22:409-417.
- Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop*, 41:443-453.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11:1825-1843.
- Williams-Linera, G. 2012. El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO-Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Woolbright, L.L. y Stewart, M.M. 1987. Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: The cost of calling. *Copeia*, 69-75.
- Wyman, R.L. 1990. What's happening to the amphibians? *Conservation Biology*, 4:350-352.

Anexo 1

Diagrama Ombrotérmico del municipio de Coatepec ubicado dentro de la zona de estudio (Información tomada de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) de la estación climática del municipio de Coatepec con clave 30026)

