



El Colegio de la Frontera Sur

Dieta de la rana invasora *Eleutherodactylus planirostris*
(Amphibia: Eleutherodactylidae) en tres sitios de la Península de
Yucatán

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
con orientación en Ecología y Sistemática

por

Tania Ramírez Valverde

2018



El Colegio de la Frontera Sur

Chetumal, Quintana Roo, 28 de junio de 2018

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Tania Ramírez Valverde

Hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

Dieta de la rana invasora *Eleutherodactylus planirostris* (Amphibia:
Eleutherodactylidae) en tres sitios de la Península de Yucatán

para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y
Desarrollo Rural**

	Nombre	Firma
Director	<u>Dr. David González Solís</u>	
Asesor	<u>Dr. José Rogelio Cedeño Vázquez</u>	
Asesor	<u>M. en C. Ricardo Luría Manzano</u>	
Sinodal adicional	<u>Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto</u>	
Sinodal adicional	<u>Dr. Pablo Jesús Ramírez Barajas</u>	
Sinodal suplente	<u>Dr. Jorge Correa Sandoval</u>	

A mis papás

A mis hermanos

A mi pareja, amigo y colega Rubén

Agradecimientos

A El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), personal del SIBE, administrativo y docentes por las facilidades brindadas para poder desarrollar mi investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por el otorgamiento de la beca de manutención para poder realizar mis estudios de posgrado.

A David González Solís, José Rogelio Cedeño Vázquez y Ricardo Luría Manzano por aceptar ser parte de mi Consejo Tutelar, por su apoyo y asesoría durante la investigación.

A David González Solís por aceptarme como su alumna, brindarme el financiamiento para realizar la salida al campo, además de poner a mi disposición el laboratorio para analizar los ejemplares, pero sobre todo por su paciencia.

A José Rogelio Cedeño Vázquez por su apoyo en las dificultades que se presentaron con el tema de tesis, ayuda en la logística de la salida a campo y dar facilidades para revisar e ingresar ejemplares a la Colección Herpetológica.

A Ricardo Luría Manzano por transformar mi miedo a la herpetofauna en admiración, por contagiarme su pasión por los anfibios, por su apoyo moral y asesoría durante toda la investigación.

A mis sinodales Juan Jacobo Schmitter Soto, Pablo Ramírez Barajas y Jorge Correa Sandoval por su participación en la revisión de la tesis.

A la Sra. Araceli Domínguez por el hospedaje y las facilidades brindadas para realizar el trabajo de campo en el Hotel El Rey del Caribe en Cancún.

Al Lic. Manuel Campos Ancona, Subdirector de Servicios Generales del Ayuntamiento de Mérida, por las facilidades para realizar el trabajo de campo en el Parque Zoológico Bicentenario Animaya.

A las familias del poblado Emiliano Zapata en Oxkutzcab, por sus atenciones y permitirme realizar el trabajo de campo.

Al Biól. Javier González Vázquez y al aviario Xaman Há por permitirnos el acceso y el apoyo en la logística para realizar trabajo de campo.

A Javier Alonso Ortiz Medina, Daniel Iván Cabrera Cen por su apoyo en la salida al campo.

A Rubén Alonso Carbajal Márquez por su apoyo en la salida a campo, por ser el compañero ideal para poder lograr esta meta, por estar a mi lado en cada momento de dificultad y felicidad, por nunca dejarme abandonar el camino, por ser mi inspiración y motivación.

A mis profesores del posgrado, en especial a David González, Luis Fernando Carrera, Juan Jacobo Schmitter, Jorge Correa por compartirme su conocimiento de una manera especial, por su entusiasmo al enseñar, pero sobre todo por su calidad humana.

A mis hermanos de la maestría, Brianna, León Felipe, Rebecka, Cinthia, Astrid, Grecia, Suly, Luis, Rita, Úrsula, Lucy, Martha, Landy y Rahuél por compartir experiencias y anécdotas. En especial a Brianna, León Felipe y Rebecka por aguantar mis altibajos.

A Gabriela Zacarías y José Santos por su apoyo en la búsqueda de bibliografía especializada.

A la Biól. Noemí Salas por el préstamo de equipo y libros de apoyo para la identificación de artrópodos.

Al Biól. Humberto Bahena por el préstamo de libros y la toma de fotografías de la especie objeto de esta investigación.

A la Dra. Teresa Álvarez por prestarnos el vehículo de su departamento para que la salida a campo fuera posible.

A Gabriela Blanco por su apoyo en la actualización de las bases de datos de la colección herpetológica.

A Cristian García Balderas y Víctor Hugo González por los comentarios acerca de la especie estudiada.

A Paty Bardales, Guillermina Herrera y Alfonso Torres por su apoyo en todas las cuestiones administrativas que conlleva el posgrado.

A don Sergio, por permitirme disfrutar de un espacio limpio para trabajar, tanto en el salón de clases como en el laboratorio.

Tabla de Contenido

Resumen 2
Introducción general 3
Manuscrito enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad 5
Conclusiones..... 34
Literatura citada..... 35

Resumen

El objetivo del presente estudio fue analizar la diversidad de la dieta de la rana de invernadero *Eleutherodactylus planirostris* en tres sitios de la Península de Yucatán, y su relación con la ontogenia, sexo y estación del año, además de evaluar el fenómeno de especialización individual (*IS*) y la condición de las reservas energéticas. Para ello, se determinó el índice de importancia y la diversidad de presas en cada sitio. Se realizaron pruebas de Mann Whitney para evaluar diferencias en el número de presas, volumen del contenido y reservas energéticas entre sitios. Se realizó una prueba de Mantel para determinar si la composición de la dieta está relacionada con el tamaño del cuerpo. La *IS* en la dieta se determinó con la adaptación al índice de similitud proporcional (*PSi*). Para evaluar si existe correlación entre *IS* y la amplitud del nicho trófico se realizó una correlación de Spearman. Para la comparación de los *PSi* entre muestras de dos diferentes estaciones, se utilizó una prueba de Mann Whitney. Finalmente, se realizaron PERMANOVAs para comparar la similitud en la composición de la dieta entre clases de edad, sexos y estaciones. Las hormigas y los ácaros fueron las presas más consumidas. La rana de invernadero consumió un mayor número de presas que en otros sitios de invasión, atribuido a la presencia de una mayor cantidad de preadultos. Las presas de mayor importancia relativa fueron Isopoda y Formicidae. Schizomida se reporta por primera vez como parte de la dieta de *E. planirostris*. Hay un cambio ontogénico en la dieta. Las hembras consumieron un mayor volumen que los machos. La *IS* aumentó en relación con la amplitud del nicho de la población en las dos muestras recolectadas en diciembre 2016 y julio 2017. El nivel de *IS* podría estar relacionado con la reducción de la competencia intraespecífica. Los cuerpos grasos presentaron menor masa en julio 2017 (lluvias), lo cual se atribuye a la relación que existe con el inicio de la actividad reproductiva.

Palabras clave: rana de invernadero, importancia relativa, especialización individual, cambio ontogénico, reservas energéticas.

Introducción general

Los principales factores que influyen en la dieta de los anfibios son la abundancia del alimento y la tolerancia ecológica (Duellman y Trueb 1994). También se considera que la capacidad de una especie para alimentarse en ambientes distintos podría incrementar su supervivencia (Falico et al. 2012).

En las ranas de hojarasca el tamaño corporal está relacionado con el tipo de presas que consumen (Toft 1980; Whitfield y Donnelly 2006), por lo que se han clasificado como generalistas cuando consumen presas grandes, de diferentes tipos en la misma proporción a la disponibilidad en ambiente, contrario a las especialistas, que prefieren consumir en mayor proporción, presas pequeñas, como ácaros y hormigas respecto a su disponibilidad (Toft 1980, 1981). Además, se ha comprobado que, en algunas especies, la dieta varía en relación con el cambio ontogénico, es decir, cambian sus requerimientos y preferencias de alimentación a medida que crecen (Werner y Gilliam 1984), por lo que el tamaño de las presas consumidas, aumenta cuando el tamaño de la rana es mayor (Whitfield y Donnelly 2006; Ferreira et al. 2015), y las ranas más pequeñas consumen más ácaros, colémbolos y hormigas, que las ranas de mayor tamaño (Lima y Moreira 1993; Lima 1998; Falico et al. 2012; Forti et al. 2011). Incluso, se han presentado diferencias en la composición de la dieta entre sexos, atribuidas a la diferencia en la demanda energética (Forti et al. 2011; Falico et al. 2012).

Además del efecto de la clase de edad y el sexo en la dieta, recientemente se ha puesto atención en la especialización individual, que es un fenómeno que se presenta de manera general en invertebrados (escarabajos, isópodos, avispas, entre otros) y vertebrados (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos) (Bolnick et al. 2003). La especialización ocurre cuando dentro de una población existen individuos que sólo utilizan un pequeño subconjunto de recursos, de todo el conjunto de la población, y que no se atribuye a la edad o al sexo (Bolnick et al. 2003). Este fenómeno se ha presentado en especies de zonas tropicales y templadas, así como también en comunidades con alta y baja diversidad (Araújo et al. 2007).

El fenómeno de la especialización individual en el recurso trófico, se ha evaluado principalmente en poblaciones de anfibios generalistas (Araújo et al. 2007, 2009; Bolnick

et al. 2007; da Rosa et al. 2011; Costa et al. 2017). Se ha visto que la especialización tiende a ser mayor cuando la amplitud del nicho total de la población disminuye (Araújo et al. 2007, 2009; Bolnick et al. 2007; Costa et al. 2015). Además, se ha comprobado que la magnitud de la variación de la dieta entre individuos depende del nivel de competencia intra e interespecífica, la oportunidad ecológica y la depredación (Svanbäck et al. 2008; Araújo et al. 2011). Este fenómeno se ha reportado también en la salamandra *Salamandrina perspicillata*, especialista en el consumo de colémbolos (Costa et al. 2015).

La energía que proviene de la alimentación en los anuros es almacenada principalmente en los músculos del tronco, cuerpos grasos abdominales y el hígado (Wells 2007). Estos dos últimos órganos son los que principalmente aportan energía directa a la reproducción, y presentan una relación inversa con las gónadas (Duellman y Trueb 1994). Por lo tanto, la condición de estas reservas energéticas podría dar indicios del ciclo reproductivo de las especies de anuros.

La rana de invernadero *Eleutherodactylus planirostris* (Cope, 1862) es originaria de Cuba y las Bahamas (Schwartz 1974); en la actualidad, es una de las especies de rana que se encuentra más dispersa en el mundo (Beard et al. 2018). En México, se registró por primera vez en Veracruz en 1974 (Schwartz 1974), pero al parecer esa invasión no fue exitosa (Contreras-Calvario et al. 2018). Después de 30 años, es registrada de nuevo, pero ahora en Playa del Carmen (Cedeño-Vázquez et al. 2014) y posteriormente en otros sitios de la Península de Yucatán (García-Balderas et al. 2016; Ortiz-Medina et al. 2017). Esta rana puede ocasionar alteraciones ecológicas que impactarían en las comunidades nativas, como la competencia con otras especies insectívoras (Meshaka 2011), y la disminución de las poblaciones de artrópodos de las cuales se alimenta (Olson et al. 2012), por lo que se pretende evaluar su dieta en tres sitios de la Península de Yucatán, para determinar su diversidad, y su relación con la ontogenia, sexo y estacionalidad. Además, evaluar el fenómeno de especialización individual y analizar la condición de las reservas energéticas.

Manuscrito enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad

Dieta de la rana invasora *Eleutherodactylus planirostris* (Amphibia: Eleutherodactylidae) en la Península de Yucatán, México

Diet of the invasive frog *Eleutherodactylus planirostris* (Amphibia: Eleutherodactylidae) in the Yucatán Peninsula, Mexico

Tania Ramírez-Valverde^{a*}, David González-Solís^a, José Rogelio Cedeño-Vázquez^a, Ricardo Luría-Manzano^b

^aEl Colegio de la Frontera Sur, unidad Chetumal, Avenida Centenario Km 5.5, 77014, Chetumal, Quintana Roo, México. * trvalverde@gmail.com, dgonzale@ecosur.mx, rcedenov@ecosur.mx

^bFacultad de Ciencias Biológicas. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Boulevard Valsequillo y Avenida San Claudio, Edificio 1 BIO 1, 72570, Puebla, Puebla, México.
doubek@hotmail.com

Resumen

Se analizaron los contenidos estomacales de 287 *Eleutherodactylus planirostris* provenientes de tres sitios invadidos en la Península de Yucatán, México. La rana de invernadero consumió un mayor número de presas que en otras regiones, lo cual se atribuye a la presencia de una mayor cantidad de preadultos. Las categorías de presa más consumidas fueron Oribatida y Formicidae, esta última junto con Isopoda fueron las de mayor importancia relativa. Schizomida se reporta por primera vez como parte de la dieta. Hay un cambio ontogénico en la dieta. La composición de la dieta entre sexos no fue distinta. Se encontró un nivel de especialización individual (*IS*) mayor al de otra especie que también es especialista. La *IS* aumentó en relación con la amplitud del

nicho de la población en dos muestras colectadas en diferentes periodos de tiempo, Formicidae fue la categoría más consumida en ambos períodos de muestreo. Los cuerpos grasos presentaron menor masa en la muestra de la estación lluviosa, atribuido a la relación que existe con el inicio de la temporada reproductiva. Este trabajo provee una línea base para que futuros estudios que se enfoquen en los posibles impactos de la especie en los sitios invadidos.

Palabras clave. Rana de invernadero, cambio ontogénico, Schizomida, reservas energéticas, estacionalidad.

Abstract

We analyzed the stomach contents of 287 *Eleutherodactylus planirostris* from three invaded sites in the Yucatán Peninsula, Mexico. The Greenhouse frog consumed a higher number of preys than in other invaded sites, attributed to the presence of a higher number of preadults. The most consumed categories of prey were Oribatida and Formicidae, the latter together with Isopoda were those of greater relative importance. Schizomida is reported for the first time as part of the diet. There is an ontogenetic change in the diet. The composition of the diet of males and females was not different. An individual level of specialization (*IS*) was found higher than that of another specialist species. The *IS* increased in relation to the amplitude of the niche of the population in the two samples collected in different sampling period. Formicidae was the category most consumed in both periods. The fat bodies presented lower mass in the sample collected in rainy season attributed to the relationship that exists with the beginning of the reproductive season. This work provides baseline information for future studies that focus on the possible impacts of the species on the invaded sites.

Keywords: Greenhouse frog, ontogenetic change, Schizomida, energy reserves, seasonality.

Introducción

La rana de invernadero, *Eleutherodactylus planirostris* (Cope, 1862), ocupa el quinto lugar entre los anfibios invasores más exitosos del mundo (Bomford et al., 2009). Su distribución original comprende Cuba, Islas Caimán y Bahamas (Schwartz, 1974); sin embargo, actualmente se ha establecido en China (Lee et al., 2016), Estados Unidos de América (Goin, 1947), Filipinas (Olson et al., 2014), Guam (Christy et al., 2007), Honduras (McCraine et al., 2008), Jamaica (Stewart y Martin, 1980), México (Cedeño-Vázquez et al., 2014), Nicaragua (Villa, 2015), Nigeria (Ukpong et al., 2012), Panamá (Crawford et al., 2011) y Singapur (Lim y Sind, 2017).

Al igual que otras especies invasoras, la rana de invernadero puede transmitir parásitos y enfermedades, modificar la dinámica del ciclo de nutrientes y actuar como depredador o competidor de las especies nativas (Kraus, 2009). Esto se debe a que puede presentar una alta variabilidad genética, crecimiento rápido, madurez sexual temprana, alta tasa de reproducción, amplia tolerancia ambiental y un nicho trófico amplio (Ricciardi y Rasmussen, 1998). Esta rana es especialista en hormigas (Ferreira et al., 2015), aunque en los sitios que ha invadido (e.g., Florida, islas de Hawái y Maui), consume adicionalmente una gran variedad de artrópodos (Ferreira et al., 2015; Goin, 1947; Olson y Beard, 2012). A pesar de que algunas características intrínsecas de la especie, como la relación entre la dieta y la variación ontogénica y sexual han sido analizadas con anterioridad, se desconoce el grado en que se presenta la especialización individual y su variación entre periodos de muestreo, así como también la condición de las reservas energéticas.

La especialización individual de la dieta se ha reportado en algunas especies de anfibios de Brasil (Araújo et al., 2007, 2009), Uruguay (da Rosa et al., 2011) e Italia (Costa et al., 2015, 2017) y se presenta cuando en una población existen individuos especializados, porque sus

nichos son pequeños subconjuntos del nicho de toda la población (Bolnick et al., 2003). Su magnitud suele variar entre especies y poblaciones, aunque su cuantificación ha sido escasa (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003).

Se ha demostrado que existe una relación inversa del desarrollo de las gónadas con el hígado y los cuerpos grasos, ya que las reservas energéticas están estrechamente relacionadas con el proceso de reproducción, principalmente en hembras (Duellman y Trueb, 1994; Hoque y Saidapur, 1994). En Cuba, se ha demostrado que *E. planirostris* tiene esta relación inversa entre gónadas y cuerpos grasos (Iturriaga et al., 2014).

Por lo tanto, en este estudio se analiza la dieta de *E. planirostris* en tres sitios de la Península de Yucatán, para determinar su diversidad y posible relación con el desarrollo ontogénico, sexo y periodos de muestreo. Además, se pretende probar la existencia del fenómeno de especialización individual, y analizar la condición de las reservas energéticas de *E. planirostris* en los tres sitios.

Materiales y métodos

Para la comparación entre los dos periodos de muestreo (diciembre 2016 “secas” y julio 2017 “lluvias”), se tomaron en cuenta 78 *E. planirostris* colectados de 19–20 h el 20 de diciembre de 2016, en el poblado Emiliano Zapata, municipio Oxkutzcab, Yucatán (20°13'32"N, 89°28'02"O), que se encontraban depositados en la colección herpetológica de El Colegio de la Frontera Sur, unidad Chetumal (ECO-CH 3891–3968). Además, se colectaron 209 individuos del 3–5 de julio de 2017, en tres sitios antropizados: hotel el Rey del Caribe, Cancún, Quintana Roo (CAN, n = 51) (21°09'51"N, 86°49'23" O), totalmente inmerso en la zona urbana; Parque Zoológico Bicentenario Animaya, ubicado en la periferia oeste de la ciudad de Mérida (MER, n =

92) (20°58'59"N, 89°41'26"O); y en el poblado Emiliano Zapata, municipio de Oxkutzcab, Yucatán (OXK, n = 66). Dos personas realizaron la búsqueda y recolecta de ranas durante una noche (21:00–00:00 h) en cada sitio, en días diferentes y consecutivos. Después de ser capturadas, las ranas fueron sacrificadas en un lapso no mayor a 30 minutos, se preservaron en alcohol al 70% y fueron ingresadas a la colección antes mencionada (ECO-CH 4133–4341).

En el laboratorio, a las ranas se les tomaron cinco medidas corporales: longitud hocico-cloaca (LHC), distancia entre ojo-nostrilo (DON), ancho de la boca (AB), longitud de la cabeza (LC) y diámetro del ojo (DO), con un calibrador (± 0.01 mm). Se consideraron adultos (AD) cuando presentaron una $LHC \geq 15.20$ mm y preadultos (PR) con una $LHC < 15.20$ mm (Iturriaga et al., 2014). Se realizó una incisión longitudinal en el vientre de cada rana y se removieron el estómago, hígado y cuerpos grasos, los cuales fueron colocados (excepto los cuerpos grasos) en una toalla de papel absorbente para retirar el exceso de alcohol. Se pesaron en una balanza analítica (± 0.0001 g), y se almacenaron en frascos con alcohol al 70%.

El contenido estomacal de cada rana fue vertido en una caja de Petri, y las presas se determinaron hasta la mínima unidad taxonómica identificable; además, los insectos holometábolos se separaron en larvas y adultos. El volumen de cada presa se obtuvo con la fórmula:

$$V = 4/3 \pi \times L/2 \times (w/2)^2$$

donde: L = longitud y w = ancho (Parmelee, 1999).

Se estimó la longitud y ancho de las presas colocándolas en una caja Petri bajo un microscopio estereoscópico y se midieron con un objetivo 10× con retícula (± 0.09 mm)

excluyendo apéndices y ornamentaciones (Magnusson et al., 2003). Se determinó la importancia (I) de cada categoría de presa con la fórmula:

$$I = (\%F + \%N + \%V)/3$$

donde: %F = porcentaje de los estómagos que contuvieron al menos una presa de esa categoría, %N = porcentaje del número total de presas de esa categoría de presa, y V% = porcentaje del volumen total de esa categoría (Biavati et al., 2004).

Análisis de datos

Debido a que la mayoría de los datos no tuvieron una distribución normal, se utilizó una prueba de Mann-Whitney para comparar la LHC entre machos y hembras de cada sitio y del total de estos. Se empleó una prueba de χ^2 para probar si la proporción de sexos es de 1:1. La diversidad de la dieta se calculó con el índice de Shannon:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

donde: p_i = proporción del recurso i en la dieta. Al valor obtenido, se le aplicó el exponencial, para así obtener la “diversidad verdadera” (D), la cual tiene como unidad de medida el número de categorías de presa efectivas, lo que permite hacer comparaciones entre sitios (Jost, 2006).

Con el fin de evaluar las diferencias en el número de presas, volumen del contenido y peso de las reservas energéticas (hígado y cuerpos grasos), se utilizaron pruebas de Kruskal Wallis; cuando resultaron significativas, se utilizaron pruebas de Mann-Whitney como pruebas *a posteriori* (Hammer et al., 2001). Estas últimas también fueron utilizadas para la comparación entre sexos y clases de edad. Para determinar si el número de presas y el volumen del contenido se relacionan con la LHC, se realizaron correlaciones de Spearman.

La existencia de un cambio en la composición de la dieta en relación con el desarrollo ontogénico se evaluó con un análisis de componentes principales (ACP) para los datos de cada sitio, utilizando LHC, DON AB, LC y DO, transformadas logarítmicamente (ln). Se excluyeron los individuos sin contenido estomacal. Se utilizó el puntaje del componente principal 1 (LHC), para calcular una matriz de distancias euclidianas de tamaño entre pares de individuos para cada sitio. Después, se calculó una matriz de traslape de dieta por pares de individuos, utilizando el índice de similitud proporcional (PS) de Schoener (1968):

$$PS_{ij} = 1 - 0.5 \sum_k |p_{ik} - p_{jk}|;$$

donde: p_{ik} y p_{jk} son las proporciones de la categoría de presa k en las dietas de i y j . PS_{ij} es el traslape de las dietas de i y j , el cual varía de 0 (sin traslape) a 1 (traslape total). Se excluyeron las categorías de presa que representaron menos del 1% del total de las presas en cada sitio (Araújo et al., 2007). Si las dietas estuvieran asociadas con el tamaño, se esperaría que las matrices estuvieran negativamente correlacionadas, ya que cuanto mayor sea la distancia del tamaño, menor será el traslape de la dieta. Se evaluó la correlación con una prueba de Mantel con 1000 simulaciones.

Para medir la especialización individual en cada sitio, se consideraron únicamente adultos, y se utilizó la adaptación del índice PS (PS_i), el cual mide el traslape entre la dieta de los individuos i y la dieta de la población (Bolnick et al., 2002):

$$PS_i = 1 - 0.5 \sum_j |p_{ij} - q_j| = \sum_j \min(p_{ij} - q_j)$$

donde: p_{ij} es la proporción de la categoría del recurso j en la dieta del individuo i , y q_j es la proporción del recurso j en el nicho de la población. Para los individuos que consumen recursos en proporción directa con la población en su conjunto, PS_i es igual a 1. Para obtener el

valor de especialización de toda la población (IS), se promedian los valores de PS_i de todos los individuos. El valor de IS varía de cerca de 0 (máxima especialización individual) a 1 (ninguna especialización individual). Para evaluar si la especialización se relaciona con la amplitud del nicho, se realizó una correlación de Spearman entre IS y el número de categorías efectivas en cada sitio. Los valores de PS_i fueron comparados entre periodos de muestreo con una prueba de Mann-Whitney. Se utilizó el método de Monte Carlo con 1000 simulaciones para calcular la significancia de IS y PS mediante modelos nulos (Bolnick et al., 2002).

Se realizaron análisis multivariados de varianza con permutaciones (PERMANOVA) con el coeficiente de Bray-Curtis para comparar la similitud en la composición de la dieta entre clases de edad, sexos y periodos de muestreo. Cuando hubo diferencias, se realizaron PERMANOVAs como pruebas *a posteriori* para cada variable dependiente (i.e., categoría de presa).

La mayor parte de los análisis estadísticos se hicieron en el programa PAST versión 3.16 (Hammer et al., 2001). El ACP y la prueba de Mantel se realizaron en el programa XLSTAT (Addinsoft, 2009). El cálculo de PS , IS y las simulaciones de Monte Carlo, se realizaron con el paquete RInSp (Zaccarelli et al., 2013). Para todos los análisis se consideró un nivel de significancia de 0.05.

Resultados

La LHC promedio de los 209 individuos de *E. planirostris* recolectados en julio 2017 (52 machos, 65 hembras y 92 preadultos) fue de 15.54 ± 5 mm. Las hembras fueron significativamente más grandes que los machos, y la proporción de machos fue

significativamente menor que la de las hembras en MER ($\chi^2 = 9.62$, $gl = 1$, $p = 0.002$), pero no en CAN y OXK (CAN $\chi^2 = 0.24$, $gl = 1$, $p = 0.62$; OXK $\chi^2 = 2$, $gl = 1$, $p = 0.16$) (Tabla 1).

[Tabla 1]

De los 209 organismos del muestreo de julio 2017, 202 presentaron contenido; se identificaron 4 796 presas, las cuales fueron agrupadas en 27 categorías. Las principales categorías de presa, de acuerdo con el índice de importancia relativa, fueron Isopoda, Formicidae y Oribatida. Estas dos últimas también tuvieron el mayor número de presas (19% cada una), seguidas de Symphypleona (13%) e Isopoda (11%). Por su parte, Isopoda representó el mayor volumen de presas (33%), seguida de Formicidae (14%) y Coleoptera (8%). Las categorías Oribatida (15%), Formicidae (13%) e Isopoda (10%) fueron las que presentaron mayor frecuencia de aparición en los estómagos (Tabla 2). En promedio, las ranas consumieron 23 presas (1-158) y un volumen de 18.90 mm³ (0.05–298). El número de categorías de presa consumidas por rana varió entre 1-15. Existió una correlación positiva entre la LHC y el volumen del contenido ($r_s = 0.66$, $p < 0.001$), mientras que la correlación con el número de presas fue baja ($r_s = 0.18$, $p = 0.01$).

Formicidae se mantuvo en los primeros lugares de importancia en los tres sitios, mientras que Diptera y Mesostigmata, solo fueron importantes en dos sitios, pero dentro de los cinco primeros lugares de importancia. La diversidad total de la dieta de *E. planirostris* fue de 11 categorías de presa efectivas. Las categorías efectivas por sitio fueron 10 en CAN y 9 en MER y OXK.

[Tabla 2]

Las hembras tuvieron en promedio 41.04 mm³ (1–298 mm³) de volumen del contenido, que fue significativamente mayor al de los machos (promedio 12.06 mm³, 0.05–63.21 mm³) ($z = -5.44, p < 0.001$), pero no mostraron diferencias en el número de presas consumidas (hembras [promedio 23, 2–118], machos [promedio 21, 1–158]) ($z = -1.12, p = 0.26$). Los preadultos consumieron un mayor número de presas (promedio 25, 1–157) que los adultos (promedio 22, 1–158) ($z = -3.52, p < 0.001$), pero tuvieron significativamente menos volumen del contenido que los adultos (promedio 7.79 mm³ [15.25–298.11 mm³] vs. promedio 27.98 mm³ [0.05–15.52 mm³] ($z = 6.17, p < 0.001$). En el sitio MER, se consumió un mayor número de presas que en CAN (promedio 31 [1–158] vs. 17 [2–60]) ($z = -5.64, p < 0.001$) y OXK (promedio 18 [1–53]) ($z = -5.60, p < 0.001$); entre OXK y CAN no hubo diferencias ($z = -1.12, p = 0.27$). El volumen del contenido fue distinto en todos los sitios, MER presentó el mayor volumen (MER = 23.17 mm³, [0.82–196.25 mm³], OXK = 16.04 mm³ [1.14–160.12 mm³] y CAN = 14 mm³ [0.05–298.1 mm³]) (CAN-MER: $z = -4.19, p < 0.001$; MER-OXK: $z = -2.19, p = 0.03$; OXK-CAN: $z = -2.47, p = 0.01$).

Existió una correlación negativa entre la matriz de distancias morfológicas y la de traslape de dietas en MER ($r = -0.190, p < 0.001$) y OXK ($r = -0.172, p < 0.001$), mientras que en CAN no existió correlación ($r = -0.020, p = 0.533$). El PERMANOVA indicó que el consumo de las categorías de presa es distinto entre las clases de edad en los tres sitios (CAN: *Pseudo-F* = 12.9, $p < 0.001$; MER: *Pseudo-F* = 6.0, $p < 0.001$; OXK: *Pseudo-F* = 5.8, $p < 0.001$). Las categorías de presa más consumidas por los preadultos fueron las larvas de Coleoptera (*Pseudo-F* = 13.9, $p < 0.001$) y Entomobryomorpha (*Pseudo-F* = 4.2, $p = 0.02$) en CAN; en MER fue Poduromorpha (*Pseudo-F* = 8.4, $p = 0.002$), Oribatida en OXK (*Pseudo-F* = 12.21, $p < 0.001$) y en los tres sitios Mesostigmata (CAN *Pseudo-F* = 28.7, MER *Pseudo-F* = 23.11, OXK *Pseudo-*

$F = 24.07$; $p < 0.001$). Los adultos consumieron más presas de las categorías Formicidae ($Pseudo-F = 6.0$, $p = 0.002$), Blattodea ($Pseudo-F = 9.9$, $p = 0.002$) y Araneae ($Pseudo-F = 4.9$, $p = 0.02$) que los preadultos en MER.

Las dietas entre machos y hembras tuvieron un bajo traslape en los tres sitios (MER $PS = 0.39$ $p < 0.001$, OXK $PS = 0.39$ $p < 0.001$, CAN $PS = 0.22$ $p < 0.001$), los tres valores de PS estuvieron por debajo y fuera del rango de los modelos nulos. A pesar de esto, el sexo no influyó en la composición de la dieta en los tres sitios (CAN: $Pseudo-F = 0.89$, $p = 0.52$; MER: $Pseudo-F = 1.97$, $p = 0.06$; OXK: $Pseudo-F = 2.23$, $p = 0.07$).

Se encontró un cierto nivel de especialización individual en la dieta de *E. planirostris*, el cual fue mayor en CAN ($IS = 0.37$, $p < 0.001$) que en MER y OXK ($IS = 0.47$, 0.49 ; $p < 0.001$). En los tres sitios, la especialización individual fue mayor a la esperada por azar, de acuerdo con los modelos nulos (Fig. 1). No existe correlación entre la especialización y la amplitud del nicho ($r = -0.98$, $p = 0.14$). La especialización individual en OXK fue ligeramente mayor en la muestra tomada en Julio 2017 (lluvias) ($IS = 0.49$) que en la muestra de la de diciembre 2016 (secas) ($IS = 0.54$), pero significativa ($z = -2.15$, $p = 0.03$). La amplitud del nicho trófico también fue mayor en julio 2017 ($D = 9$) que en diciembre 2016 ($D = 6$).

[Figura 1]

De los 78 organismos del muestreo de diciembre 2016, 66 presentaron contenido, con un total de 643 presas. En julio 2017, OXK presentó 9 categorías efectivas de presa y 6 en diciembre 2016. Las categorías que no se presentaron en este último periodo fueron, Orthoptera, Lithobiomorpha y Poduromorpha. El volumen del contenido estomacal en julio 2017 fue mayor (16.04 mm^3 [$1.14\text{--}160.12 \text{ mm}^3$]) al encontrado en diciembre 2016 (3.37 mm^3 [$0\text{--}28 \text{ mm}^3$]) ($z = -$

6.586, $p < 0.001$), al igual que el número de presas (18 [1–53] y 10 [1–28], respectivamente) ($z = -5.04$, $p < 0.001$). La dieta en ambas fechas fue distinta ($Pseudo-F = 17.53$, $p < 0.001$). Las categorías que se consumieron más en julio 2017 que en diciembre 2016 fueron Isopoda ($Pseudo-F = 104.9$, $p < 0.001$), Entomobryomorpha ($Pseudo-F = 16.24$, $p < 0.001$), Araneae ($Pseudo-F = 42.7$, $p < 0.001$) y Oribatida ($Pseudo-F = 12.2$, $p < 0.001$). Solo la categoría Diptera se consumió más en diciembre 2016 que en julio 2017 ($Pseudo-F = 7.39$, $p = 0.004$).

Existe una correlación positiva entre la masa del hígado y el contenido estomacal en MER ($r_s = 0.49$, $p < 0.001$), pero no en OXK ($r_s = 0.23$, $p = 0.26$) y CAN ($r_s = 0.01$, $p = 0.45$). No existió correlación entre la masa de los cuerpos grasos y del contenido estomacal en ninguno de los sitios (CAN $r = -0.08$, $p = 0.63$; MER $r = 0.07$, $p = 0.58$; OXK $r = -0.34$, $p = 0.09$). La masa de los cuerpos grasos de las hembras en MER fue de 4.2 mg (0–30.5 mg), significativamente mayor comparada con 0.81 mg (0–7.7 mg) en CAN ($z = -3.93$, $p < 0.001$) y 0.17 mg (0–0.30 mg) en OXK ($z = -3.51$, $p < 0.001$). Por el contrario, la masa del hígado fue mucho menor en MER (19.5 mg (6.4–57.5 mg)) que en OXK (38.2 mg (8.8–53.6 mg)) ($z = -2.38$, $p = 0.02$) y CAN (27.3 mg (10.9–51.6 mg)) ($z = -2.5$, $p = 0.01$). En CAN y OXK, la masa de ambos órganos en las hembras no fue distinta (cuerpos grasos: $z = -0.41$, $p = 0.84$; hígado: $z = -1.83$, $p = 0.07$), pero en los machos presentaron significativamente menor masa en CAN (0.24 mg [0–2.7 mg] y 8.65 mg [5.9–11.7 mg] respectivamente) que en MER (5.5 mg [1.10–17.10 mg]) ($z = -4.98$, $p < 0.001$), (13.3 mg [6.8–23.3 mg]) ($z = -3.31$; $p < 0.001$) y OXK (4.1 mg [0.2–10.1]) ($z = -4.67$, $p < 0.001$), (14.5 mg [10.0–21.4 mg]) ($z = -4.52$, $p < 0.001$). Entre MER y OXK, la masa de los cuerpos grasos y del hígado no tuvo diferencias significativas (cuerpos grasos: $z = -0.23$, $p = 0.82$; hígado: $z = -1.19$, $p = 0.24$).

Al comparar entre los periodos de muestreo, los cuerpos grasos presentaron una mayor masa en diciembre 2016 (11.6 mg [0.4–56.0 mg]) que en julio 2017 (2.7 mg [0–10.1]) ($z = -5.092$, $p < 0.001$). No existió diferencia en la masa del contenido estomacal (diciembre 2016 = 3.0 mg [0–15.0] vs. julio 2017 = 8.1 mg [0–91.3 mg]) ($z = -0.41$, $p = 0.68$), ni en la masa del hígado (julio 2017 (23.0 mg [8.8–53.6 mg]) y diciembre 2016 (19.2 mg [64.4–0 mg]) ($z = -0.98$, $p = 0.325$).

Discusión

La diferencia en el tamaño entre hembras y machos se debe al dimorfismo sexual, que es común en las especies del subgénero *Euhyas* al cual pertenece *E. planirostris* (Hedges et al., 2008), lo cual se traduce en que los machos sean notablemente más pequeños que las hembras (Olson et al., 2012). Probablemente, esta diferencia es producto de la limitación en la tasa de crecimiento que tienen los machos, al invertir la energía en las llamadas de advertencia y apareamiento, actividad que es considerada la más costosa para cualquier anuro macho (Prestwich, 1994; Taigen y Wells, 1985; Woolbright, 1983). Mientras tanto, el mayor tamaño de las hembras podría estar relacionado con la producción de huevos de mayor tamaño que permiten el nacimiento de individuos más grandes y con mayor posibilidad de supervivencia (Almeida-Santos et al., 2011; Coco et al., 2014).

Eleutherodactylus planirostris es una rana que prefiere consumir hormigas en mayor proporción, aun cuando tenga mayor disponibilidad de otras presas en el ambiente (Ferreira et al., 2015; Olson y Beard, 2012). El consumo de ácaros y colémbolos en la Península de Yucatán fue mucho mayor al consumo de las hormigas, contrario a lo reportado anteriormente para la especie (Ferreira 2015; Goin, 1947; Olson y Beard, 2012), y está relacionado con la distribución desigual de las clases de edad de las ranas, ya que los preadultos representaron el 45% de la muestra, y

consumieron mayor cantidad de Oribatida, Mesostigmata, Entomobryomorpha y Poduromorpha que los adultos, mientras que en Hawái los preadultos solo representaron el 35% (Olson y Beard, 2012) y en Maui el 3% (Ferreira et al., 2015). Se ha comprobado que en algunos anuros jóvenes de especies neotropicales consumen ácaros y colémbolos en mayor proporción que los adultos (Donnelly, 1991; Falico, 2012; Lima y Moreira, 1993; Lima, 1998; Simon y Toft, 1991).

Todas las categorías de presa encontradas en la rana de invernadero en este estudio ya habían sido reportadas anteriormente en otros sitios de invasión (Ferreira et al., 2015; Goin, 2015; Olson y Berard, 2012), excepto Schizomida. A pesar de que este orden tuvo una baja frecuencia, se consumió en los tres sitios estudiados. En la Península de Yucatán solo se han registrado *Schizomus goodnighthorum* y *Stenochrus portoricensis*, las cuales se pueden confundir con presas morfológicamente similares, como insectos marchadores terrestres y quitinosos, por ejemplo, hormigas pequeñas (López et al., 2007). Además, pueden encontrarse en microhábitats similares a los de las presas que suelen consumir, como los colémbolos y cochinillas (de Armas y Melic, 2015). Estas dos últimas son presas comunes de *E. planirostris*, por lo que no es raro que consuma esquizómidos en la península.

La similitud de la dieta entre individuos está relacionada con el tamaño corporal en *E. planirostris*. Por lo tanto, consideramos que existe un cambio ontogénico que tiene un efecto determinante en la dieta, consistente con el patrón que se ha observado en otras ranas que forrajean en la hojarasca, las cuales consumen más presas (Beard, 2007; Whitfield y Donnelly, 2006; Woolbright y Stewart, 1987), pero de tamaño pequeño (menor volumen) (Lima y Moreira, 1993; Olson y Beard, 2012; Simon y Toft, 1991; Whitfield y Donnelly, 2006) y de diferente tipo (Falico et al., 2012).

El volumen del contenido consumido por las hembras fue mayor al de los machos, pero el número de presas no mostró diferencias. Este patrón también se presentó en las

poblaciones de Maui (Ferreira et al., 2015) y Hawái (Olson y Beard, 2012) y puede estar relacionado con el mayor tamaño de las hembras, que les permite consumir presas más grandes (Biavati et al., 2004) y por lo tanto contener un mayor volumen de presas. La similitud en el número de presas puede ser porque los machos, durante las noches del periodo reproductivo, podrían tener la misma oportunidad de capturar presas que las hembras (Barbosa et al., 2014; Wells, 2001).

Existe especialización individual en la dieta de las tres poblaciones de *E. planirostris*, al igual que en otros anfibios como *Leptodactylus* sp. ($IS = 0.3407$), *E. juipoca* ($IS = 0.2621$), *L. fuscus* ($IS = 0.2507$), *Hypsiboas pulchelus* ($IS = 0.28$) *Proceratophrys* sp. ($IS = 0.1521$), *Physalemus cuvieri* ($IS = 0.3157$), *Eupemphix nattereri* ($IS = 0.5024$), *Chiasmocleis albopunctata* (0.6574), *Elachistocleis bicolor* ($IS = 0.5651$), *Salamandrina perspicillata* ($IS = 0.73$) y *Salamandra salamandra* ($IS = 0.49$) (Araújo et al., 2007, 2009; Costa et al., 2015, 2017; da Rosa et al., 2011). En el caso de la salamandra *S. perspicillata*, que es especialista en colémbolos (Costa et al., 2015), presenta un nivel menor de especialización individual ($IS = 0.73$), comparado con *E. planirostris* que también es especialista, pero en hormigas. Esto puede relacionarse con las altas densidades en las que *E. planirostris* suele encontrarse (Olson y Beard, 2012; Stewart y Martin, 1980), por lo que este fenómeno de especialización, podría disminuir la competencia intraespecífica (Araújo et al., 2011; Svanbäck y Bolnick., 2007), y contribuir al establecimiento de sus poblaciones en la Península de Yucatán. No se descarta la posibilidad de que también se deba a la morfología funcional, capacidad cognitiva o capacidad digestiva de cada organismo (Araújo et al., 2011; Bolnick y Paull, 2009; da Rosa et al., 2011), los cuales no fueron evaluados en el presente estudio.

En julio 2017, tanto la diversidad como el número de presas fueron mayores que en diciembre de 2016. Esta variación entre muestras puede estar relacionada con la abundancia de

artrópodos de hojarasca, que tiende a ser mayor en la estación lluviosa (Lieberman y Dock, 1982; Toft, 1980). La variación en la diversidad y número de presas consumidas es un patrón que se presenta en anfibios neotropicales (Donnelly, 1991; Santos et al., 2004; Toft, 1980, 1981). El aumento de la especialización en julio 2017, se relaciona con el incremento en la diversidad de los recursos disponibles para la población (Costa et al., 2015; da Rosa et al 2011).

La temperatura ambiental y las lluvias son los principales estímulos para iniciar la reproducción en anfibios de zonas tropicales (Jorgensen, 1992; Pough et al., 1998), debido a que permiten que se conserve la humedad en el suelo, factor determinante en la supervivencia de los huevos de especies con desarrollo directo, ya que son susceptibles a la desecación (Goin, 1947; Höld, 1990). En los sitios analizados, la lluvia no es la única fuente de humedad, ya que al encontrarse en zonas antropizadas, se suelen presentar otras fuentes adicionales, como el riego, lo cual sugiere que la actividad reproductiva en OXK y CAN podría adelantarse, ya que las hembras presentan menor masa de los cuerpos grasos que en MER. En Cuba, la masa de los cuerpos grasos de las hembras es menor en la temporada reproductiva (abril), la cual coincide con la temporada de lluvias, mientras que al final de ésta comienza un incremento acelerado de la masa de estos órganos (Iturriaga et al., 2014). Además, tanto en CAN como en OXK, encontramos huevos, con lo que muestra evidencia de un evento reproductivo reciente, mientras que en MER aún no comenzaba y no se encontraba vocalizando. Por su parte, la masa del hígado fue mayor en OXK y CAN, lo que indica que este órgano podría no estar relacionado de manera directa en procesos reproductivos, como la producción de ovocitos o espermatozoides (Huang et al., 2001), sino en el balance hídrico del organismo (Churchill y Storey, 1995).

La supervivencia de los huevos de *E. planirostris* está garantizada mediante su traslado en el suelo húmedo de plantas de invernadero (Kraus et al., 1999; Kraus y Campbell, 2002; Lee et al., 2016), además, presenta altas densidades (Gómez-Salazar y Cedeño-Vázquez,

2017; Olson y Beard, 2012; Stewart y Martin, 1980) y suele establecerse en hábitats tanto en áreas antropizadas como naturales (Meshaka, 2011). Por lo tanto, es importante iniciar con el monitoreo de las poblaciones que se encuentran establecidas, para estimar su densidad y dar seguimiento al proceso de dispersión en la Península de Yucatán.

Finalmente, debido a los impactos que la rana de invernadero puede ocasionar, tales como la alteración del ciclo de nutrientes en los bosques tropicales (Beard et al., 2003; Sin et al., 2008), disminución de las poblaciones de artrópodos nativos (Olson y Beard, 2012) y la competencia con especies nativas por los recursos (Olson et al., 2012), se debe considerar su inclusión en la lista de especies exóticas invasoras para México (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, 2016). Esto con la finalidad de poder implementar un plan de control o erradicación, como los que se han establecido para otras especies invasoras como parte de la Estrategia Nacional sobre especies invasoras en México (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010).

Agradecimientos

A Rubén Alonso Carbajal Márquez, Javier Alonso Ortiz Medina y Daniel Isaac Cabrera Cen por su valioso apoyo en el trabajo de campo. A la Sra. Aracely Domínguez por el hospedaje y las facilidades proporcionadas en el hotel El Rey del Caribe. Al Lic. Manuel Campos Ancona por las facilidades de acceso al parque Animaya. A los habitantes del poblado Emiliano Zapata por permitir el acceso a su comunidad. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada a la primera autora para sus estudios de maestría, de los cuales se deriva este trabajo, y a El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) por el apoyo institucional. A la Dirección General de Vida Silvestre de la (SEMARNAT) por los permisos de colecta

SGPA/DGVS700950/16, SGPA/DGVS/01205/17 otorgados a Fausto Méndez-de la Cruz con extensión a José Rogelio Cedeño Vázquez.

Literatura citada

Addinsoft, S. A. R. L. (2009). XLSTAT software, version 2018.1. París, Francia.

Almeida-Santos, M., Siqueira, C. C., Sluys, M. V. y Rocha, C. F. D. (2011). Ecology of the Brazilian Flea Frog *Brachycephalus didactylus* (Terrarana: Brachycephalidae). *Journal of Herpetology*, 45, 251–255.

Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Martinelli, L. A., Giaretta, A. A. y dos Reis, S. F. (2009). Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78, 848–856.

Araújo, M. S., Bolnick, D. I. y Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14, 948–958.

Araújo, M. S., dos Reis, S. F., Giaretta, A. A., Machado, G. y Bolnick, D. I. (2007).

Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Copeia*, 4, 855–865.

Barbosa, A. S., de Oliveira, M., Leal, A. L., Von Mühlen, C., Spindler, C. S. y Solé, M. (2014).

Diet of *Hypsiboas leptolineatus* (Braun and Braun, 1977) (Amphibia: Anura: Hylidae) during the breeding season. *Herpetology Notes*, 7, 505–508.

Beard, K. H. (2007). Diet of invasive frog, *Eleutherodactylus coqui*, in Hawaii. *Copeia*, 2, 281–291.

Beard, K. H., Eschtruth, A. K., Vogt, K. A., Vogt, D. J. y Scatena, F. N. (2003). The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 607–617.

Biavati, G. M., Wiederhecker, H. C. y Colli, G. R. (2004). Dieta de *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, 38, 510–518.

Bolnick, D. I. y Paull, J. S. (2009). Morphological and dietary differences between individuals are weakly but positively correlated within a population of the threespine stickleback. *Evolutionary Ecology*, 11, 1217–1233.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, C., Husley, C. D. y Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161, 1–28.

Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M. y Svanbäck, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83, 2936–2941.

Bomford, M., Kraus, F., Barry, S. C. y Lawrence, E. (2009). Predicting establishment success for alien reptiles and amphibians: a role for climate matching. *Biological Invasions*, 11, 713–724.

Cedeño-Vázquez, J. R., González-Vázquez, J., Martínez-Arce, A. y Canseco-Márquez, L. (2014). First record of the invasive greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*) in the Mexican Caribbean. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 650–653.

Christy, M. T., Savidge, J. A. y Rodda, G. H. (2007). Multiple pathways for invasion of anurans on a Pacific island. *Diversity and Distributions*, 13, 598–607.

Churchill, T. A. y Storey, K. B. (1995). Metabolic effects of dehydration on an aquatic frog, *Rana pipiens*. *Journal of Experimental Biology*, 198, 147–154.

Coco, L., Borges Júnior, V. N. T., Fusinato, L. A., Kiefer, M. C., Oliveira, J. C. F., Araujo, P. G., Costa, B. M., Van Sluys, M. y Rocha, C. F. D. (2014). Feeding habits of the leaf litter frog *Haddadus binotatus* (Anura, Craugastoridae) from two Atlantic forest areas in southeastern Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Science*, 86, 239–249.

Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. (2010). *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F.

Costa, A., Baroni, D., Romano, A. y Salvidio, S. (2017). Individual diet variation in *Salamandra salamandra* larvae in a Mediterranean stream (Amphibia: Caudata). *Salamandra*, 53, 148–152.

Costa, A., Salvidio, S., Posillico, M., Matteucci, G., de Cinti, B. y Romano, A. (2015). Generalization within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. *Scientific Reports*, 5, 1–10.

Crawford, A. J., Alonso, R., Jaramillo, C. A., Sucre, S. y Ibañez, R. (2011). DNA barcoding identifies a third invasive species of *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) in Panama City, Panama. *Zootaxa*, 2890, 65–67.

da Rosa, I., Canavero, A., Maneyro, R. y Camargo, A. (2011). Trophic niche variation and individual specialization in *Hypsiboas pulchelus* (Duméril y Bibron, 1841) (Anura: Hylidae) from Uruguay. *South American Journal of Herpetology*, 6, 98–106.

de Armas, L. F. y Melic, A. (2015). Orden Schizomida. *Revista Idea-SEA*, 21, 1–6.

Donnelly, M. A. 1991. Feeding patterns of the Strawberry Poison frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia*, 3, 723–730.

Duellman, W. E. y Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Baltimore, Maryland: The Johns Hopkins University Press.

Falico, D. A., López, J. A., Antoniazzi, C. E. y Beltzer, A. H. (2012). Variación interpoblacional y ontogenética en la dieta de la rana llorona *Physalaemus albonatus* (Anura: Leiuperidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 1187–1193.

Ferreira, R. B., Beard, K. H., Choi, R. T. y Pitt, W. C. (2015). Diet of the nonnative frog (*Eleutherodactylus planirostris*) in Maui, Hawaii. *Journal of Herpetology*, 49, 586–583.

Goin, C. J. (1947). Studies on the life history of *Eleutherodactylus ricordii planirostris* (Cope, 1862) in Florida: with special reference to the local distribution of an allelomorphic color pattern. Tallahassee, FL: University of Florida Press.

Gómez-Salazar, A. A. y Cedeño-Vázquez, J. R. (2017). Distribución y abundancia de la rana de invernadero, *Eleutherodactylus planirostris* (Cope, 1862), en Playa del Carmen, Quintana Roo, México. *Teoría y Praxis*, 21, 55–66.

Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4, 9.

Hedges, S. B., Duellman, W. E. y Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737, 1–182.

Höld, W. (1990). Reproductive diversity in Amazonian lowlands frogs. *Fortschritte der Zoologie*, 38, 41–60.

- Hoque, B. y Saidapur, S. K. (1994). Dynamics of oogenesis in the tropical anuran *Rana tigrine* (Amphibia: Ranidae) with special reference to vitellogenic cycles in wild-caught and captive frogs. *Journal of Bioscience*, 19, 339–352.
- Huang, W. S., Lee, J. K. y Ho, C. H. (2001). Reproductive patterns of two sympatric rhacophorid frogs, *Buergeria japonica* y *B. robusta*, with comments on anuran breeding seasons in Taiwan. *Zoological Science*, 18, 63–70.
- Iturriaga, M., Sanz, A. y Oliva, R. (2014). Seasonal reproduction of the Greenhouse Frog *Eleutherodactylus planirostris* (Anura: Eleutherodactylidae) in Havana, Cuba. *South American Journal of Herpetology*, 9, 142–150.
- Jorgensen, C. B. (1992). Growth and reproduction. En M. E. Feder y W. W. Burggren (eds.), *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 439–446) Chicago y Londres: University of Chicago Press.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Kraus, F. (2009). Impacts of alien reptiles and amphibians. En F. Kraus. (ed). *Alien reptiles and amphibians a scientific compendium and analysis* (pp. 57–93). Dordrecht: Springer.
- Kraus, F., Campbell, E. W., Allison, A., y Pratt, T. (1999). *Eleutherodactylus* frog introductions to Hawaii. *Herpetological Review*, 30, 21–25.
- Kraus, F. y Campbell III, E. W. (2002). Human-mediated escalation of a formerly eradicable problem: the invasion of Caribbean frogs in the Hawaiian Islands. *Biological Invasions*, 4, 327–332.

- Lee, W. H., Lau, M. W., Lau, A., Rao, D. y Sung, Y. H. (2016). Introduction of *Eleutherodactylus planirostris* (Amphibia, Anura, Eleutherodactylidae) to Hong-Kong. *Acta Herpetologica*, 11, 85–89.
- Lieberman, S. y Dock, C. F. (1982). Analysis of the leaf litter arthropod fauna of lowland tropical evergreen forest site (La Selva, Costa Rica). *Revista de Biología Tropical*, 30, 27–34.
- Lim, K. K. P. y Sind, L. I. (2017). Greenhouse frogs at Clementi Woods. *Singapore Biodiversity Records*, 2017, 103–104.
- Lima, A. P. (1998). The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in central Amazonia. *Journal of Herpetology*, 32, 392–399.
- Lima, A. P. y Moreira, G. (1993). Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stepheni*, (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia*, 95, 93–102.
- López, J. A., Ghirardi, R., Scarabotti, P. A. y Medrano, M. C. (2007). Feeding ecology of *Elachistocleis bicolor* in a riparian locality of the middle Paraná River. *Herpetological Journal*, 17, 48–53.
- Magnusson, W. E., Lima, A. P., Alves da Silva, W. y de Araújo, M. C. (2003). Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia*, 2003, 13–19.
- McCraine, J. R., Collart, J. R., Castañeda, F. E. y Solís, J. M. (2008). Geographic distribution. *Eleutherodactylus (Euhyas) planirostris* (greenhouse frog). *Herpetological Review*, 39, 362–363.
- Meshaka W. E. Jr. (2011). A runaway train in the making: the exotic amphibians, reptiles, turtles, and crocodylians of Florida. *Herpetological Conservation and Biology*, 6, 7–10.

- Olson, C. A. y Beard, K. H. (2012). Diet of the introduced Greenhouse Frog in Hawaii. *Copeia*, *1*, 121–129.
- Olson, C. A., Beard, K. H. y Pitt, W. C. (2012). Biology and impacts of island invasive species. 8. *Eleutherodactylus planirostris*, the Greenhouse Frog (Anura: Eleutherodactylidae). *Pacific Science*, *66*, 255–270.
- Olson, C. A., Diesmos, A. y Beard, K. H. (2014). Geographical distribution: *Eleutherodactylus planirostris* (Greenhouse Frog). *Herpetological Review*, *45*, 652–653.
- Parmelee, J. R. (1999). Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers Natural History Museum, The University of Kansas*, *11*, 1–59.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H. y Wells, K. D. (1998). Mating systems and sexual selection. En F. H. Pough (ed.), *Herpetology* (pp. 368–396). Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Prestwich, K. N. (1994). The energetics of acoustic signaling in anurans and insects. *American Zoologist*, *34*, 625–643.
- Ricciardi, A. y Rasmussen, J. (1998). Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *55*, 1759–1765.
- Santos, E. M., Almeida, A. V. y Vasconcelos, S. D. (2004). Feeding habits of six anuran (Amphibia: Anura) species in a rain forest fragment in Northeastern Brazil. *Iheringia Série Zoologia*, *94*, 433–438.
- Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, *49*, 704–726.

Schwartz, A. (1974). *Eleutherodactylus planirostris*: *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 154, 1–4.

Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2016). Acuerdo por el que se determina la lista de Especies Exóticas Invasoras para México. Diario Oficial de la Federación, México, D.F.

Simon, M. P. y Toft, C. A. (1991). Diet specialization in small vertebrates: mite-eating in frogs. *Oikos*, 61, 263–278.

Sin, H., Beard, K. H y Pitt, W. C. 2008. An invasive frog, *Eleutherodactylus coqui*, increases new leaf production and leaf litter decomposition rates through nutrient cycling in Hawaii. *Biological Invasions*, 10, 335–345.

Stewart, M. M. y Martin, G. E. (1980). Coconut husk-piles a unique habitat for Jamaican Terrestrial Frogs. *Biotropica*, 12, 107–116.

Svanbäck, R. y Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceeding of the Royal Society B*, 274, 839–844.

Taigen, T. L. y Wells K. D. (1985). Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology B*. 155, 163–170.

Toft, C. A. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal Tropical environment. *Oecologia*, 45, 131–141.

Toft, C. A. (1981). Feeding of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, 15, 139–144.

Ukpong, E. E., Jacob, D. E., Ufot, I. y Joseph, A. E. (2012). The fauna biodiversity of Ikoy Ondo community forest in Essien Udim L.G.A. of Akwa Ibom State, South Eastern Nigeria. *Ethiopian Journal of Environmental Studies and Management*, 5, 276–280.

Villa, J. (2015). Las ranitas de Cayos Miskitos. *Revista de Temas Nicaragüenses*, 89, 6–22.

Wells, K. D. (2001). The energetics of calling in frogs. En M. J. Ryan (ed), *Anuran communication* (pp. 45–60). Washington, DC: Smithsonian Institution 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.

Woolbright, L. L. (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia. *The American Naturalist*, 121, 110–119.

Woolbright, L. L. y Stewart, M. M. (1987). Foraging success of the Tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: The cost of calling. *Copeia*, 1, 69–75.

Zaccarelli, N., Mancinelli, G. y Bolnick, D. I. (2013). RInSp: An R package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1018–1023.

Tabla 1. Valores promedio de la longitud hocico-cloaca de 117 adultos de *Eleutherodactylus planirostris* por sitio. En todos los casos, $p < 0.001$

	Hembras	Machos
Cancún	21.22 ± 2.07; n = 17	16.47 ± 0.66; n = 20
Mérida	20.29 ± 2.65; n = 39	17.46 ± 1.32; n = 16
Oxkutzcab	21.68 ± 2.71; n = 9	17.32 ± 1.19; n = 16
Total	20.93 ± 2.76; n = 65	17.37 ± 1.25; n = 52

Tabla 2. Frecuencia (F), número de presas (N), volumen del contenido (V), así como el índice de importancia relativa (I) de las categorías de presa (n = 202) en la dieta de *Eleutherodactylus planirostris* en las poblaciones de Cancún (CAN), Mérida (MER) y Oxkutzcab (OXK).

Categorías de presa	CAN			MER			OXK			Total			I
	F	N	V	F	N	V	F	N	V	F (%)	N (%)	V (%)	
Arachnida													
Araneae	10	10	0.4	35	49	23.5	37	58	32.0	82 (7)	117 (2)	59 (2)	4
Pseudoscorpionida	1	1	0.0	-	-	-	-	-	-	1 (0)	1 (0)	0 (0)	0
Schizomida	1	1	0.1	3	3	0.7	5	7	7.3	9 (1)	11 (0)	8.1 (0)	0
Acari													
Mesostigmata	28	99	6.0	41	109	6.0	46	222	37.3	115 (9)	430 (9)	51.1 (1)	6
Oribatida	23	90	11.1	124	731	111.1	35	70	6.3	182 (15)	891 (19)	128.6 (3)	12
Chilopoda													
Lithobiomorpha	2	2	1.9	18	10	14.4	6	10	5.6	16 (1)	22 (0)	21.9 (1)	1
Geophilomorpha	3	3	4.4	-	-	-	1	1	0.4	4 (0)	4(0)	4.7 (0)	0
Clitellata													
Oligocheta													
Haplotaxida	1	1	1.5	4	4	80.7	-	-	-	5 (0)	5 (0)	82.2 (2)	1
Collembola													
Entomobryomorpha	21	192	6.4	33	159	13.8	17	56	7.3	71 (6)	407 (8)	27.5 (1)	5
Poduromorpha	5	12	0.1	13	39	1.0	2	5	0.2	20 (2)	56 (0)	1.3 (0)	1
Symphyleona	4	7	0.0	42	605	33.5	4	11	0.3	50 (4)	623 (13)	33.7 (0)	6
Diplopoda													
Polydesmida	4	6	1.0	5	9	20.2	7	10	6.5	16 (1)	25(1)	27.7 (1)	1
Gastropoda													
Pulmonata													
Pulmonata	2	2	12.1	6	6	12.0	-	-	-	8 (1)	8 (0)	24.1 (1)	1
Insecta													
Blattodea													
Blattodea	1	1	12.3	19	33	118.5	4	6	47.0	24 (2)	40 (1)	178 (5)	3
Coleoptera													
Coleoptera	32	60	127.0	15	24	89.5	21	29	82.0	68 (5)	113 (2)	300.7 (8)	5
Coleoptera larvas													
Coleoptera larvas	7	9	3.3	6	6	4.4	3	12	9.1	16 (1)	27 (1)	16.8 (0)	1
Dermaptera													
Dermaptera	8	11	87.0	10	15	86.3	6	6	25.3	24 (2)	32 (1)	198.7 (5)	3
Diptera													
Diptera	24	60	133.6	31	56	54.5	32	86	22.4	87 (7)	202 (4)	210.4 (6)	6
Diptera larvas													
Diptera larvas	7	21	12.7	34	184	201.3	6	9	21.3	47 (4)	214 (4)	235.3 (6)	5
Hemiptera													
Hemiptera	10	22	33.5	22	23	151.9	2	2	1.1	34 (3)	47 (1)	186.5 (5)	3
Formicidae													
Formicidae	27	124	70.7	76	417	213.4	59	347	251.4	162 (13)	888 (19)	535.4 (14)	15

Hymenoptera (no Formicidae)	2	3	0.2	16	22	10.0	9	12	5.5	27 (2)	37 (1)	15.6 (0)	1
Lepidoptera (larvas)	-	-	-	3	4	68.9	-	-	-	3 (0)	4 (0)	68.9 (2)	1
Orthoptera	1	1	28.6	1	1	19.6	15	22	46.3	17 (1)	24 (1)	94.5 (2)	1
Thysanoptera	-	-	-	6	6	0.2	1	1	0.1	7 (1)	7 (0)	0.3 (0)	0
Malacostraca													
Isopoda	10	20	86.8	63	306	760.7	49	201	427.9	122 (10)	527 (11)	1275.4 (33)	18
No identificados	7	8	4.8	12	14	11.4	9	12	16.3	28 (2)	34 (1)	32.5 (1)	1
Total	766		648.6	2835		2107.3	1195		1059.1	4796		3818.7	

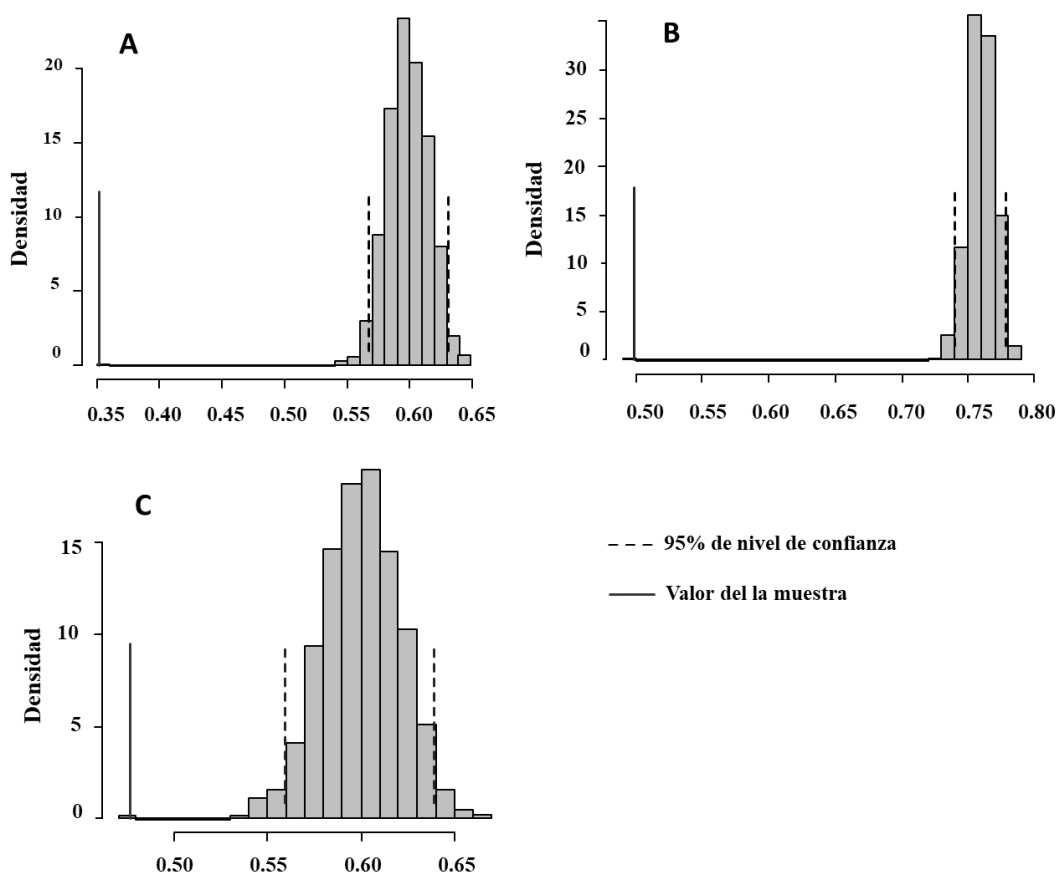


Figura 1. Histogramas de distribución del índice de especialización individual de *Eleutherodactylus planirostris* en A) Cancún, B) Mérida y C) Oxxutzcab obtenidos mediante el remuestreo de Monte Carlo. La línea sólida representa el valor del índice en cada muestra.

Conclusiones

La dieta de *E. planirostris* en la Península de Yucatán está compuesta principalmente por hormigas y ácaros. El orden Schizomida, se reporta por primera vez como parte de la dieta de la especie. Se encontró evidencia de un cambio ontogénico en la dieta de *E. planirostris*, pero el sexo parece no ser un factor importante en su dieta.

La especialización individual en la dieta de *E. planirostris*, podría estar disminuyendo la competencia entre individuos y, por lo tanto, contribuyendo al establecimiento de sus poblaciones en la Península de Yucatán. La variación de la especialización individual entre temporadas se ha relacionado con el incremento en la diversidad de las presas.

Las reservas energéticas parecen indicar que el ciclo reproductivo en dos sitios es similar al que se presenta en Cuba, evidenciando que este puede modificarse si las condiciones varían.

Los resultados obtenidos representan un aporte fundamental al conocimiento de la biología de la especie en esta nueva área en la que se ha introducido. Debido a las características que *E. planirostris* presenta como especie invasora, es importante realizar de manera inmediata estudios de densidad y dispersión, debido a los impactos que esta especie puede tener en la Península de Yucatán, para poder implementar estrategias que permitan controlar su dispersión.

Literatura citada

- Araújo MS, Bolnick DI y Layman CA. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecol Lett.* 14:948–958.
- Araújo MS, Bolnick DI, Martinelli LA, Giaretta AA y dos Reis, SF. 2009. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *J Anim Ecol.* 78:848–856.
- Araújo MS, dos Reis SF, Giaretta AA, Machado G y Bolnick DI. 2007a. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Copeia.* 4:855–865.
- Beard KH, Johnson SA y Shields AB. 2018. Frogs (Coqui frogs, greenhouse frogs, Cuban tree frogs, and cane toads). En: Pitt WC, Beasley JC y Witmer GW. *Ecology and management of terrestrial vertebrate invasive species in the United States.* Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Araújo MS y Persson L. 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proc Natl Acad Sci.* 104(24):10075–10079.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis C, Husley CD y Forister ML. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *Am Nat.* 161(1):1–28.
- Cedeño-Vázquez JR, González-Vázquez J, Martínez-Arce A y Canseco-Márquez L. 2014. First record of the invasive greenhouse frog (*Eleutherodactylus planirostris*) in the Mexican Caribbean. *Rev Mex Biodivers.* 85:650–653.
- Contreras-Calvario AI, Mora-Reyes A, Parra-Olea G y Mendoza AM. 2018. New record of the introduced species *Eleutherodactylus planirostris* (Anura: Eleutherodactylidae) in the state of Veracruz, México. *Herpetol J.* 28:107–110.

- Costa A, Baroni D, Romano A y Salvidio S. 2017. Individual diet variation in *Salamandra salamandra* larvae in a Mediterranean stream (Amphibia: Caudata). *Salamandra*. 53:148–152.
- Costa A, Salvidio S, Posillico M, Matteucci G, de Cinti B y Romano A. 2015. Generalization within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. *Sci Rep*. 5:1–10.
- da Rosa I, Canavero A, Maneyro R y Camargo A. 2011. Trophic niche variation and individual specialization in *Hypsiboas pulchelus* (Duméril y Bibron, 1841) (Anura: Hylidae) from Uruguay. *South Am J Herpetol*. 6:98–106.
- Duellman WE y Trueb L. 1994. *Biology of amphibians*. Baltimore and London. The Johns Hopkins University Press.
- Falico DA, López JA, Antoniazzi CE y Beltzer AH. 2012. Variación interpoblacional y ontogenética en la dieta de la rana llorona *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leiuperidae). *Rev Mex Biodivers*. 83:1187–1193.
- Ferreira RB, Beard KH, Choi RT y Pitt WC. 2015. Diet of the nonnative frog (*Eleutherodactylus planirostris*) in Maui, Hawaii. *J Herpetol*. 49(4):586–583.
- Forti LR, Tissiani ASO, Mott T y Strüssmann C. 2011. Diet of *Ameerega braccata* (Steindachner, 1864) (Anura: Dendrobatidae) from Chapada dos Guimarães and Cuiabá, Mato Grosso State, Brazil. *Braz. J. Biol.* 71(1):189–196.
- García-Balderas CM, Cedeño-Vázquez JR y Mineros-Ramírez R. 2016. Distribution note. *Eleutherodactylus planirostris* (Cope, 1862). *Mesoam Herpetol*. 3:173.
- Lima AP y Moreira G. 1993. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephini* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia*. 95(1):93–102.

- Lima AP. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in central amazonia. *J. Herpetol.* 32(3):392–399.
- Meshaka, WE Jr. 2011. A runaway train in the making: the exotic amphibians, reptiles, turtles and crocodilians. *Herpetol Conserv Biol.* 6(1):7-10.
- Olson CA, Berard KH y Pitt WC. 2012. Biology and impacts of Pacific island invasive species. *Eleutherodactylus planirostris*, the greenhouse frog (Anura: Eleutherodactylidae). *Pac. Sci.* 66(3): 255–270.
- Ortiz-Medina JA, Nahuat-Cervera PE, Cabrera-Cen D, Vega-Marcín A y Cedeño-Vázquez JR. 2017. First records for the invasive Greenhouse Frog, *Eleutherodactylus planirostris* (Cope, 1862) (Anura: Eleutherodactylidae), in the state of Yucatán, México. *Mesoam Herpetol.* 4:191–193.
- Schwartz A. 1974. *Eleutherodactylus planirostris*: Catalogue of American Amphibians and Reptiles. 154:1–4.
- Svanbäck R, Eklöv P, Fransson R y Holmgren K. 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos.* 117:114–124.
- Toft CA. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal Tropical environment. *Oecologia.* 45:131–141.
- Toft CA. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *J Herpetol.* 15(2):139–144.
- Wells KD. 2007. The ecology and behavior of amphibians. Chicago: University Chicago Press.
- Werner EE. y Gilliam JF. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu Rev Ecol Syst.* 15:393-425.

Whitfield SM y Donnelly MA. 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *J Trop Ecol.* 22(4):409–417.