

EL CANTO DE ANUNCIO DEL ANURO MÁS PEQUEÑO DE MÉXICO, LA RANA PIGMEA *CRAUGASTOR PYGMAEUS* (ANURA: CRAUGASTORIDAE)

THE ADVERTISEMENT CALL OF MEXICO'S SMALLEST ANURAN, THE PYGMY FROG *CRAUGASTOR PYGMAEUS* (ANURA: CRAUGASTORIDAE)

OSCAR FRANCISCO REYNA-BUSTOS^{1*}, FRANCISCO MARTÍN HUERTA-MARTÍNEZ¹ & JOSÉ M. SERRANO²

¹Departamento de Ciencias Ambientales y Ecología terrestre, Universidad de Guadalajara, 45200 Zapopan, Jalisco, México.

²Laboratorio de Herpetología, Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Departamento Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510, Ciudad de México, México.

*Correspondence: oscar.reyna@academicos.udg.mx

Received: 2021-01-16. Accepted: 2021-10-10.

Editor: Leticia Ochoa-Ochoa, México.

Abstract.— *Craugastor pygmaeus* is the smallest anuran within its genus and probably the smallest known anuran from Mexico. In this study, it is described the advertisement call of the *C. pygmaeus* from the population of La Ciénega in Flora and Fauna Protection Area Sierra de Quila, Jalisco, Mexico. The call consists of the repetition of a short whistle without modulated frequency and irregular call repetition. It was distinguished that advertisement calls show individual variation in the dominant frequency, which suggests that *C. pygmaeus* has an individual spectral signature.

Keywords.— amphibians, bioacoustics, endangered species, call variation, smallest vertebrates.

Resumen.— *Craugastor pygmaeus* es el anuro más pequeño dentro de su género y probablemente el anuro más pequeño conocido en México. En el presente estudio se describe el canto de anuncio de la rana *C. pygmaeus* de una población localizada en una localidad de La Ciénega dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila, Jalisco, México. El canto consiste en un silbido corto sin frecuencia modulada con una repetición sumamente irregular en el tiempo. Se distinguió que los cantos de anuncio presentan variación restringida en la frecuencia dominante, lo cual sugiere que *C. pygmaeus* cuenta con una firma espectral distintiva a nivel individual.

Palabras clave.— anfibios, bioacústica, especies en peligro, variación del canto, vertebrados más pequeños.

INTRODUCCIÓN

Las señales acústicas son el principal tipo de señales que componen los sistemas de comunicación de los anuros. La diversidad de señales acústicas y el contexto social en que se expresan difiere entre especies y poblaciones (Wells & Schwartz, 2007). Entre la diversidad de tipos de señales acústicas, el canto de anuncio es el más estudiado debido a que se le atribuye la doble función de atraer parejas reproductivas y delimitar los espacios frente a otros conoespecíficos (Gerhardt & Huber, 2002). En comunidades donde se mezclan las señales acústicas de

distintas especies de anuros resulta relevante que las diferencias espectrales y temporales de los cantos de anuncio permiten el aislamiento reproductivo y potencian el reconocimiento entre especies (p. ej. Batallas & Brito, 2016), particularmente cuando estas pertenecen al mismo género (p. ej. Bignotte-Giró et al., 2019). Aunque esta repartición del nicho acústico puede no ocurrir cuando la composición de la comunidad acústica es más diversa en su composición de géneros y familias (p. ej. Ochoa-Ochoa et al., 2021).

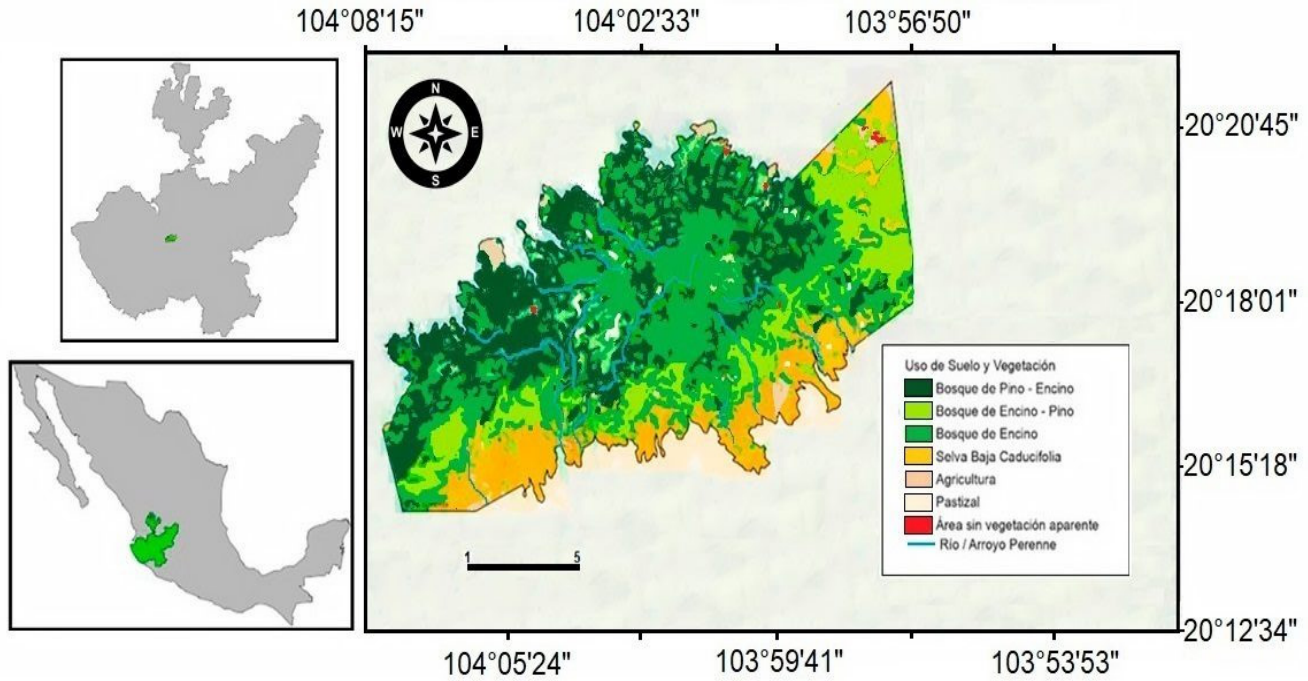


Figure 1. Geographic location and vegetation types of Sierra de Quila, Flora and Fauna Protection Area (APFF, by its acronym in Spanish), within the state of Jalisco, Mexico. The APFF has an area of approximately 152 km².

Figura 1. Ubicación geográfica y tipos de vegetación dentro del Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Sierra de Quila, en el estado de Jalisco, México. El APFF tiene una superficie aproximada de 152 km².

En particular las características acústicas de los cantos de anuncio pueden arrastrar una señal filogenética, por lo que se han incorporado como caracteres que permiten reconstruir las relaciones ancestrales entre especies cercanas (Wang et al., 2014; Mendoza-Henao et al., 2020). Así, las señales acústicas de los anuros constituyen un rasgo importante para distinguir taxonómicamente a las especies y conocer aspectos de sus interacciones intraespecíficas (Köhler et al., 2017). Por lo que identificar y distinguir las señales acústicas además de reconocer a las especies, permite eventualmente contar con herramientas con las que se pueden implementar monitoreos o medidas de manejo, particularmente en especies de anfibios amenazados, mediante el uso de grabadoras automáticas en campo (Dorcas et al., 2010; Buxton et al., 2018).

El género *Craugastor* está integrado por 120 especies que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica, y forma parte de la superfamilia Brachycephaloidea (Frost, 2021). Las ranas del género *Craugastor* suelen ocupar microhábitats con abundante hojarasca de bosques y selvas prístinas y secundarias (Urbina-Cardona et al., 2006; Pineda & Rodríguez-Mendoza, 2010). Estos microambientes proveen de

condiciones favorables para la ovoposición de nidos terrestres, alimentación y refugio (Cooper et al., 2008; Urbina-Cardona & Reynoso, 2009; Luría-Manzano et al., 2019), así como un escenario con el que las especies se mimetizan (Carbajal-Márquez et al., 2019). Los cantos de anuncio de las ranas *Craugastor* son típicamente silbidos cortos de una sola nota, aunque algunas especies pueden emitir cantos de anuncio con múltiples notas (Cossel et al., 2019).

Entre los *Craugastor* hay especies de diverso tamaño que van de los 18 hasta los 110 mm de tamaño corporal longitud hocico cloaca (LHC), siendo *C. pygmaeus* la más pequeña dentro del género (Hedges et al., 2008) y posiblemente la especie más pequeña de los anuros registrados hasta ahora para México. En la descripción original de *C. pygmaeus*, Taylor (1936) indicó que, aunque “se escucharon varias llamadas en la maleza, ningún macho fue descubierto”, lo que indica, en primer lugar, la dificultad de detectar estos anuros en el campo y, en segundo lugar, lo poco que se sabe sobre las peculiaridades entorno a su conducta. En el género *Craugastor*, existen numerosos casos en los que no se cuenta con la descripción específica de los machos y se asume que a quiénes se escucha vocalizar es a los



Figure 2. Individual of *Craugastor pygmaeus* of 12.9 mm (LHC) and weight of 0.135 g, was located among pine litter. Captured on July 17, 2013.
Figura 2. Individuo de *Craugastor pygmaeus* de 12.9 mm (LHC) y peso de 0.135 g, se localizó entre hojarasca de pino. Capturado el 17 de julio del 2013.

machos (Carbajal-Márquez et al., 2019). En el presente trabajo se describe por primera vez las características acústicas del canto de anuncio de *C. pygmaeus* en una población ubicada en la Sierra de Quila, Jalisco, México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante los periodos de lluvias (julio-septiembre) de 2012 y 2013 efectuamos dos vistas por mes al área de estudio (doce visitas) a una planicie denominada La Ciénaga, situada en el bosque de pino-encino (20.30325° N, 104.03582° O), a 2145 m s.n.m. dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila. En este sitio se establecieron tres senderos de 200 m de largo por seis de ancho, tres personas registramos la presencia y cantos de *C. pygmaeus*. Cada visita fue de dos días, con recorridos nocturnos (de 19:00 a 24:00 h) y diurnos (de 6:00 a 9:00 h) por las márgenes de un manantial y un arroyo ubicados en La Ciénaga para localizar y grabar las vocalizaciones de individuos de *C. pygmaeus*. En cada captura de los individuos se registraban observaciones sobre el microhábitat desde el cual vocalizaban.

Los individuos que se encontraban vocalizando fueron grabados durante 3 a 9 min a una tasa de muestreo de 44.1 kHz y resolución de 16 bits en formato WAV con una grabadora digital Tascam DR 100 y conectada a ella un micrófono Sennheiser

modelo e822S, el cual se ubicó por encima del ejemplar que cantaba a los 40 y 60 cm y en ángulos de los 90 y 45° respecto al hocico del espécimen. Aquellos individuos grabados fueron capturados y medidos del hocico-cloaca (LHC) con un calibrador digital marca Mitutoyo modelo ABSOLUTE Digimatic con una precisión de 0.1 mm. Para el registro del peso se utilizó una balanza digital marca GemOro modelo Platinum 0800 con una precisión de 0.01 g. Con las mediciones de peso, LHC y las características acústicas se efectuó un análisis de correlación de Pearson $P < 0.05$ con el objeto de determinar si existe una relación entre los aspectos morfológicos de la especie y su canto.

La caracterización acústica de los cantos de anuncio se realizó con el software Raven Pro. 1.6.1. Los análisis acústicos se obtuvieron mediante una transformación rápida de Fourier (FFT) de un ancho de banda de 256 puntos y una ventana de análisis tipo Hanning. Las mediciones registradas fueron: el número de cantos por minuto (el número de cantos desde el primer canto hasta el último registrado para cada individuo en la grabación), la duración del canto (tiempo del inicio al final de la nota) y la frecuencia dominante (la frecuencia que ocurre a la mayor intensidad en la nota). Para cada variable acústica se calculó el coeficiente de variación individual e intrapoblacional de acuerdo con Gerhardt (1991). Finalmente, para investigar la asociación entre las características del canto y el tamaño corporal de los

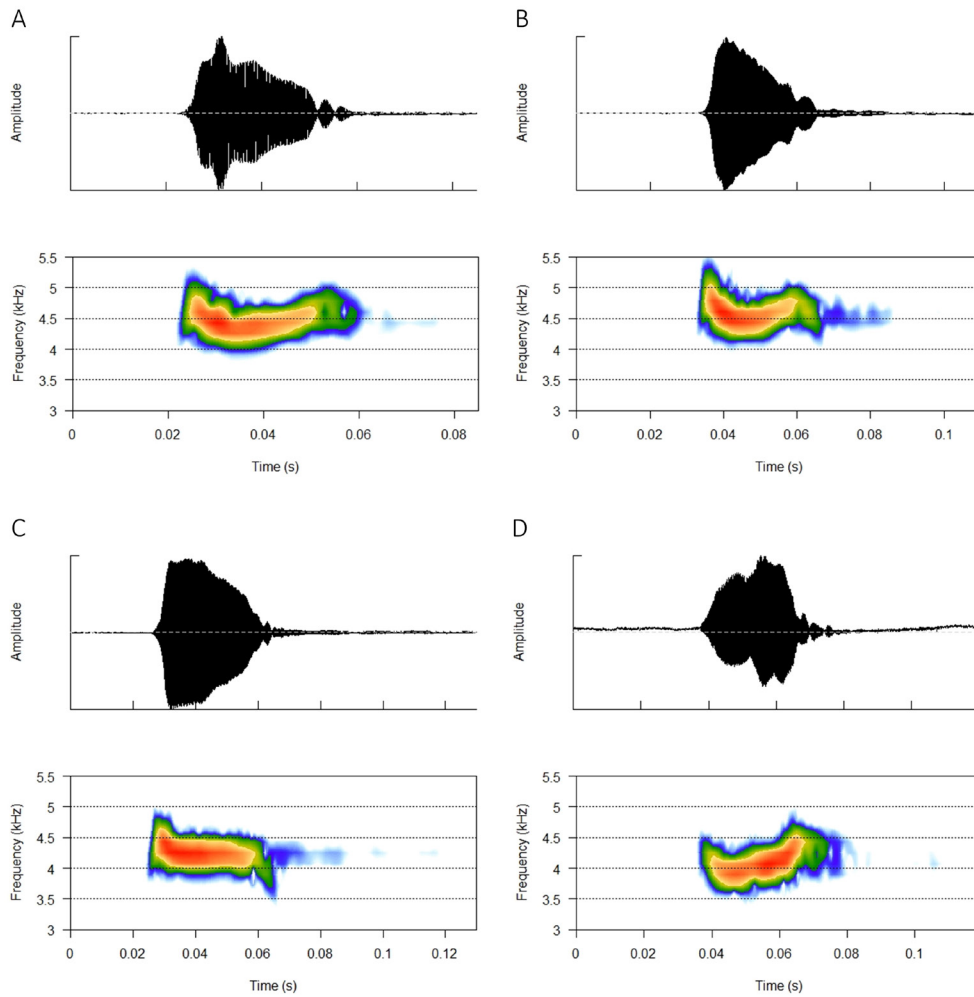


Figure 3. Oscillograms and spectrograms of the advertisement call from four individuals of *Craugastor pygmaeus* measuring 11.58 mm (A), 12.7 mm (B), 12.0 mm (C) and 11 mm (D) in body size. Sampling rate: 22 kHz and 256 FFT points.

Figura 3. Oscilogramas y espectrogramas del canto de anuncio de cuatro individuos de *Craugastor pygmaeus* de 11.58 mm (A), 12.7 mm (B), 12.0 mm (C) y 11 mm (D) de tamaño corporal. Tasa de muestreo: 44 kHz y 256 puntos de FFT.

individuos, se estimó la correlación entre los valores promedio de las variables acústicas y el tamaño corporal y peso de los individuos. Los espectrogramas y oscilogramas se elaboraron utilizando con el paquete seewave del software R versión 3.6.3 (R Development Core Team, 2020) debido a que ofrecen un ambiente gráfico más didáctico que el de Raven Pro.

RESULTADOS

Craugastor pygmaeus vocalizaba cerca del arroyo del sitio de estudio, principalmente sobre la hojarasca de pino depositada en el suelo con más de 60 cm de espesor y sobre troncos en

descomposición. La vocalización de los individuos se escuchó de manera indistinta tanto en el día como durante la noche, pero con mayor frecuencia por las noches. En este escenario y debido a su diminuto tamaño corporal (Fig. 2), fue complicado localizar, grabar y capturar a todos los individuos. En total se escucharon y observaron 73 individuos, de estos 36 individuos en el año 2012 y 37 en 2013, el esfuerzo de muestreo fue de 288 horas-hombre (Tabla 1). Fueron grabados 18 individuos de *C. pygmaeus*, esto representa el 29 % del total de individuos. De los individuos grabados, el 83% fueron registrados en los muestreos nocturnos y el 17% durante los muestreos diurnos. Cabe aclarar que los cantos de cuatro de los individuos no fueron incluidos

Table 1. Number of *Craugastor pygmaeus* individuals captured during day and night samplings in Sierra de Quila Flora and Fauna Protection Area in the summers of 2012 and 2013.**Tabla 1.** Número de individuos de *Craugastor pygmaeus* capturados durante muestreos diurnos y nocturnos en el Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Quila en los veranos de 2012 y 2013.

Año 2012						
Horario	Julio		Agosto		Septiembre	
	visita 1	visita 2	visita 1	visita 2	visita 1	visita 2
Nocturno	3	4	5	5	3	4
Diurno	2	2	2	2	2	2
Año 2013						
Horario	Julio		Agosto		Septiembre	
	visita 1	visita 2	visita 1	visita 2	visita 1	visita 2
Nocturno	5	5	4	3	4	4
Diurno	2	2	2	2	2	2

en el análisis por la baja proporción señal/ruido de la grabación o porque se contaba con menos de tres cantos por organismo. Los 14 individuos restantes emitieron un total de 123 cantos, los cuales se emplearon para el análisis considerando a su vez que todos ellos fueron emitidos por los machos, hacemos esta aclaración ya que no fue posible determinar el sexo de los individuos en el muestreo.

El canto de anuncio de *C. pygmaeus* consiste en un silbido agudo corto (Fig. 3), con repetición intermitente en el tiempo, es decir, sin una periodicidad específica entre el lapso de emisión de cantos consecutivos. Las características acústicas, y tamaño corporal (LHC) y peso de los organismos grabados se presentan en la Tabla 2. En promedio, el canto presenta una tasa de 0.64 cantos por minuto, una duración del canto de 0.054 s y frecuencia dominante de 4 444 Hz. La variabilidad individual e intrapoblacional fue mayor en la duración del canto, con un rango de la variación individual de 18.29 a 64.11, y presentó menor variabilidad individual en la frecuencia dominante con un rango de 2.15 a 10.61 (Tabla 2). No se encontró alguna relación significativa entre las características acústicas de tasa de repetición de cantos, duración del canto y la frecuencia dominante con el tamaño corporal ($r = 0.50$, $p = 0.066$; $r = 0.38$, $p = 0.182$; $r = -0.05$, $p = 0.851$, respectivamente) o el peso de los individuos ($r = -0.25$, $p = 0.379$; $r = -0.31$, $p = 0.282$; $r = -0.31$, $p = 0.280$; respectivamente). Las grabaciones con las que obtuvimos los datos para esta descripción fueron depositadas en la Biblioteca Digital de Sonidos de Anfibios de México del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera (MZFC-HEC) de la Facultad de Ciencias de la UNAM con el folio MZFC-HEC4349.

DISCUSIÓN

Las características acústicas del canto de anuncio de *C. pygmaeus* son similares al de otras especies del mismo género, siendo el canto de *C. pygmaeus* un sonido corto de mediana frecuencia con una tasa de repetición irregular. El sonido es débil probablemente debido a que carece de saco vocal (Hedges et al., 2008) y a su pequeño tamaño corporal, por lo que su canto a una distancia mayor a cinco metros es inaudible. Aunque no pudimos registrar las características de amplitud del canto de *C. pygmaeus*, es probable que tengan una de las amplitudes más bajas registradas para el género *Craugastor* (Cossel et al., 2019). Los datos obtenidos sugieren que la vocalización de *C. pygmaeus* es principalmente nocturna.

Ninguna de las variables acústicas examinadas en *C. pygmaeus* tuvo relación con el tamaño corporal y el peso. En el continuo de variación de los cantos propuesta por Gerhardt (1991), la variabilidad del canto de *C. pygmaeus* fue mayor en la duración del canto con un CV intrapoblacional de 33.75, por lo que se considera una variable dinámica, y con un CV intrapoblacional de 5.62 en la frecuencia dominante, por lo que se considera una variable estática. Esta propiedad estática de la frecuencia dominante es común entre los anuros y está relacionado con su relevancia para reconocimiento específica de los cantos de anuncio (Gerhardt, 1991).

A diferencia de otros anuros, la identidad del sexo en *C. pygmaeus* no es evidente a través de la presencia de huevos en el vientre o alguna otra característica morfológica externa.

Table 1. Average values (x) and coefficient of variation (CV) of the acoustic variables of the call of *C. pygmaeus* registered in 14 individuals. Abbreviations: CM: number of songs per minute; DC: song duration; FD: dominant frequency; LHC: snout-vent length size.**Tabla 1.** Valores promedio (X) y coeficiente de variación (CV) de las variables acústicas del canto de *C. pygmaeus* registrada en 14 individuos. Abreviaciones: CM: número de cantos por minuto; DC: duración del canto; FD: frecuencia dominante; LHC: tamaño corporal longitud hocico-cloaca.

Individuo	No. de cantos	CM	dc (s) X(rango)	CV	FD (Hz) X(rango)	CV	Peso (gr)	LHC (mm)
1	10	0.53	0.038	49.24	4760.79	4.36	0.14	12.9
2	11	0.52	(0.0045 - 0.0718)	27.77	(4478.91 - 5167.0)	8.62	1	11.58
3	8	0.52	0.042	18.29	4435.84	7.54	0.9	12.0
4	10	0.68	(0.0247 - 0.0628)	57.35	(3962.11 - 5512.5)	7.01	0.35	12.7
5	10	0.68	0.038	19.39	4048.24	6.09	0.3	16.4
6	26	0.52	(0.0292 - 0.051)	26.24	(3617.57 - 4478.9)	2.15	0.5	11.7
7	8	0.58	0.12	47.86	4203.28	2.22	0.7	11.0
8	5	0.52	(0.0583 - 0.2708)	31.06	(3789.84 - 4651.17)	10.61	0.5	12.0
9	3	0.98	0.058	37.71	4168.82	7.44	0.45	11.5
10	3	0.94	(0.0451 - 0.0752)	0	(3789.84 - 4478.91)	4.17	0.5	11.0
11	4	0.28	0.039	25.28	3847.26	6.71	0.3	14.3
12	7	0.48	(0.0291 - 0.0822)	18.39	(3789.84 - 3962.11)	4.08	0.45	12.0
13	6	0.45	0.043	49.85	4134.38	3.9	0.4	11.5
14	12	1.9	(0.0222 - 0.0654)	64.11	(3962.11 - 4306.64)	3.82	0.25	17.0
Promedio poblacional	8.8	0.68	0.028	33.75	4788.98	5.62	0.48	12.7

En la caracterización del canto de *Craugastor yucatanensis*, Carbajal-Márquez et al. (2019) establecieron que los machos fueron identificados por la conducta de canto, a su vez por las excresencias nupciales que presentan solo ellos no así las hembras. En otras especies del mismo género, las hembras suelen tener un rango de tamaño corporal mayor al de los machos (Schlaepfer & Figueroa-Sandi, 1998; Carbajal-Márquez et al., 2019). En la descripción original de la especie, Taylor (1936) describió sólo a una hembra con 18 mm de LHC. En el caso de nuestros registros de *C. pygmaeus*, se incluyen a 14 individuos cuyo tamaño corporal

ronda entre 11 y 17 mm, de entre ellos, es destacable que once individuos tienen un tamaño corporal menor a los 13 mm y tres de ellos tienen un tamaño corporal entre 14.3 y 17 mm, por lo que es posible que estos últimos sean hembras. Un estudio detallado sobre la diferenciación entre hembras y machos de *C. pygmaeus* debería incluir las diferencias morfológicas y corroborar si las hembras de esta especie efectivamente vocalizan como en otras especies del género (Schlaepfer & Figueroa-Sandi, 1998; Carbajal-Márquez et al., 2019).

En los últimos años, el conocimiento sobre la distribución de *C. pygmaeus* se ha incrementado después de ampliar sus registros en el occidente de México, que ahora incluyen el sur de Sinaloa, Jalisco y diversas localidades en Guerrero, México, lo que complementó a la distribución histórica conocida en el sureste de México y Guatemala (Ahumada-Carrillo et al., 2013; García-Padilla & Mata-Silva, 2014; Loc-Barragán & Carbajal-Márquez, 2016; Frost, 2020). *Craugastor pygmaeus* está presente en una gran diversidad de hábitats, incluyendo bosques húmedos tropicales, bosques deciduos, bosques encinos, pino-encino e incluso bosque mesófilo (Ahumada-Carrillo et al., 2013; García-Padilla & Mata-Silva, 2014; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2020). La alopatría en su distribución geográfica, así como el rango altitudinal y de ecosistema en que ocurre esta especie, brinda la oportunidad de realizar estudios más profundos sobre la variación geográfica de sus características bioacústicas, morfológicas y genéticas para poner a prueba distintas hipótesis ecológicas acerca del anuro más pequeño presente en México

Agradecimientos.— Brindamos nuestro agradecimiento al Sr. Rafael Sevilla y al Sr. Candelario Calderón por brindarnos su amistad y apoyarnos de manera continua durante nuestras visitas. A los biólogos Héctor Javier Leal Aguayo y Diana Gabriela Vega Montes de Oca, por formar parte importante de nuestro proyecto. A todo el personal de la dirección de la OPD Sierra de Quila, gracias por su apreciable apoyo.

LITERATURA CITADA

- Ahumada Carrillo, I.T., J.C. Arenas-Monroy, F.A. Fernández-Nava & O. Vázquez-Huizar. 2013. Nuevos registros de distribución para la rana ladrona pigmea *Craugastor pygmaeus* (Terrarana: Craugastoridae) en el Occidente de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:1338-1342.
- Batallas, D. & J. Brito. 2016. Análisis bioacústico de las vocalizaciones de seis especies de anuros de la laguna Cormorán, complejo lacustre de Sardinayacu, Parque Nacional Sangay, Ecuador. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87:1292-1300.
- Bignotte-Giró, I., A. Fong, & G.M. López-Iborra. 2019. Acoustic niche partitioning in five Cuban frogs of the genus *Eleutherodactylus*, *Amphibia-Reptilia* 40:1-11.
- Buxton, V.L., M.P. Ward & J.H. Sperry. 2018. Evaluation of conspecific attraction as a management tool across several species of anurans. *Diversity* 10:6.
- Cooper, W.E., J.P. Caldwell & L.J. Vitt. 2008. Effective crypsis and its maintenance by immobility in *Craugastor* frogs. *Copeia* 2008:527-532.
- Carbajal-Márquez, R.A., L.F. Díaz-Gamboa, T. Ramírez-Valverde, C.M. García-Balderas, P.E. Nahuat-Cervera & J.R. Cedeño-Vázquez. 2019. Description of the male of *Craugastor yucatanensis* (Lynch, 1965) (Anura, Craugastoridae), its advertisement call, and additional data on females. *ZooKeys* 900:129-139.
- Cossel, J.O. Jr., J.E. Twining, K.L. Di Stefano, A. O'Brien, A.S. Reich & J. Sandoval-Alanis. 2019. Vocalizations of five species of frogs in the *Craugastor podiciferus* species group (Anura: Craugastoridae) from Costa Rica. *Herpetological Conservation and Biology* 14:235-249.
- Dorcas, M.E., S.J. Price, S.C. Walls & W.J. Barichivich. 2010. Auditory monitoring of anuran populations. Pp. 281-298. En C.K. Jr. Dodd (Ed.). *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Frost, D.R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1. [https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php.American Museum of Natural History, New York, USA](https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php.American%20Museum%20of%20Natural%20History,%20USA). [Consultado en octubre 2021]
- García-Padilla, E. & V. Mata-Silva. 2014. Noteworthy distributional records for the herpetofauna of Oaxaca, Mexico. *Herpetological Review* 45:468-469.
- Gerhardt, H.C. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour* 42:615-635.
- Gerhardt, H.C & F. Huber. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solution*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Guerrero, N.J.J. & C.G. López. 1997. La vegetación y la flora de la Sierra de Quila, Jalisco. Universidad de Guadalajara, México.
- Hedges, S.B., W.E. Duellman & M.P. Heinicke. 2008. New world direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa* 1737:1-182.
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. 2020. *Craugastor pygmaeus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T56891A53966749. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T56891A53966749.en>. [Consultado en diciembre 2020]

- Köhler, J., M. Jansen, A. Rodríguez, P.J.R. Kok, L.F. Toledo, M. Emmrich, F. Glaw, C.F.B. Haddad, M.O. Rödel & M. Vences. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods, and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251:1-124.
- Loc-Barragan, J.A. & R.A Carbajal-Márquez. 2016. Distribution notes, *Craugastor pygmaeus*. *Mesoamerican Herpetology* 3:757-758.
- Luría-Manzano, R., M.T. Oropeza-Sánchez, J.L. Aguilar-López, J.M. Díaz-García & E. Pineda. 2019. Dieta de la rana de hojarasca *Craugastor rhodopsis* (Anura: Craugastoridae): una especie abundante en la región montañosa del este de México. *Revista de Biología Tropical* 67:196-205.
- Mendoza-Henao, A. M., E. Arias, J.H. Townsend & G. Parra-Olea. 2020. Phylogeny-based species delimitation and integrative taxonomic revision of the *Hyalinobatrachium fleischmanni* species complex, with resurrection of *H. viridissimum* (Taylor, 1942). *Systematics and Biodiversity* 18:464-484.
- Ochoa-Ochoa, L.M., M. Ortiz-Ramírez, R. Figueroa-Huitrón & C.A. Ríos-Muñoz. 2021. Ausencia de partición del nicho acústico en una comunidad de anuros en Chiapas, México. *Ecosistemas* 30:1962.
- Pineda, E. & C.A Rodríguez-Mendoza. 2010. Distribución y abundancia de *Craugastor vulcani*: una especie de rana en riesgo de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:133-141.
- R Development Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Schlaepfer, M.A & R. Figueroa-Sandí. 1998. Female reciprocal calling in a Costa Rican leaf-litter frog, *Eleutherodactylus podiciferus*. *Copeia* 1998:1076-1080.
- Taylor, E.H. 1936. New species of amphibia from Mexico. *Transactions of Kansas Academy of Science* 39:349-363.
- Urbina-Cardona, J.N., M. Olivares-Pérez & V.H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61-75.
- Urbina-Cardona, J.N. & V.H. Reynoso. 2009. Uso del microhábitat por hembras grávidas de la rana de hojarasca *Craugastor loki* en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:571-573.
- Villavicencio, R., P. Bauche, A. Gallegos, A.L. Santiago & F.M. Huerta. 2005. Caracterización estructural y diversidad de comunidades arbóreas de La Sierra de Quila. *Ibugana: Boletín del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara* 13:67-76.
- Wang, Y., J. Zhao, J. Yang, Z. Zhou, G. Chen, & Y. Liu. 2014. Morphology, molecular genetics, and bioacoustics support two new sympatric *Xenophrys* toads (Amphibia: Anura: Megophryidae) in southeast China. *PloS One* 9: e93075.
- Wells, K. & J. Schwartz. 2007. The behavioral ecology of anuran communication. Pp. 44-86. En: P.M. Narins, A.S. Feng, R.R. Fay & A.N. Popper (Eds.). *Hearing and sound communication in amphibians*. Springer, New York, USA.

