
REPRODUCCIÓN COMPARADA DE TRES ESPECIES DE ANUROS SINTÓPICOS DE UNA LOCALIDAD DEL SUDESTE DE CÓRDOBA

RICARDO MARTORI, LILIANA AUN, ANDREA BIRRI, CRISTINA ROZZI GIMÉNEZ
& EVELINA HEREDIA

Zoología Vertebrados, Universidad Nacional de Río Cuarto. Agencia Postal N° 3, (5800) Río Cuarto, Argentina. rmartori@exa.unrc.edu.ar

R E S U M E N. — El presente trabajo se desarrolló en la localidad de Alto Alegre, departamento Unión (32°22'S - 62°53'W), Provincia de Córdoba, Argentina, Durante dos periodos, uno de octubre 1998 a julio 1999 y otro de agosto 1999 a julio 2000, en un ambiente característico de la provincia del Espinal.

El objetivo de este estudio fue analizar aspectos de la reproducción e historia de vida de *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus latinasus* y *Bufo fernandezae*, especies sintópicas, dado que todas ellas están sometidas a un mismo régimen climático y las respuestas reproductivas reflejarían sus limitantes filogenéticos.

La frecuencia de capturas para las tres especies fue diferente entre las dos temporadas estudiadas; no se hallaron correlaciones significativas en las capturas de *B. fernandezae*, con respecto a la lluvia pero sí con la temperatura; en cambio *L. latinasus* no correlacionó con la lluvia y correlacionó con la temperatura, mientras que en *E. bicolor* las correlaciones con ambas variables fueron significativas.

Los machos de las tres especies mostraron recrudescencia testicular en otoño y *E. bicolor* y *L. latinasus* mantuvieron valores altos de volumen testicular durante la mayor parte de la temporada, en cambio *B. fernandezae* fue más fluctuante.

El tamaño reproductivo mínimo para machos en *B. fernandezae* fue 30 mm y para las hembras 35 mm; en *E. bicolor* para los machos 21 mm, y las hembras 24 mm y para *L. latinasus* para los machos 22 mm y las hembras 25 mm.

La distribución de óvulos maduros durante el período de actividad de las tres especies fue diferente durante los dos años estudiados y cada especie tuvo sus características particulares, destacándose los valores altos y puntuales de la masa ovárica en primavera, en *B. fernandezae*, la extensión y de distribución estival en *E. bicolor* y la prolongación temporal y baja frecuencia de la presencia de los óvulos maduros de *L. latinasus*.

El reclutamiento de la nueva cohorte de *B. fernandezae* se produjo en octubre y noviembre en la primera temporada y de diciembre a marzo en la segunda, y representaron el 45% y 75% de la población activa. En el caso de *E. bicolor* el reclutamiento se produjo en octubre y noviembre en la primera temporada y de febrero a mayo en la segunda temporada, y los juveniles representaron en esos períodos el 35% de la población activa. En el caso de *L. latinasus* el reclutamiento ocurrió entre diciembre y enero representando el 33% en la primer temporada y el 9% en la segunda.

Palabras claves: Anuros, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus latinasus*, *Bufo fernandezae*, reproducción, historia de vida.

A B S T R A C T. — This study was carried out in Alto Alegre, Departamento Unión (32°22'S-62°53'W), Córdoba, Argentina, during two periods, one from October 1998 to July 1999 and from August 1999 to July 2000, in a characteristic site of the Espinal biogeographic province.

The objective of this study was to analyze aspects of reproduction and life history of *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus latinasus* and *Bufo fernandezae*, these syntopic species, since they are subjected to same climatic regime, reproductive responses should reflect their phylogenetic limitations.

The frequency of captures for these three species was different during the two seasons, there were not significant correlations in the captures of *B. fernandezae*, with regard to rainfall and temperature, *L. latinasus* does not correlate with rainfall but does correlate with temperature, and in *E. bicolor* correlations with both variables were significant.

The males of these three species showed testicular recrudescence in autumn and *E. bicolor* and *L. latinasus* maintained high values of testicular volume during most of the season, *B. fernandezae* was more fluctuating.

The reproductive minimum size in *B. fernandezae* for males was 30 mm and for females 35 mm; in *E. bicolor* mature males measured 21 mm and females 24 mm and *L. latinasus* the mature males measured 22 mm and females 25 mm.

The distribution of mature ova during the period of activity of these three species was different during the two years and each species had their particular characteristics, presence of large ovarian mass in spring, in the case of *B. fernandezae*, extended period of mature ovas in *E. bicolor* and low frequency of the presence of the mature ova in *L. latinasus*.

The recruitment of the new cohort of *B. fernandezae* took place in October and November in the first period and from December to March in the second period, they represented the 45% and 75% of the active population. In the case of *E. bicolor* recruitment took place in October and November during the first period and of February to May in the second period, newborn represented the 35% of the population. In the case of *L. latinasus* recruitment was between December and January and they represented 33% in the first period and 9% in second period.

Key words: Anurans, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus latinasus*, *Bufo fernandezae*, reproduction, life history.

INTRODUCCIÓN

Cada especie exhibe un conjunto particular de características reproductivas en respuesta al medio en que habita (Basso, 1990). La mayoría de las especies de zona templada tienen actividad reproductiva cíclica que se debe a la combinación de factores que dependen de las temperaturas y precipitaciones. Conforme al período de actividad reproductiva que poseen los anfibios, se los reúne en especies con ciclos continuos en el caso que presenten óvulos maduros durante todo el año; oportunistas si varían los períodos reproductivos dependiendo de las precipitaciones, y esporádicos si la reproducción se efectúa en cualquier período sin ninguna causa aparente (Crump, 1974).

La investigación de los parámetros reproductivos dentro y entre especies, nos permiten comprender mejor los modos reproductivos y su significado ecológico y evolutivo (Crump, 1974).

La crónica temporal de los principales eventos como la fecundación, ovulación y oviposición, la época de nacimientos y metamorfosis, son sucesos cualita-

tivos característicos del ciclo biológico. En cambio el tamaño reproductivo mínimo, la frecuencia y tamaño de posturas, masa relativa de los productos reproductivos son parámetros cuantitativos de la historia de vida de las especies. Estos eventos y parámetros, pueden tener variaciones anuales atribuidas en parte a la influencia de factores ambientales sobre los modos de vida, y se expresan por medio de la sustitución de grupos de talla, dando una idea de cómo el esfuerzo reproductivo se refleja en el crecimiento poblacional.

Las relaciones tamaño-fecundidad también han sido analizadas en ensambles de anuros por diversos autores (Crump, 1974; Kuramoto, 1978; Basso, 1990; Perotti, 1997).

Se ha probado que en algunas especies se cumple que a mayor tamaño corporal aumenta la fecundidad (Crump, 1974; Kuramoto, 1978; Basso, 1990; Perotti 1997). También se han realizado estudios cuantitativos a nivel de poblaciones (Arrayago y Bea, 1986; Kyriakopoulou-Sklavounou y Loumbourdis, 1990; Town-

send y Stewart, 1994; Donnelly, 1999; Peralta de Almeida Prado y Uetanabaro, 2000; Van Sluys *et al.*, 2001).

En muchos estudios para determinar la edad de los individuos se utiliza el tamaño como estimativo de edad, y se establece el tamaño mínimo reproductivo, (Ramírez Bautista y Vitt, 1998; Donnelly, 1999; Van Sluys *et al.*, 2001).

En anfibios como en reptiles la grasa es almacenada en órganos especiales, los cuerpos grasos que se localizan en la parte anterior de las gónadas. La relación funcional de los cuerpos grasos es inversa a la masa de ovarios y testículos en anuros y urodelos (Feder y Burgguran, 1992).

La importancia de estudiar las respuestas reproductivas de aquellas especies sintópicas que están sometidas a un mismo régimen climático, se debe a que las respuestas de las especies estarían reflejando sus limitantes filogenéticos.

Los objetivos propuestos en este trabajo son: a) Describir y comparar los eventos reproductivos, tales como época de comienzo de vitelogenénesis, período de puesta, la variación temporal de los ciclos gonadales y de cuerpos grasos. b) Describir los parámetros de historia de vida tales como el tamaño a la madurez sexual, tamaño medio de la puesta, tamaño medio de las hembras reproductivas, frecuencia de postura, masa de la postura, número de huevos, esfuerzo reproductivo, tamaño posmetamórfico de las tres especies consideradas. c) Comparar los grupos de tamaño, su variación estacional y período de reclutamiento de las especies estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Distribución de las especies

Elachistocleis bicolor, Guérin y Méneville, 1838. La distribución de *E. bicolor* comprende todo el distrito Chaqueño y Litoral-Mesopotámico, en el norte de la provincia de Buenos Aires, sur de Brasil y en el territorio paraguayo (Ceí, 1980;

Frost, 2004). Recientemente ha sido citada para la provincia de Córdoba, localidad de Alto Alegre, Departamento Unión. (Gallego y Rozzi Giménez, 1998).

Bufo fernandezae, Gallardo 1957. La distribución de *B. fernandezae* es muy amplia, desde el norte de Paraguay hasta la mitad norte de Buenos Aires, en Corrientes, Santa Fe, Córdoba, La Pampa, Entre Ríos, y también en Uruguay (Gallardo, 1964; Ceí, 1980)

Leptodactylus latinasus, Jimenez de la Espada, 1875. La distribución de *L. latinasus* abarca Buenos Aires, Córdoba y Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes, Chaco y Formosa, también su presencia es señalada para Uruguay y el sur de Brasil (Ceí, 1980; Frost, 2004).

Área de estudio. — Este trabajo se llevó a cabo en la localidad de Alto Alegre, departamento Unión (32°22'S-62°53'W), Provincia de Córdoba, Argentina.

El área de estudio se encuentra en la porción sudeste de la provincia, y está bajo la influencia del Anticiclón Subtropical del Atlántico, la masa de aire que lo conforma es cálida y húmeda, a medida que se desplaza hacia el oeste pierde humedad y temperatura. La época de precipitaciones se centra en verano.

Las temperaturas medias anuales tienen un rango entre los 10°C y 26°C, y las lluvias fluctúan entre los 700 mm y 800 mm anuales. El clima es templado con una marcada estacionalidad, las lluvias se concentran en primavera y verano.

El área de estudio está situada dentro del área de la provincia del Espinal (Lutti *et al.*, 1979). La formación vegetal en el sitio de muestreo está constituida principalmente por tres estratos vegetales, un estrato bajo constituido por gramíneas que varían entre 5 cm y 15 cm de alto; un estrato medio representado por manchones densos de cortaderas (*Cortadeiras selloana*), con la presencia de una sucesión vegetal estacio-

nal entre *Senecio pampeanus* y una especie perteneciente al género *Cardus* sp. El tercer estrato presenta algunas especies arbóreas como *Prosopis alba*, *Geofroea decorticans*, *Celtis tala*, *Lyceum cestroides*, *Schinus fasciculatus*.

El campo donde se realizó el estudio presentaba declives en el terreno, las partes más bajas se inundaban en la temporada de lluvias por acumulación de agua y ascenso de la napa freática. Las zonas un poco más elevadas se conservaban más secas, estos fueron los lugares adecuados para instalar las grillas de trampas. Debido a la presencia de zonas semi-inundables el campo es utilizado para actividad ganadera con muy poca carga animal. Además, este campo no era incendiado intencionalmente una vez al año, lo que constituye una práctica común en algunas regiones.

Las partes bajas del campo se inundaban solamente en la época de lluvias, pero existe un cuerpo de agua permanente a unos 1.000 m del lugar de muestreo, aumentando su tamaño en la época de mayores precipitaciones.

Metodología. — El muestreo en el sitio de estudio se realizó desde julio de 1998 a junio de 2000. Los anfibios se capturaron en 90 trampas de caída. Estas fueron recipientes de plástico de 25 cm de diámetro por 30 cm de profundidad. En el interior de cada trampa se colocó un litro de una solución de formol al 10% para que se fijaran los ejemplares capturados (Heyer *et al.*, 1994).

Cada 15 días se efectuaban las tareas de campaña, durante las cuales se recolectaban los especímenes de las trampas, se realizaba el mantenimiento de las mismas que consistía en el recambio de formol y sustitución de trampas rotas. El esfuerzo de colecta fue constante durante los dos años de muestreo.

Una vez colectados los ejemplares, éstos se colocaron nuevamente en formol al 10% durante 24 hs y posteriormente se lavaron con agua y traspasaron a alcohol al 70%.

Todo el material fue incorporado y debidamente catalogado en la colección Herpetológica de Zoología de Vertebrados, Universidad Nacional de Río Cuarto (ZVUNRC).

Todos los individuos después de su fijación, fueron medidos desde el extremo del hocico a la cloaca (LHC) usando una regla milimetrada y fueron pesados con una balanza electrónica con una precisión de 1 mg.

Se realizó la disección de los ejemplares, bajo una lupa binocular, realizando una incisión longitudinal ventral, se extrajeron las gónadas para el análisis reproductivo y también los cuerpos grasos.

Para la determinación de la fecundidad se basó en el número de óvulos maduros presentes en el ovario (complemento ovárico) (Crump, 1974). Se estimó el número de óvulos totales de cada hembra a partir de una alícuota del ovario que era pesada y contados los óvulos presentes y luego se extrapolaba ese valor al peso total del ovario.

Se definieron tres categorías de desarrollo ovárico a partir de la cantidad de vitelo:

1) Masa indiferenciada: los óvulos no han comenzado a acumular vitelo en su citoplasma, el que, al análisis macroscópico, aparece translúcido.

2) Óvulos inmaduros: se ha iniciado la acumulación de vitelo, el citoplasma se ha tornado opaco y de aspecto lechoso.

3) Óvulos maduros: el aumento de la intensidad del color (claramente amarillos o negros), indica que los óvulos han completado su crecimiento y desarrollo.

En los machos se extrajeron los testículos, fueron medidos en longitud y ancho para el cálculo de los volúmenes a partir de valores lineales (largo = L y ancho = A) a los cuales se aplicó la fórmula del esferoide (Dunham, 1981):

$$V = 4/3 \pi (1/2 L) \times (1/2 A)^2$$

En ambos sexos se extrajeron y pesaron los dos cuerpos grasos en una balanza con precisión de 0,001 gr. Se utili-

zó este método porque los cuerpos grasos tienen forma irregular lo que no permite una medición precisa (Vitt y Ohmart, 1975). La masa de los cuerpos grasos se utilizó para estimar las reservas energéticas y su influencia en el ciclo reproductivo.

Tratamiento de los datos. — Las muestras se trataron con estadísticos descriptivos como media, varianza y desvío estándar. Para realizar comparaciones entre muestras y entre sexos, se utilizó un análisis de la varianza (ANOVA), en aquellos casos que las muestras cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad. Además se realizaron distintos análisis de regresión para evaluar el esfuerzo reproductivo en función del tamaño individual y el test de bondad de ajuste para las comparaciones de frecuencias de capturas.

Para el análisis de los ciclos temporales de los machos y las hembras, se evaluaron las variables masa ovárica y testicular y masa de los cuerpos grasos, y se expresaron como índices somáticos del órgano correspondiente (ISO = (peso del órgano en gramos / peso corporal en gramos) x 100). (Tsiora y Kyriakopoulou-Sklavounou, 2002). Este procedimiento evita la influencia del peso corporal sobre el resto de las variables somáticas.

Para evaluar la relación entre el esfuerzo reproductivo y las masas corporales se calcularon tres índices, MO / MC (Masa ovárica / Masa corporal) MO / NO (Masa ovárica / Número de óvulos) y NO / MC (Número de óvulos / Masa corporal).

Para analizar la relación entre la frecuencia de capturas y el clima se realizó un análisis de regresión entre las capturas de cada especie y las temperaturas medias y precipitaciones mensuales.

Para analizar el dimorfismo sexual se realizó un ANOVA, utilizando como variables peso y largo hocico-cloaca de cada individuo y como factor el sexo.

RESULTADOS

Clima y capturas. — El clima de Alto Alegre es marcadamente estacional (Figura 1), produciéndose heladas durante los meses de junio hasta agosto; las temperaturas medias mensuales en verano alcanzan los 26°C con temperaturas máximas de 37°C.

Las precipitaciones son estacionales, concentrándose de octubre a mayo, registrando medias anuales del orden de los 800 mm.

Las capturas de anfibios se concentraron en los meses más húmedos. Las correlaciones entre las variables lluvia mensual y temperatura media mensual con la frecuencia de capturas de cada una de las especies estudiadas fue la siguiente: para *B. fernandezae*, lluvia: ($r = 0,20$; $F_{(23, 446)} = 0,87$; $p = 0,36$), temperatura: ($r = 0,37$; $F_{(23, 446)} = 3,31$; $p = 0,08$); no se hallaron correlaciones significativas entre estas variables. En cambio los individuos de *L. latinasus* no correlacionaron significativamente con la lluvia ($r = 0,08$; $F_{(23, 376)} = 0,16$; $p = 0,69$), pero si fue significativa la correlación con la temperatura ($r = 0,48$; $F_{(23, 376)} = 6,27$; $p = 0,02$). En el caso de *E. bicolor* las correlaciones con ambas variables fueron significativas: lluvia ($r = 0,40$; $F_{(23, 475)} = 4,00$; $p = 0,05$) y temperatura: ($r = 0,67$; $F_{(23, 475)} = 17,08$; $p = 0,001$).

Se compararon las temperaturas, precipitaciones y frecuencia de captura, utilizando la prueba de X^2 para dos períodos, uno de junio de 1998 a mayo de 1999, y otro de junio de 1999 a mayo de 2000. Las temperaturas resultaron similares. Las temperaturas media y máxima no presentaron diferencias significativas entre ambos períodos: (T. media: $X^2 = 1,87$; $p = 0,98$, y T. máxima: $X^2 = 1,26$; $p = 0,99$; $gl = 11$), pero se observaron diferencias significativas entre las temperaturas mínimas: (T. mínima: $X^2 = 17,31$; $p = 0,02$).

En lo que respecta a la cantidad de lluvia caída esta fue diferente para los

dos años estudiados: ($X^2 = 273$; $p < 0,001$; $gl = 11$), como así también la frecuencia de capturas para las tres especies, *B. fernandezae*: $X^2 = 275$, $p < 0,0001$, *L. latinasus*: $X^2 = 106$; $p < 0,0001$ y *E. bicolor*: $X^2 = 116$; $p < 0,0001$; $gl = 8$.

Eventos reproductivos de las hembras. — En la Figura 2 se analiza la frecuencia de las tres categorías de desarrollo ovárico, masa indiferenciada, óvulos inmaduros y óvulos maduros durante los dos períodos reproductivos comprendido entre los meses de octubre a marzo de los años 1999 y 2000.

Bufo fernandezae presenta durante el primer año de estudio (junio 1998 a mayo 1999) óvulos inmaduros durante los meses de primavera y principio de verano, en cambio los óvulos maduros se observaron durante el resto del verano e invierno. Durante el segundo período (junio 1999 a mayo 2000) se registraron óvulos maduros durante los meses de octubre a diciembre.

En *E. bicolor*, en la primera temporada se encontraron óvulos maduros durante todos los bimestres del año, en el segundo período sólo se hallaron óvulos maduros durante la primavera y principio del verano.

En el caso de *L. latinasus* la presencia de óvulos maduros fue escasa durante ambos años, no siendo así para los óvulos inmaduros que estuvieron presentes en proporciones superiores al 50% en ambas temporadas.

Variación estacional de los testículos y cuerpos grasos. — La variación estacional de los testículos y cuerpos grasos, puede observarse en la Figura 3, donde los machos de *B. fernandezae* no presentaron valores de volumen testicular significativamente diferentes durante el período comprendido entre los meses de septiembre 1999 y abril 2000. El análisis de varianza entre el factor meses y la variable índice somático testicular no fue significativo: $F_{(5,52)} = 1,46$;

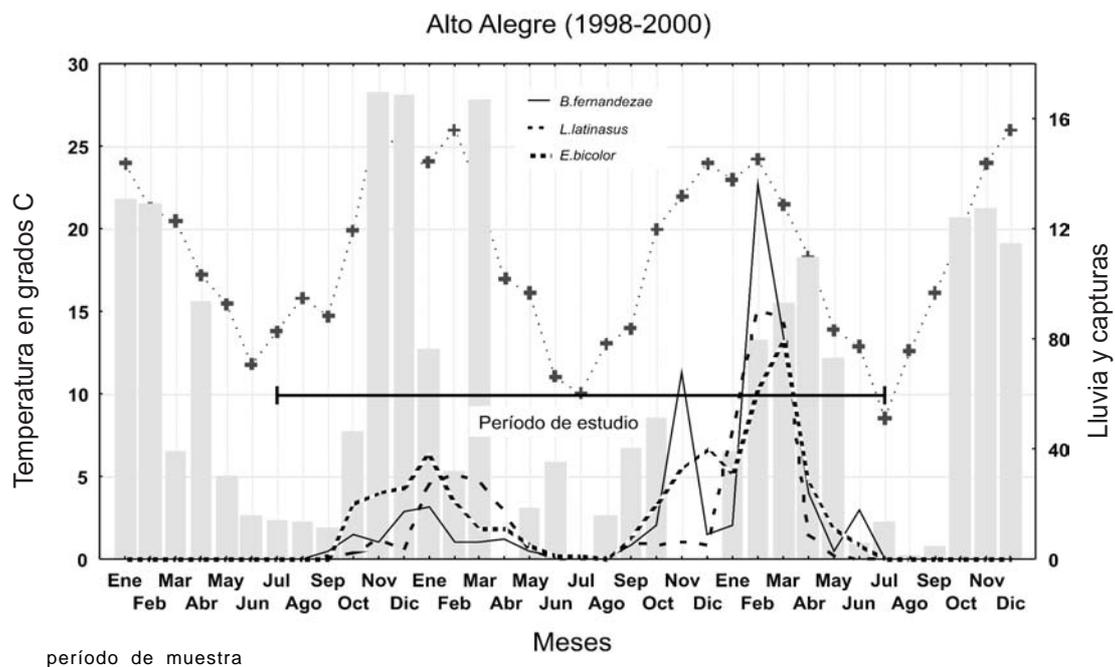


Figura 1. Registro de precipitaciones mensuales (barras), temperatura media mensual (cruces), y capturas de las tres especies durante el período comprendido entre los años 1998 al 2000.

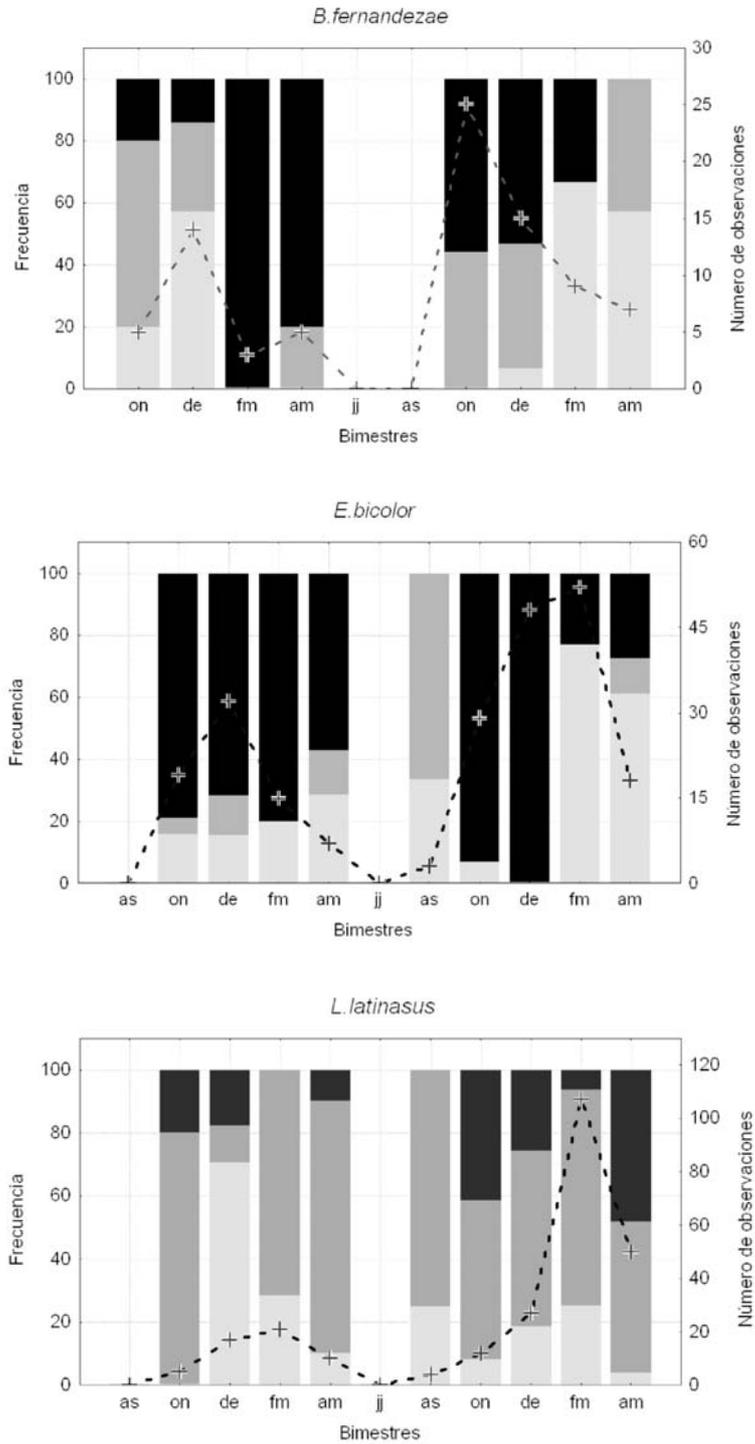


Figura 2. Distribución bimestral del estado reproductivo de las hembras adultas. La línea de puntos indica el tamaño de la muestra, las columnas el porcentaje de cada categoría, el sector negro representa a los óvulos maduros, el sector gris a los óvulos inmaduros y el blanco a la masa indiferenciada.

$p = 0,21$, (Figura 3). Para esta misma especie los índices somáticos de cuerpos grasos manifiestan valores temporalmente variables, ($F_{(5,52)} = 2,55$; $p = 0,03$), presentando su máximo valor en enero.

Con relación a *E. bicolor* se observó que los volúmenes testiculares comenzaron a aumentar en octubre y lograron su volumen mayor en enero, para luego decrecer. El análisis de la varianza entre los meses y el índice somático (ISO) testicular fue significativo: ($F_{(9,115)} = 32,82$; $p < 0,001$). Los cuerpos grasos realizaron un ciclo inverso al testicular, el ANOVA entre los meses e ISO de cuerpos grasos fue: ($F_{(9,115)} = 12,16$; $p = 0,001$), presentando sus valores máximos en septiembre y de abril a junio.

En *L. latinasus* el incremento del volumen testicular comenzó en octubre y continuó hasta fines de enero, decreciendo a partir de febrero. La relación entre los meses y el ISO testicular fue significativa: $F_{(7,76)} = 4,47$; $p = 0,003$. El análisis de la variación temporal del ISO cuerpos grasos fue significativa: $F_{(7,76)} = 17,93$; $p = 0,001$, indicando que los valores desde febrero en adelante fueron significativamente mayores.

Leptodactylus latinasus y *E. bicolor* mostraron variaciones significativas en el ciclo de cuerpos grasos y testículos, mientras que en *B. fernandezae* dichos valores fueron más constantes.

Variación estacional en ovarios y cuerpos grasos. — La variación temporal de las masas ováricas fue significativa para las tres especies estudiadas: ($F_{(5,49)} = 14,80$; $p < 0,001$; para *B. fernandezae*; $F_{(6,83)} = 6,39$; $p < 0,001$ para *E. bicolor* y $F_{(8,91)} = 8,97$; $p < 0,001$ para *L. latinasus*).

Los ISO de ovario en *B. fernandezae* presentan en octubre su valor máximo, reduciéndose durante la primavera y presentando sus valores mínimos en diciembre (Figura 4). En *E. bicolor* los valores mínimos del índice ovárico se registraron en octubre, incrementándose gradualmente durante la primavera y

verano para alcanzar su mayor expresión en febrero, para ir disminuyendo hacia el otoño. En el caso de *L. latinasus*, los valores del índice ovárico máximo fueron de octubre a diciembre, disminuyendo durante el verano para mostrar sus valores mínimos en el otoño.

La variación temporal de los ISO de cuerpos grasos fue significativa para las hembras de *L. latinasus* y *E. bicolor*, ($F_{(8,91)} = 12,21$; $p = 0,001$ y $F_{(6,83)} = 7,38$; $p = 0,001$) respectivamente, y no significativas para *B. fernandezae*, ($F_{(5,49)} = 1,70$; $p = 0,15$).

Esfuerzo reproductivo. — En *B. fernandezae* se observó una regresión positiva significativa entre la masa corporal con la masa ovárica y también con el número de óvulos maduros, ($b = 0,52$; $R^2 = 0,26$; $p < 0,001$ y $b = 0,31$; $R^2 = 0,09$; $p < 0,01$; $n = 47$, respectivamente).

Elachistocleis bicolor presentó pendientes más elevadas y significativas con valores de ($b = 0,73$; $R^2 = 0,53$; $p < 0,001$; $n = 83$) para la regresión entre la masa corporal y la masa ovárica y un valor de ($b = 0,57$; $R^2 = 0,32$; $p < 0,001$; $n = 83$), para la regresión entre la masa corporal y el número de óvulos maduros.

En *L. latinasus* para la regresión entre la masa corporal y la masa ovárica produjo pendientes algo menores pero significativas de ($b = 0,42$; $R^2 = 0,53$; $p < 0,001$, $n = 91$) y una regresión no significativa ($b = 0,38$; $R^2 = 0,15$; $p = 0,09$; $n = 91$) para la relación de la masa corporal y el número de óvulos maduros.

Dimorfismo sexual. — Se evaluó la diferencia de tamaño (largo hocico-cloaca) y peso entre los sexos de las tres especies estudiadas. En todos los casos se hallaron diferencias significativas, siendo las hembras las de mayor tamaño (Tabla 1). Los resultados del ANOVA para *B. fernandezae* fueron: ($F_{(1,235)} = 14,61$; $p < 0,001$) para tamaño y ($F_{(1,235)} = 84,61$; $p < 0,001$) para la masa. En *E. bicolor* se obtuvieron valores de ($F_{(1,416)} = 218$; $p < 0,001$) para LHC y ($F_{(1,416)} = 157$; $p <$

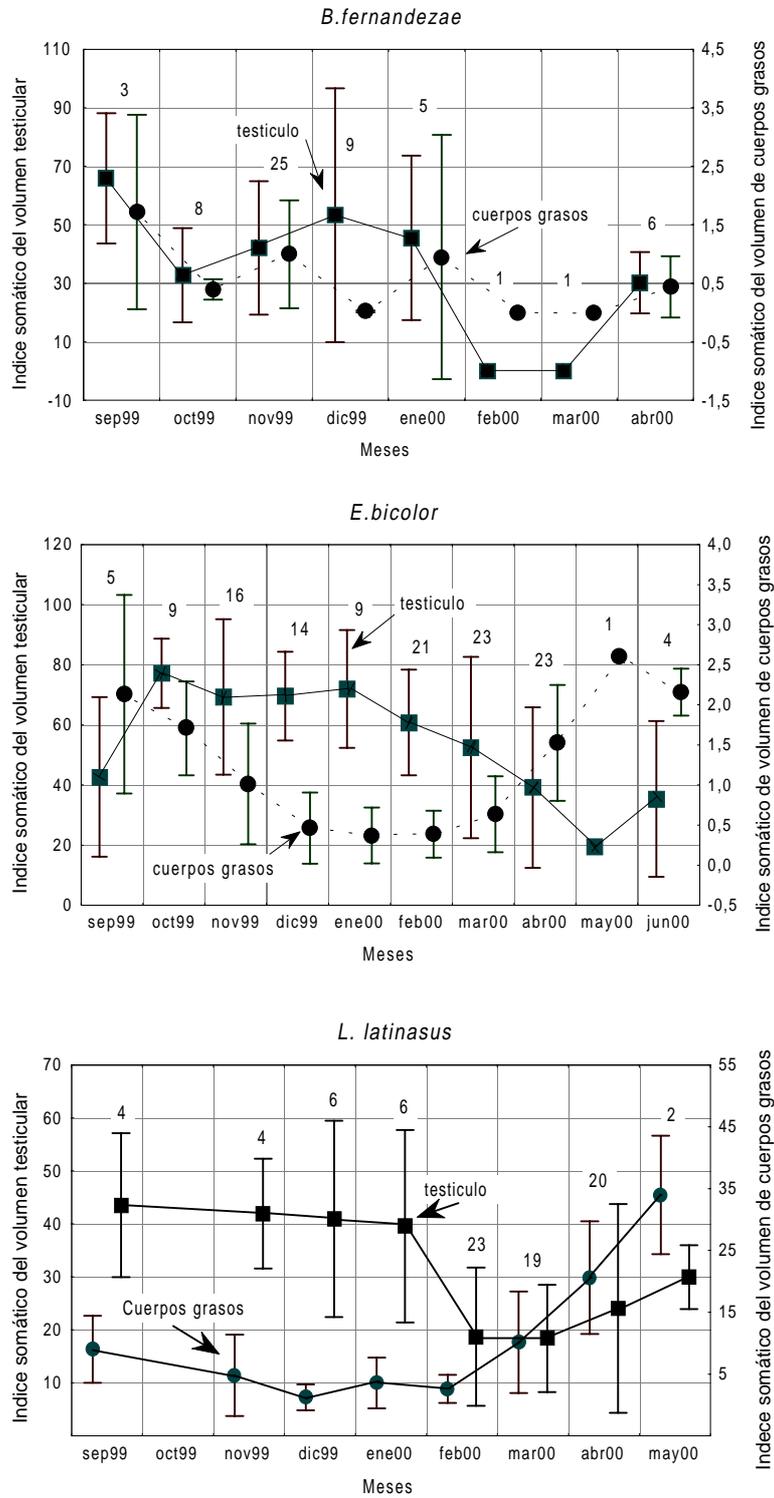


Figura 3. Distribución temporal del índice somático testicular (cuadrado de color negro) e índice somático de cuerpos grasos (círculo negro). El punto representa la media y la barra vertical el desvío standard. El número ubicado sobre la barra indica el tamaño de la muestra.

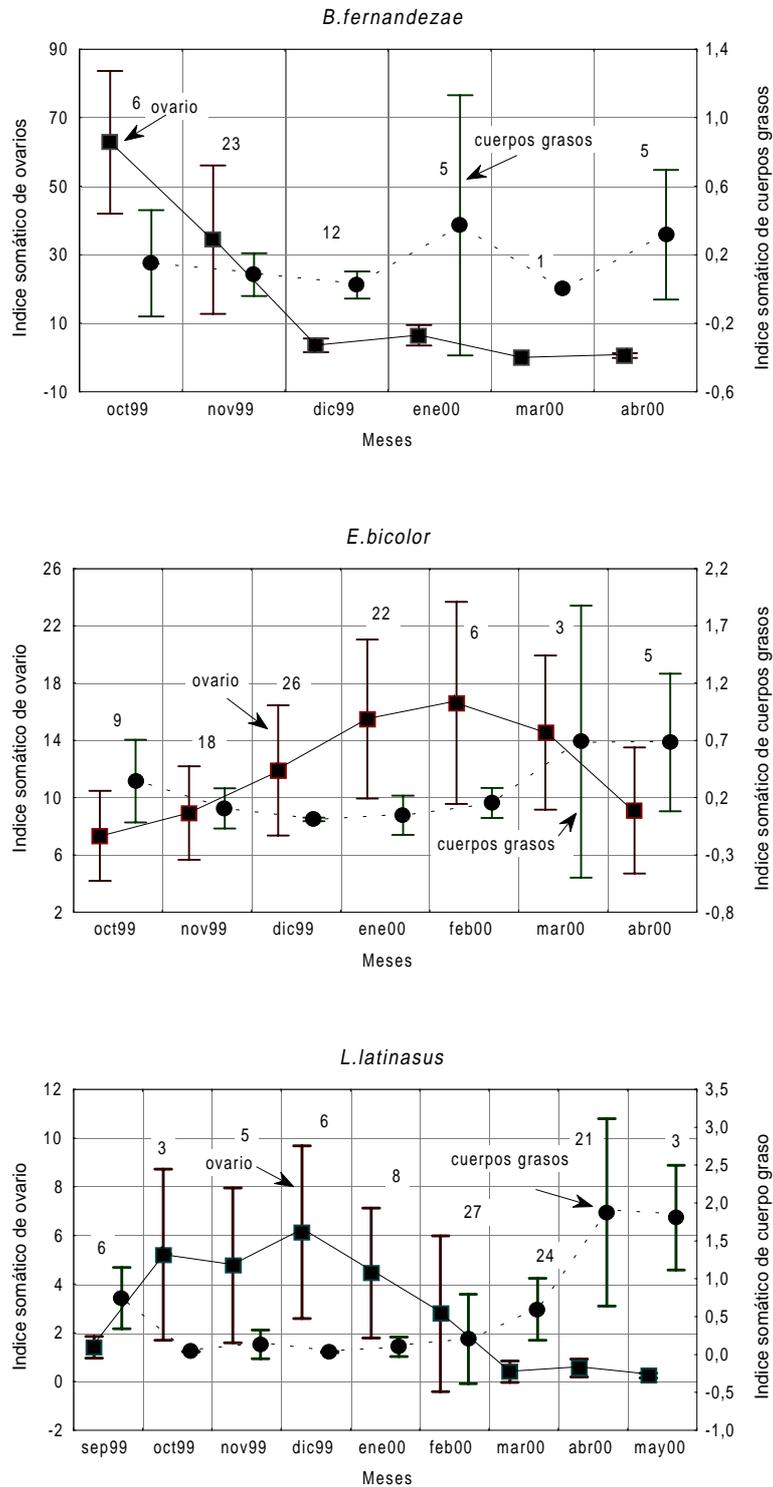


Figura 4. Distribución temporal del índice somático de ovario (cuadrado de color negro) e índice somático de cuerpos grasos (circulo negro). El punto representa la media y la barra vertical el desvío standard. El número ubicado sobre la barra indica el tamaño de la muestra.

0,001) para la masa. En el caso de *L. latinasus* los resultados fueron: ($F_{(1,220)} = 19,05$; $p < 0,001$) para el tamaño corporal y ($F_{(1,220)} = 11,22$; $p < 0,001$) para la masa corporal.

Parámetros de historia de vida. —

La Tabla 1 muestra un resumen de las principales características de las especies analizadas. Se destaca *B. fernandezae* por su mayor peso y tamaño corporal, tanto en machos como en hembras.

En promedio el 23% de la masa corporal corresponde a la masa del ovario en *B. fernandezae*, en comparación al

12,5% de *E. bicolor* y al 6% de *L. latinasus*.

El cociente entre la masa del ovario y el número de óvulos presenta su valor mínimo para *E. bicolor* (0,05). Esto se debe a que los óvulos son muy pequeños pero numerosos. Un valor intermedio se obtuvo para *L. latinasus* (0,10) que tiene un peso ovárico un poco mayor que *E. bicolor* pero óvulos grandes, y el valor máximo para *B. fernandezae* (0,16) que posee un ovario grande y muchos óvulos.

La relación entre el número de óvulos con respecto a la masa corporal en

Número de observaciones	<i>B. fernandezae</i>			<i>E. bicolor</i>			<i>L. latinasus</i>		
	M: n=80	H: n=81		M: n=120	H: n=90		M: n=85	H: n=100	
	Media	Rango	sd	Media	Rango	sd	Media	Rango	sd
LCC macho adulto (mm)	48,72	30-61	8,51	25,27	20-31	2,27	27,39	22-31,7	1,88
LCC hembra adulta (mm)	50,39	35-67	8,32	30,17	25-38	2,72	28,56	25-34	2,08
Peso corporal macho (g)	13,24	4-27	5,73	1,47	0,5-2,7	0,49	3,05	1,79-5,35	0,58
Peso corporal hembra (g)	15,21	5-28	7,01	2,56	1,1-4,7	0,80	3,35	2,05-5,99	0,75
Peso de ovario (g)	3,50	0,1-18,5	4,9	0,32	0,05-0,92	0,21	0,25	0,08-0,53	0,11
Número de óvulos maduros	2217	16-12161	2278	669	46-1967	415	254	153-450	71,6
Masa ovárica / Numero de óvulos	0,16			0,05			0,10		
Número de óvulos / Masa corporal	145			261			76		
Porcentaje ovárico de la masa corporal	23%			12,5%			6%		
Tamaño pos metamórfico	8 mm			6 mm			8 mm		
Tamaño reproductivo mínimo (mm)	M: 30	H: 35		M: 21	H: 24		M: 22	H: 25	

Tabla 1. Resumen comparativo de variables morfológicas y características de historia de vida para las tres especies tratadas. M= machos; H= hembras.

E. bicolor se obtuvo un valor de (261) seguida por *B. fernandezae* con (145) y *L. latinasus* (76) que presentó una menor cantidad de óvulos por gramo de masa corporal.

El tamaño mínimo reproductivo para *B. fernandezae* fue de 30 mm para los machos y 35 mm para las hembras, teniendo como expectativa de tamaño máximo los 61 mm y 67 mm respectivamente. En las otras dos especies el tamaño reproductivo mínimo es de 20 mm a 25 mm, pero sus expectativas de tamaño máximo son en *E. bicolor* de 31 mm en hembras y 38 mm en machos y en *L. latinasus* la expectativa de tamaño máximo es de 31,7 mm y 34 mm respectivamente. *B. fernandezae* adquiere su madurez sexual a la mitad de su tamaño corporal máximo, las otras dos especies alcanzan su madurez sexual a un tamaño relativamente mayor.

Variación de grupos de talla. —

Para las tres especies se consideraron cinco grupos de talla agrupados por bimestre y se adecuaron los rangos de cada categoría según los tamaños mínimos para cada especie. El tamaño pos-metamórfico de las tres especies fue similar y osciló entre los 6 mm a 8 mm.

En el análisis de grupos de talla para *B. fernandezae* se consideró como primer grupo a partir de los individuos que alcanzaron los 15 mm. En cuanto a *E. bicolor*, como no se reproduce cerca del sitio de estudio, nunca fueron capturados en el sitio individuos menores a los 18 mm. En el caso de *L. latinasus* el individuo más pequeño colectado en el sitio medía 12 mm.

El reclutamiento de la nueva cohorte de individuos de 15 mm a 30,9 mm de *B. fernandezae* (Figura 5) se produjo en octubre de 1998 y representaron el 42% de la muestra, mientras que durante la primavera de 1999 esta cohorte apareció más tarde, a partir del mes de diciembre representando el 54% de la muestra. Durante este mismo bimestre se colectaron a fines de diciembre 735

individuos que medían 7 mm. En el bimestre febrero-marzo la cohorte de 15-30,9 mm representó el 78% de la muestra y se registraron bajas capturas de los adultos. Sólo en el bimestre abril-mayo la cohorte de adultos jóvenes de 32-40,9 mm fue del 48%.

Elachistocleis bicolor también mostró deferencias en el período de reclutamiento para las dos temporadas. Durante la primavera de 1999 el 32% de la muestra estuvo constituida por individuos de 18 a 22,9 mm, mientras que la aparición de la nueva cohorte en la segunda temporada se retrasó hasta febrero-marzo de 2000, de manera similar a lo observado para *B. fernandezae*.

Las tasas menores de reclutamiento se observaron en *L. latinasus*, durante el bimestre diciembre-enero del primer período. Esta cohorte de 12-17,9 mm representó el 30% de la muestra, en febrero-marzo el 11%, y durante el segundo período el reclutamiento fue relativamente menor representando el 9% de la muestra.

Para comparar la distribución de los grupos de talla en los bimestres, se ejecutó una ANOVA tomando los bimestres como factor y los LHC como variable. El resultado para *B. fernandezae* fue: ($F_{(7,415)} = 108,61$; $p < 0,001$), siendo los bimestres octubre-noviembre para la primera temporada y febrero-marzo y abril-mayo para la segunda temporada significativamente diferentes. En *E. bicolor*, octubre-noviembre y diciembre-enero de la primera temporada y febrero-marzo y abril-mayo de la segunda fueron significativamente diferentes, ($F_{(7,455)} = 8,83$; $p < 0,001$). El bimestre de diciembre-enero fue significativamente diferente para *L. latinasus* durante ambas temporadas, ($F_{(7,335)} = 15,49$; $p < 0,001$). En la mayoría de los casos las diferencias se debieron a la influencia de los nuevos individuos reclutados.

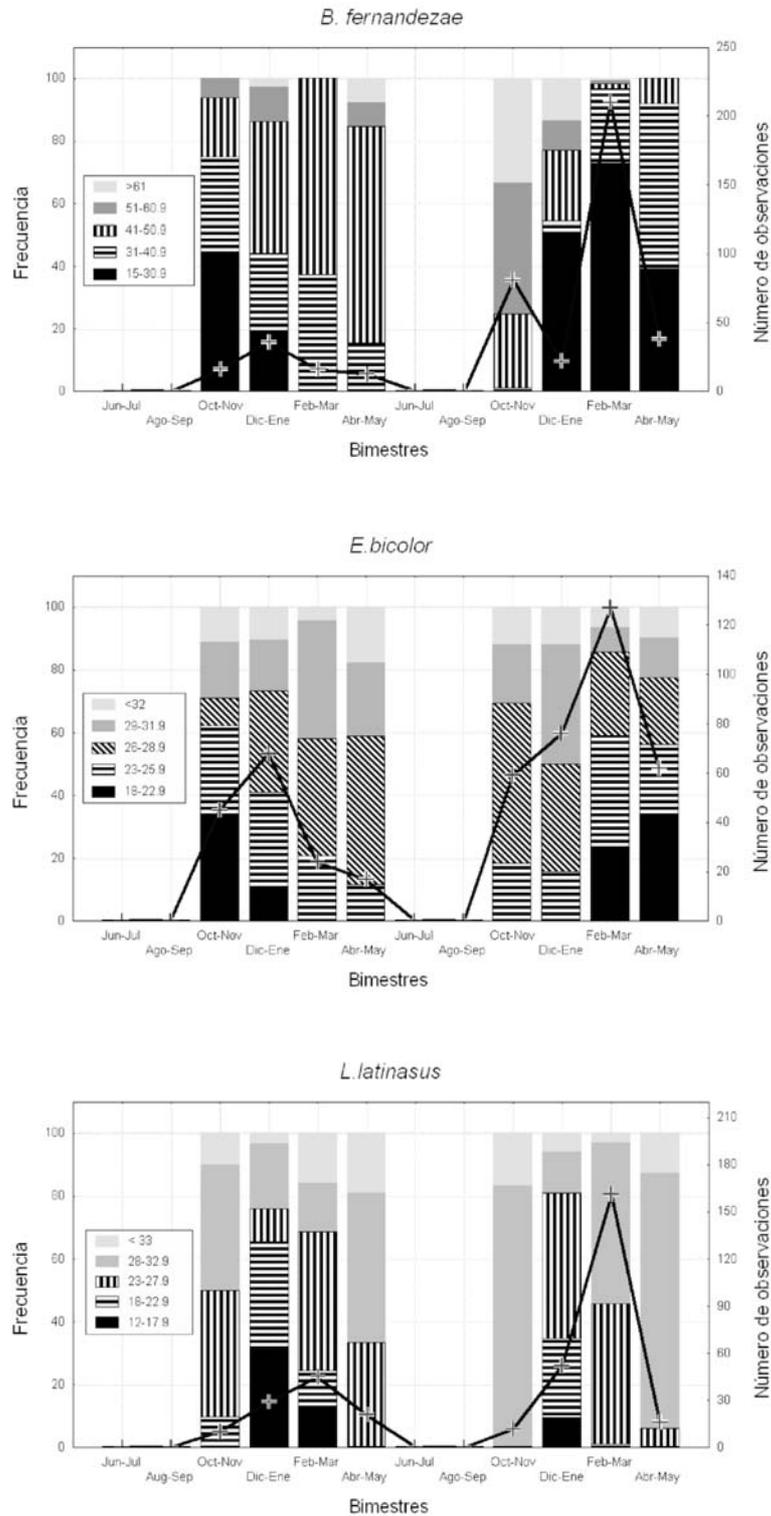


Figura 5. Distribución bimestral de las clases etáreas. Cada columna representa un bimestre, cada sector la proporción de una clase etárea. La línea de puntos representa el número de observaciones.

DISCUSIÓN

Las variaciones de los ciclos biológicos y parámetros de historia de vida pueden ser causadas por causas genéticas y no-genéticas (Dunham *et al.*, 1988). Las variaciones no genéticas se producen como respuesta a las condiciones ambientales locales que alteran las estrategias reproductivas de las poblaciones. Los efectos ambientales sobre las características reproductivas son superados por los limitantes filogenéticos de cada taxón (Ballinger, 1977), y también los modos tróficos y la utilización de microhábitats específicos tienen efectos más determinantes que los parámetros climáticos (Vitt, 1981).

Un problema que se presenta al comparar respuestas reproductivas de distintas especies o poblaciones, es poder determinar cuáles respuestas son debidas a los limitantes filogenéticos y cuáles se deben a los efectos ambientales sobre las respuestas fenotípicas. El estudio de especies sintópticas permite descartar la influencia de los parámetros climáticos sobre las respuestas reproductivas.

La población de *B. fernandezae* de Alto Alegre, se caracterizó por presentar durante el período de muestreo indicios de vitelogénesis a partir de octubre, y presentaron óvulos maduros durante la primavera y el verano. Resultados semejantes fueron hallados por Gallardo (1974) quien indica que en la provincia de Buenos Aires, la reproducción de *B. fernandezae* coincide con lluvias torrenciales ocasionales de primavera-verano.

De las especies estudiadas en un ensamble del chaco salteño por Perotti (1994), esta autora reconoce a *B. granulatus* como reproductor oportunista porque aparecen con las primeras lluvias de la temporada, y como reproductor prolongado porque la actividad reproductiva excede un mes de duración. Estas observaciones coinciden con nuestros datos de *B. fernandezae*, especie filogenéticamente cercana a *B. granulatus*.

En *B. fernandezae* nosotros tampoco

encontramos diferencias temporales significativas de los volúmenes testiculares, y podemos interpretar que esta situación se debe a que durante todo el período de actividad los testículos están activos y potencialmente preparados para la reproducción, cuando se den las condiciones climáticas apropiadas.

La oviposición en *B. fernandezae* comienza en octubre y los juveniles se incorporaron en diciembre y enero, aproximadamente un mes después de la puesta. Según Perotti (1994) los mayores valores de captura de juveniles se observan en diciembre, enero y febrero para *B. granulatus*.

En los trabajos antes mencionados en *B. fernandezae*, se indicó que mientras más grande fuera una hembra más pesada será su masa ovárica. Además se esperará que mientras más pesado es el individuo mayor sea el número de huevos que depositará.

Según Perotti (1994), las especies de hábitos acuáticos presentaron mayor número de huevos y huevos de menor tamaño, que las especies con hábitos terrestres. La misma tendencia se refleja en la relación entre el tamaño y masa del animal y peso del ovario.

Sin embargo Crump (1974) observó que sólo once de las cuarenta y un especies estudiadas por ella, mostraron una correlación positiva. Basso (1990) no encontró en *B. fernandezae* relación significativa entre tamaño y fecundidad, en contraposición a lo observado por nosotros en nuestro estudio, donde esta relación resultó positiva.

La actividad reproductiva de *E. bicolor* se concentró en los meses de primavera-verano, (octubre-marzo). Langone (1994) comenta al respecto que el período reproductivo de *E. ovalis* en Uruguay se produce de octubre a febrero y siempre luego de grandes precipitaciones.

Duellman y Trueb (1994), ubica a algunos grupos de microhílicos en el modo reproductivo más primitivo y filogenéticamente más difundido; este modo reproductivo se define como especies

que depositan los huevos en el agua y los renacuajos se desarrollan en un ambiente acuático léntico. Perotti (1994), al estudiar una comunidad de anfibios en el chaco ubica a *E. bicolor* dentro del mencionado modo.

Según Perotti (1997), las especies de hábitos acuáticos presentaron mayor número de huevos y huevos de menor tamaño, que las especies con hábitos terrestres. La tendencia observada en *E. bicolor* es que las hembras de mayor tamaño presentan una postura más grande, es decir mayor número de huevos y masas ováricas más pesadas.

El análisis cualitativo del estado del ovario en las hembras de *E. bicolor* revela la presencia de hembras con óvulos maduros durante la mayoría de los meses de actividad.

En los meses de noviembre a enero la totalidad de las hembras colectadas presentaban óvulos a término. La presencia prolongada de óvulos maduros sugiere varias explicaciones. Las hembras de *E. bicolor* probablemente oviponen varias veces durante la temporada reproductiva, pero también es posible de que se trate de especies oportunistas que siempre están listas para oviponer en un ambiente donde la presencia de agua es impredecible.

En *L. latinasus* el período reproductivo comenzó a principios de la primavera y se prolongó hasta finales del verano. Estos resultados concuerdan con los hallados por Basso (1990), que encontró que *L. latinasus* tiene un período reproductivo coincidente con la ocurrencia de lluvias escalonadas (no necesariamente intensas) de primavera-verano.

Las hembras de *L. latinasus* estuvieron listas para reproducirse a partir de octubre. Las hembras vitelogénicas, se observaron en casi todo el período activo pero en bajas proporciones. Estos resultados sugieren que estas hembras retienen poco tiempo los óvulos maduros en sus ovarios. *Leptodactylus latinasus* es una especie que, por sus características biológicas y etológicas, no es muy de-

pendiente del agua. Gallardo y V. de Olmedo (1992) la describen como una especie poco tolerante al agua, cavícola y, a diferencia de muchos anuros, el amplexo ocurre dentro de la cueva donde dejan el nido de espuma con los huevos fecundados, y requieren de una lluvia para que inunde las cuevas y los renacuajos puedan ser arrastrados hasta un cuerpo de agua para completar su metamorfosis.

Peralta de Almeida Prado *et al.* (2000) encontraron que las hembras reproductivas de *L. chaquensis* y de *L. podicipinus* de mayor tamaño, invierten más energía en la producción de ovocitos que las de menor tamaño; el esfuerzo reproductivo aumenta con el tamaño de la hembra; Martins (1988) encontró lo mismo para *L. fuscus*.

Dentro de cada modo reproductivo, se ha visto que cuando se incrementa el tamaño corporal de la hembra adulta, se incrementa el número de ovocitos maduros producidos. Sin embargo, en *L. latinasus*, según nuestros datos, no fue registrada una relación significativa entre el tamaño de las hembras y el número de ovocitos maduros.

Los anuros de zonas templadas, manifiestan variaciones anuales en el tamaño de los cuerpos grasos, que además se correlacionan con el estado funcional de las gónadas (Tsiora y Kyriakopoulou-Sklavounou, 2002). Como en otros anuros de regiones templadas, en la población de *L. latinasus* y *E. bicolor* se observaron variaciones estacionales en el tamaño de los cuerpos grasos, tanto en machos como en las hembras, mientras que en *B. fernandezae* las variaciones fueron menos evidentes. La energía almacenada en los cuerpos grasos es utilizada durante el período reproductivo para el crecimiento de testículos y ovarios. Entre las tres especies estudiadas no se observaron diferencias significativas en los ciclos gonadales y a excepción de *L. latinasus*, que en todos los meses de actividad presentó pocos individuos con óvulos maduros, en las otras dos especies restantes

la mayoría de los ejemplares estudiados tuvieron óvulos maduros durante todo el período activo.

En cuanto a las relaciones entre la masa corporal y el número de óvulos se destaca que *E. bicolor* posee la tasa más alta, presentando un índice doble al de *B. fernandezae* y cuatro veces el de *L. latinasus*. Al considerar que *E. bicolor* es la especie de menor masa se deduce que los óvulos son muy pequeños, como lo indica el cociente entre la masa ovárica y el número de óvulos.

Al calcular la proporción que representa la masa ovárica de la masa corporal, se observa que *L. latinasus* invierte una porción relativamente menor de su masa corporal en reproducción, comparada con la inversión intermedia de *E. bicolor* y la inversión alta de *B. fernandezae* que invierte un cuarto de su masa en aspectos reproductivos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subsidiado por la Secretaría de Ciencia y Técnica de La Universidad Nacional de Río Cuarto.

Agradecemos la colaboración en las tareas de campaña a Rafael y Fernando Gallego y a Arturo Kehr por sus comentarios y recomendaciones sobre una versión previa de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ARRAYAGO, M. J. & A. BEA. 1986. El ciclo sexual de *Rana temporaria* L. en el País Vasco Atlántico. *Revista Española de Herpetología* 1: 30-55.
- BALLINGER, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 59: 628-635.
- BASSO, N. G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. *Cuad. herpetol.* Serie Monografías N° 1. 70 pp.
- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano*. Firenze. 609 pp.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive Strategies in a Tropical Anuran Community. *Miscellaneous Publications* N° 61. The University of Kansas. 67 pp.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB. 1994. Biology of Amphibians. The Johns Hopkins University Press. 670 pp.
- DUNHAM, A. E. 1981. Populations in a fluctuating environment: The comparative population ecology of the Iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Mis. Pub. Univ. of Michigan* 158: 1-61
- DUNHAM, A. E.; D. B. MILIS & D. N. REZNICK. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. En: CARL GANS (Ed.) *Biology of reptiles*. Vol. 16.
- DONNELLY, M. A. 1999. Reproductive Phenology of *Eleutherodactylus bransfordii* in Northeastern Costa Rica. *J. Herpetol.* 33: 624-631.
- FEDER, M. E. & W. W. BURGGREN. 1992. Environmental Physiology of the Amphibians. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- FROST, D. R. 2004. Amphibian Species of the world: an Online Reference. Version 3.0 (22 August, 2004) Electronic data base accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, U.S.A.
- GALLARDO, J. M. 1964. *Leptodactylus prognathus* (Boul.) y *L. mystacinus* (Burm.) con sus respectivas especies aliadas. *Revista del Museo Arg. de Cs. Nat. «Bernardino Rivadavia» Cs. Zool.* IX 5: 91-121.
- GALLARDO, J. M. 1974. Anfíbios de los alrededores de Buenos Aires. Edit. Eudeba. 231 pp.
- GALLARDO, J. M. & E. VARELA DE OLMEDO. 1992. Anfíbios de la República Argentina: Ecología y comportamiento. *Fauna de agua dulce de la República Argentina* 41 (1): 116.

- GALLEGO, F. L. & C. ROZZI GIMÉNEZ. 1998. Hallazgo de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae) en la provincia del espinal. *Cuad. herpetol.* 12: 49.
- HEYER, W. R. 1978. Systematics of the fuscus group of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Natural History Museum of Los Angeles County. Science Bulletin* 29.
- HEYER, W. R.; M. A. DONNELLY; R. W. MC DIARMID; L. C. HAYECK & M. S. FOSTER. 1994. Measuring and Monitoring biological diversity standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press Washington and London.
- KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P. & N. LOUMBOURDIS. 1990. Annual Ovarian Cycle in the frog, *Rana ridibunda*, in Northern Greece. *J. Herpetol.* 24: 185-191.
- KURAMOTO, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution* 32: 386-287.
- LANGONE, J. A. 1994. Ranas y sapos de Uruguay. Museo Damaso Antonio Larrañaga. Nº 5, Serie de divulgación.
- LUTTI, R.; M. A. BERTRÁN DE SOLÍS; M. F. GALERA; N. MULLER DE FERREIRA; M. BERZAL; M. NORES; M. A. HERRERA & J. C. BARRERA. 1979. Vegetación. En: Geografía Física de la provincia de Córdoba (J. B. Vásquez; R. A. Miatello; M. E. Roqué, dir.): 297-368. *Bol. de Buenos Aires.*
- MARTINS, M. 1988. Biología reproductiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). *Rev. Brasil. Biol.* 48: 969-977.
- PERALTA DE ALMEIDA PRADO, C. & M. UETANABARO. 2000. Reproductive biology of *Lysapsus limellus* Cope, 1862 (Anura, Pseudidae) in the Pantanal, Brazil. *Zoocriaderos* 3: 25-30.
- PERALTA DE ALMEIDA PRADO, C.; M. UETANABARO & F. S. LOPES. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brasil. *J. Herpetol.* 34: 135-139.
- PEROTTI, M. G. 1994. Aportes preliminares sobre la reproducción en una comunidad de anuros chaqueños, en Argentina. *Cuad. herpetol.* 8: 39-50.
- PEROTTI, M. G. 1997. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas en un ensamble de anuros del chaco semiárido, Salta, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 277-288.
- RAMÍREZ BAUTISTA, A. & L. J. VITT. 1998. Reproductive cycle and Brood size of *Eumeces inyx* from Pinal de Amoles, Queretero, México. *J. Herpetol.* 32: 18-24.
- TOWNSEND, D. S. & M. STEWART. 1994. Reproductive Ecology of the Puerto Rican Frog *Eleutherodactylus coqui*. *J. Herpetol.* 28: 34-40.
- TSIORA, A. & P. KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU. 2002. Female reproductive cycle of the water frog *Rana epirotica* in Northwestern Greece. *Amphibia-Reptilia* 23: 269-280.
- VAN SLUYS M.; C. F. D. ROCHA & M. B. SOUZA. 2001. Diet, Reproduction, and Density of the Leptodactylid Litter Frog *Zachaenus parvulus* in an Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. *J. Herpetol.* 35: 322-325.
- VITT, L. J. & R. D. OHMART. 1975. Ecology, reproduction and reproductive effort of the iguanid lizard *Urosaurus graciosus* on the Lower Colorado River. *Herpetologica* 31: 56-65.
- VITT, J. L. 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist* 117: 506-514.