

Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros del Chaco semiárido, Salta, Argentina

Reproductive modes and quantitative reproductive parameters of an anuran
assemblage from the semiarid Chaco, Salta, Argentina

MARIA GABRIELA PEROTTI

Instituto de Herpetología-CONICET, Fundación Miguel Lillo,
Miguel Lillo 251, 4000-Tucumán, ARGENTINA
E-mail: postmaster@cruzp.unt.edu.ar

RESUMEN

Se estudió la reproducción en un ensamble de anuros del Chaco semiárido de Argentina. En el ensamble compuesto por 22 especies se observaron cuatro modos de reproducción diferentes. El 50 % de las especies presentó el modo más generalizado en su reproducción con larvas y huevos acuáticos (modo 1), mientras que en el resto de las especies los modos reproductivos fueron con características más relacionadas a la vida terrestre. Del análisis de las variables reproductivas en 21 de las 22 especies se observó una correlación positiva entre el tamaño de las hembras y tamaño de los huevos, tamaño de las hembras y número de huevos maduros y una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los huevos; las especies con hábitos más terrestres presentan un menor número de huevos, respecto de las de hábitos acuáticos. Los resultados fueron analizados en su conjunto por un método multivariado, obteniendo agrupamientos coincidentes con los análisis de correlación. En la comparación con ambientes similares este sitio de estudio presentó una mayor proporción de especies en modos más terrestres en su reproducción.

Palabras clave: anuros, modos reproductivos, bosque semiárido, Argentina.

ABSTRACT

Reproduction in an assemblage of anurans from the semiarid Chaco in Argentina was studied. Twenty-two species were found in which four different reproductive modes were observed. Mode 1 was more frequent (50%) than the other modes of the species. The rest of the species showed a reproductive mode more related to terrestrial life. An analysis of the reproductive variables for 21 of the 22 species showed a positive correlation between female size and egg size, and between female size and number of mature eggs. However, a negative correlation was found between clutch size and egg size. Species with terrestrial habits had fewer eggs than did species with aquatic habits. Results were analyzed using a multivariate method, obtaining clusters that were congruent with data from the correlation analyses. Comparing similar habitats, this study site has a higher proportion of species with terrestrial habits with respect to their reproduction mode.

Key words: Anurans, reproductive modes, semiarid forest, Argentina.

INTRODUCCION

Dentro de los vertebrados, los anfibios representan el grupo con mayor diversidad de modos reproductivos (Duellman 1985). Se entiende por modo reproductivo a la combinación de factores que tienen que ver con la oviposición y el desarrollo, como el sitio de oviposición, características de los huevos y las puestas y duración del desarrollo (Salthe & Duellman 1973).

En cada uno de los tres órdenes de anfibios se observan ciertas características en sus modos de reproducción que marcan tendencias relacionadas a la vida terrestre. Una gran variedad de estas tendencias se da especialmente en los anuros. Observándose desde huevos y larvas acuáticos, hasta huevos y larvas totalmente independizados del medio acuático, pasando por variadas formas como los nidos de espuma, nidos sobre la vegetación o contruidos en el barro, in-

cluyendo en algunos casos cierto cuidado parental (información más detallada en Duellman & Trueb 1986).

Existe una cantidad de estudios respecto de los modos reproductivos de anfibios: Van Dijk (1971) en Sudáfrica; Watson & Martin (1973) en Australia; Crump (1974) en la Amazonia ecuatoriana; Brown & Alcalá (1968) en Filipinas; Basso (1990) en bosque en galería en Argentina; Cardoso & Haddad (1991) en Brasil, entre otros.

Lamotte & Lescure (1977) resumen gran información de las estrategias reproductivas en anuros y Höld (1990) compara resultados obtenidos en varios sitios de la región amazónica.

Los estudios realizados en este sentido en zonas áridas y semiáridas son escasos, especialmente en la región del Chaco semiárido (Cabrera & Willink 1980). En general la información disponible para este ambiente se remite a listas de especies comentadas (Cei 1955, Gallardo 1979, Lavilla & Scrocchi 1991), estudios sistemáticos y zoogeográficos (Cei 1950, 1980, 1985, Gallardo 1958, 1961, 1966) y aspectos de la biología de algunas especies (Cei 1949a, 1949b, Gallardo 1963, Scrocchi & Lavilla 1990, Lavilla & Scrocchi 1990), pero no existe información concerniente al estudio de un ensamble de anuros en un sitio determinado.

El propósito del presente trabajo es: 1) aportar datos sobre la biología reproductiva y modos reproductivos de un ensamble de anuros de una localidad ubicada en el Chaco semiárido de Argentina, 2) probar tendencias generales propuestas en la literatura (Salthe & Duellman 1973) sobre las relaciones entre los parámetros reproductivos cuantitativos tanto inter como intraespecíficamente, y 3) comparar los resultados con otros estudios.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada en el Departamento de Anta, Provincia de Salta, Argentina, dentro del Distrito Occidental de la Región Chaqueña (Cabrera & Willink 1980) y comprende las siguientes localidades: Finca San Javier, 8 km al S de J.V. González; Finca Pozo Largo, ubicada a 8 km al S de la

localidad de J.V. González y a 12 km al E de Finca San Javier, y tres sitios de colecta nocturna, uno sobre la Ruta Nacional 16 (10 km al S de J.V. González) y dos sobre la Ruta Provincial 30 (uno 7.5 km al E del cruce entre la Ruta 16 y la Ruta 30, y el otro a 15 km de dicho cruce) (Fig.1). Este ambiente está caracterizado por un régimen de lluvias fuertemente estacional, con más del 80% de las precipitaciones concentradas entre octubre y marzo (Bucher 1980), observándose la mayor actividad de anuros durante este período (Fig. 2).

El tipo de vegetación predominante es el bosque xerófilo caducifolio, con estrato herbáceo de gramíneas y numerosas cactáceas. Las especies arbóreas más características son el quebracho colorado (*Schinopsis quebracho-colorado*), en general asociado con quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) y algarrobales compuestos por varias especies (*Prosopis alba*, *P. nigra*, *P. eleta*, *P. torquata*).

MATERIALES Y METODOS

El período de estudio tomó los meses de enero a mayo de 1988 y entre octubre de 1988 y octubre de 1989. Las capturas fueron realizadas a mano durante salidas nocturnas y con trampas de tipo cerco-pozo (Campbell & Christman 1982, Bury & Corn 1987).

El material recolectado fue fijado en el campo con formol al 10% y luego pasado a alcohol 70%. Todos los ejemplares fueron determinados y se siguió la nomenclatura presentada por Frost (1985). Los especímenes examinados pertenecen a la colección del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo bajo los acrónimos FML (Fundación Miguel Lillo) y PT (Proyecto Tupinambis) incluido en la colección de la Fundación Miguel Lillo (Apéndice 1).

La medición de las variables reproductivas cuantitativas se realizó sobre ejemplares fijados. En las hembras la madurez sexual se determinó por el estado de sus gónadas.

La determinación de la fecundidad se basó en el número de óvulos maduros presentes en el ovario (complemento ovárico) (Crump 1974). El criterio que se utilizó

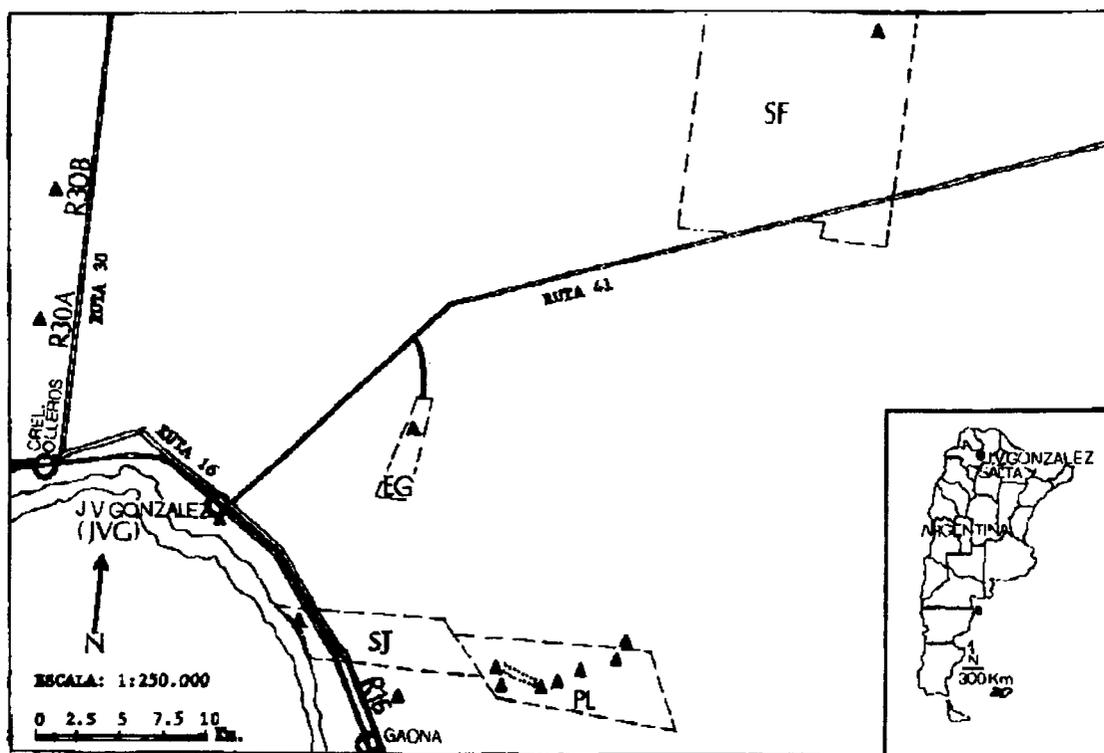


Fig. 1: Ubicación geográfica del área de estudio en la que se señalan las localidades muestreadas (▲): PL, Finca Pozo Largo; SJ, Finca San Javier; SF, Salta Forestal; EG, Finca El Guayacán; R16, sobre Ruta Nacional 16; R30A y R30B, dos localidades sobre Ruta Pcial. 30.

Geographic location of the study site, indicating localities sampled with (▲): PL, Pozo Largo Ranch; SJ, San Javier Ranch; SF, Salta Forestal; EG, El Guayacán Ranch; R16, on National Route 16; R30A y R30B, two localities on Provincial Route 30.

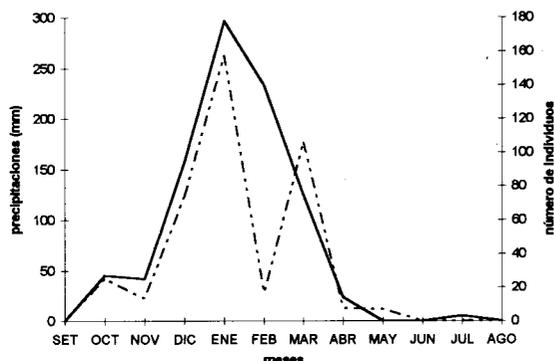


Fig. 2: Promedios mensuales de precipitaciones correspondientes al período 1988-1989. (Según datos de Bianchi y Yañez, 1992) (—) e individuos capturados mediante trampas cerco-pozo (.....) en la zona estudiada.

Monthly means for precipitation, corresponding to the period 1988-1989 (dotted line), data from Bianchi & Yañez (1992). Number of individuals captured with pit-fall traps (solid line), in the study site.

para definir a los óvulos maduros, en aquellas especies que presentan huevos pigmentados, fue el grado de pigmentación; mientras en las especies con los óvulos no pigmentados se consideró el grado de madurez sexual en relación al volumen de vitelo.

Se utilizó el método de Kuramoto (1978) como medida del esfuerzo reproductivo de las hembras de las especies estudiadas. Para ello se analizaron las relaciones entre el peso del ovario y el peso del individuo, utilizando una balanza de precisión (0,01g). El diámetro de los óvulos se midió con un microscopio binocular con escala vernier de precisión de 0,01 mm, considerando el diámetro mayor. Los individuos maduros fueron medidos en su largo hoci-co-cloaca (LHC) con calibre de escala vernier con precisión 0,02 mm.

Para relacionar la fecundidad y el tamaño de los óvulos con el tamaño del cuerpo se utilizó el índice FTO (Factor de Tamaño Ovárico) de Duellman & Crump (1974).

Para la determinación de los modos reproductivos se siguió la clasificación de Duellman & Trueb (1986), a través de la cual se reconocieron 4 modos de reproducción, Modo 1: Huevos depositados en el agua, con renacuajos que se desarrollan en ambiente acuático léntico, 11 especies: *Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis bicolor*, *Bufo paracnemis*, *B. granulosus*, *Ceratophrys cranwelli*, *Lepidobatrachus laevis*, *L. llanensis*, *Odontophrynus lavillai*, *Scinax fuscovaria*, *S. nasica*, *Phrynohyas venulosa*; Modo 2: Huevos en nidos de espuma sobre el agua, con renacuajos que se desarrollan en ambiente acuático léntico, 4 especies: *Physalaemus biligonigerus*, *P. cuqui*, *Pleurodema tucumana*, *Leptodactylus chaquensis*; Modo 3: Huevos en nidos construidos sobre vegetación, ya sea sobre árboles ubicados en la orilla de cuerpos de agua o vegetación semisumergida, con renacuajos que eclosionan en esos nidos, caen y completan su desarrollo en ambientes acuáticos lénticos, 2 especies: *Phyllomedusa hypocondrialis*, *P. sauvagii*; Modo 4: Huevos terrestres, en nidos de espuma inundables construidos dentro de cuevas cercanas a cuerpos de agua, con renacuajos que eclosionan en esas cuevas y luego de una lluvia e inundación, desbordan y completan su desarrollo en ambientes acuáticos lénticos, 4 especies: *Leptodactylus bufonius*, *L. cf. mystacinus*, *L. latinasus*, *L. laticeps*, *L. fuscus*.

En general las variables reproductivas analizadas fueron transformadas a su logaritmo natural para reducir la curvilinealidad y minimizar la dispersión de los datos. Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (Zar 1984). Dichas variables fueron analizadas reagrupando los modos reproductivos observados en dos categorías de acuerdo a los hábitos reproductivos: acuáticos y no acuáticos. Para analizar las diferencias en el número de huevos entre los modos reproductivos se realizó un ANCOVA (Sokal & Rohlf 1979), utilizando como covariable el largo hocico-cloaca (LHC).

Se efectuó un examen multivariado de manera de analizar todas las variables reproductivas observadas en su conjunto. Los valores que conformaron la matriz básica de datos fueron estandarizados; se les aplicó el cálculo del coeficiente de "Distancia Taxonómica" (ya que posee datos mixtos) para cada par posible de caracteres. De la matriz de similitud por distancia obtenida se realizó el análisis de agrupamientos utilizando la técnica de Ligamiento Promedio no Ponderado (UPGMA), del que se obtuvo el fenograma (Crisci & Lopez-Armengol 1984). Fueron utilizados 6 caracteres cualitativos y 4 cuantitativos en la matriz básica de datos: 1) Modo de reproducción: 0. modo 1; 1. modo 2; 2. modo 3; 3. modo 4. 2) Pigmentación de los óvulos: 0. pigmentados; 1. no pigmentados. 3) Fecundidad: 0. 0-500 huevos; 1. 501-1.000 huevos; 2. 1.001-5.000 huevos; 3. 5.001-10.000 huevos; 4. más de 10.000 huevos. 4) Dimorfismo sexual: 0. machos más grandes; 1. hembras más grandes; 2. machos y hembras iguales. 5) Peso de la puesta como porcentaje del peso total del individuo: 0. peso de la puesta pequeño relativo al peso del individuo (menor que el 50%); 1. peso de la puesta grande relativo al peso del individuo (mayor que el 50%). 6) Inicio de la actividad reproductiva: 0. reproductores tempranos (al principio de la estación lluviosa); 1. reproductores tardíos (mitad y fin de la estación lluviosa). 7) Período en que permanecen en actividad reproductiva (se sigue la clasificación de Wells 1977) 0. reproductores explosivos; 1. reproductores prolongados. 8) Diámetro de los huevos. 9-) Largo hocico-cloaca. 10) Hábitos reproductivos: 0. acuáticos; 1. no acuáticos.

RESULTADOS

Composición de especies y modos reproductivos

Durante el período de estudio fueron observadas 22 especies de anuros, pertenecientes a 4 familias: Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae y Microhylidae (Tabla 1).

Las especies observadas presentaron cuatro modos reproductivos diferentes incluidos

TABLA 1

Modos reproductivos que presentan las 22 especies de anuros encontradas en la localidad de J.V. González, Salta, Argentina. (* especie no observada en este estudio, por las referencias bibliográficas (ver Gallardo & Olmedo 1992), probablemente presente el modo reproductivo que le asignamos; ver texto para la descripción de los modos reproductivos).

Reproductive modes found in 22 species of the study site, J.V. González, Salta, Argentina. (* species not observed at this study site, and to which Gallardo & Olmedo 1992, assigned this reproductive mode; see text for description of reproductive modes).

Especies	Modo 1	Modo 2	Modo 3	Modo 4
<i>Bufo granulosus</i>	x			
<i>B. paracnemis</i>	x			
<i>Dermatonotus muelleri</i>	x			
<i>Elachistocleis bicolor</i>	x			
<i>Ceratophrys cranwelli</i>	x			
<i>Lepidobatrachus laevis</i>	x			
<i>L. llanensis</i>	x			
<i>Odontophrynus lavillai</i>	x			
<i>Phrynohyas venulosa</i>	x			
<i>Scinax fuscovaria</i>	x			
<i>S. nasica</i>	x			
<i>L. chaquensis</i>		x		
<i>Physalaemus biligonigerus</i>		x		
<i>P. cuqui</i>		x		
<i>Pleurodema tucumana</i>		x		
<i>Phyllomedusa hypochondrialis</i>			x	
<i>P. sauvagii</i>			x	
<i>L. bufonius</i>				x
<i>L. fuscus</i>				x
<i>L. laticeps*</i>				x
<i>L. latinasus</i>				x
<i>L. cf. mystacinus</i>				x

en los descritos por Duellman & Trueb (1986), observándose un 50% de las especies con el modo 1, el más generalizado (huevos y larvas acuáticos), mientras que el resto de las especies presentan conductas más especiales que involucran comportamientos más terrestres y se incluyen en los modos 2, 3 y 4.

Parámetros reproductivos cuantitativos

Las variables reproductivas cuantitativas fueron analizadas para 19 de las 22 especies, con las que se contó con hembras reproductivamente maduras. Se observa que a mayor tamaño corporal (LHC), mayor es la fecundidad (número de óvulos maduros) en las especies con hábitos más terrestres ($r= 0,50$; $P<0,01$; $n= 24$), mientras que dicha tendencia no es significativa para las especies de hábitos más acuáticos ($r= 0,23$; $P>0,1$; $n= 44$) (Fig. 3). Los mayores valores de FTO (Tabla 2) los presentaron las siguientes especies: *P. biligonigerus* (120.08), *L. cha-*

quensis (116.96), *D. muelleri* (109.68), *O. lavillai* (105.56), *P. venulosa* (101.33), *S. fuscovaria* (95.14) y *B. granulosus* (75.20),

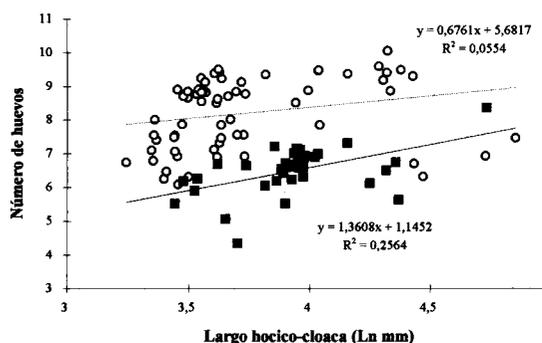


Fig. 3: Relación tamaño-fecundidad en las 21 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (○ Acuáticos = depositan sus huevos directamente en el agua, ■ No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

Size-fecundity relationship in 21 species, taking into account their reproductive habits (○ Aquatic= they lay their eggs directly in the water, ■ Non aquatic= they lay their eggs into nests or in caves out of water).

TABLA 2

VARIABLES reproductivas correspondientes a 21 de las 22 especies en las que encontraron hembras maduras. \bar{x} LHC= promedio del largo hocico-cloaca en mm; \bar{x} #H= promedio del número de huevos; \bar{x} dH= promedio del diámetro de huevos en mm; FTO= factor de tamaño ovárico.

Reproductive variables corresponding to 21 out of 22 species studied, were mature females were found \bar{x} LHC= mean snout-vent length in mm, \bar{x} #H= mean number of eggs, \bar{x} dH= mean egg diameter in mm, FTO= ovary size factor.

Especie	N	\bar{x} LHC	\bar{x} #H	\bar{x} dH	FTO
<i>B. granulosus</i>	7	54,20	7784	0,52	75,20
<i>D. muelleri</i>	2	74,15	10991	0,74	109,68
<i>E. bicolor</i>	1	33,10	550	0,67	11,13
<i>C. cranwelli</i>	1	158,00	3696	1,12	26,19
<i>L. laevis</i>	2	120,50	1374	1,42	16,19
<i>L. llanensis</i>	2	85,55	684	1,93	15,43
<i>O. lavillai</i>	1	72,30	14720	0,52	105,56
<i>P. venulosa</i>	1	83,20	10985	0,77	101,33
<i>S. fuscovaria</i>	1	33,00	6900	0,46	95,14
<i>S. nasica</i>	8	29,10	1584	0,49	26,88
<i>L. chaquensis</i>	3	76,40	14649	0,61	116,96
<i>P. biligonigerus</i>	11	38,15	9574	0,48	120,08
<i>P. cuqui</i>	5	30,68	822	0,43	11,52
<i>P. tucumana</i>	6	38,55	1393	0,67	24,21
<i>P. hypocondrialis</i>	3	40,30	333	0,83	6,88
<i>P. sauvagii</i>	3	77,10	595	1,75	13,50
<i>L. bufonius</i>	9	50,80	955	0,84	15,81
<i>L. fuscus</i>	1	49,30	251	1,36	6,92
<i>L. laticeps</i>	1	113,40	4256	1,30	48,79
<i>L. latinasus</i>	5	33,80	481	0,62	8,87
<i>L. cf. mystacinus</i>	1	63,60	1475	0,78	18,16

TABLA 3

Comparación de las proporciones de modos reproductivos entre los tres ambientes estudiados por Duellman (1982) (1) y este sitio de estudio (2).

Comparison of proportions of reproductive modes between three study sites, data from Duellman (1982) (1) and this study site (2).

Modo reproductivo	Sabana (1)	Bosques lluviosos bajo (1)	Bosques lluviosos de montaña (1)	Bosques semiáridos (2)
Huevos y larvas acuáticos	58,3	40,8	11,9	50,0
Huevos en nidos de espuma	37,5	8,0	1,1	18,2
Huevos en nidos terrestres o arborícolas	4,2	51,2	87,0	31,8

el resto de las especies presentaron valores inferiores a 50.0. Estos altos valores de FTO están relacionados a una mayor fecundidad y huevos de pequeño tamaño, siendo el tamaño de los individuos variable. Estas especies presentan el modo 1 de reproducción, excepto *P. biligonigerus* y *L. chaquensis* que presentan el modo 2 de reproducción (Tabla 1).

Las especies con hábitos más terrestres presentan un menor número de huevos respecto de las de hábitos acuáticos (ANCOVA

$F_{(1,63)} = 35,40$; $P < 0,00001$, $T_{(\text{intercepto})} = 1,89$; $P < 0,061$; $T_{(\text{pendiente})} = 1,42$; $P > 0,15$). Las medias ajustadas del número de huevos correspondieron a $\bar{x} = 6839$, $N = 41$ para las especies que depositan los huevos en el agua, y $\bar{x} = 522$, $N = 23$ para las especies que depositan los huevos en cuevas o nidos. Sin considerar el modo reproductivo, en general se observó una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los óvulos (Fig. 4). *Leptodactylus. bufonius*, *L. cf. mystacinus* *L.*

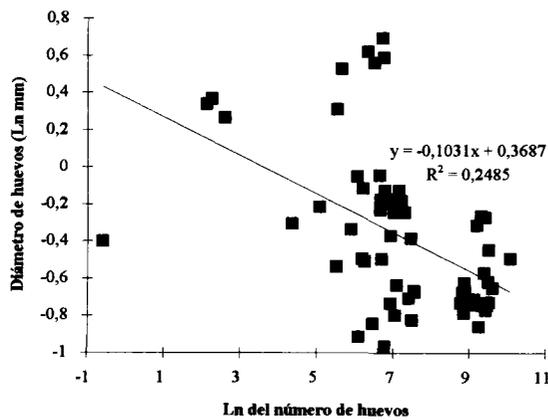


Fig. 4: Relación entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los huevos sin considerar el modo reproductivo.

Relationship between clutch size and egg size without considering reproductive habits.

latinus, *L. fuscus*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *P. sauvagii*, *Lepidobatrachus llanensis*, *L. laevis* y *Ceratophrys cranwelli* presentan los huevos de mayor tamaño y en menor número que el resto. Dentro de un modo reproductivo se observa una correlación positiva entre el tamaño de los óvulos y el tamaño de la hembra como también ha sido reconocido por Duellman & Trueb (1986). Se presenta esta tendencia para las especies aquí estudiadas, siendo los valores de correlación, $r=0,84$, $P>0,0005$, N (número de individuos)= 44 para las especies con huevos acuáticos y $r=0,68$, $P>0,0005$, N (número de individuos)= 24 para las especies con huevos no acuáticos (Fig. 5).

Del análisis del conjunto de las variables reproductivas a través del método multivariado se presenta un fenograma (Fig. 6) en el que se observan dos grandes grupos. Dicho análisis ha agrupado las especies de hábitos netamente acuáticos o con leves modificaciones (nidos de espuma) de las especies con hábitos más terrestres en su modo de reproducción, incluyendo en este segundo grupo a los leptodactílidos del grupo *fuscus* y las especies de *Phyllomedusa*.

DISCUSION

Se observaron cuatro modos diferentes de reproducción, dentro de los 29 modos des-

critos por Duellman & Trueb (1986). El 50% de las especies está representado en el modo más generalizado en cuanto a su distribución y abundancia (Modo 1), con hábitos netamente acuáticos. El resto de las especies, representadas por los otros tres modos reproductivos, presentan una gama de características que las relacionan más a la vida terrestre.

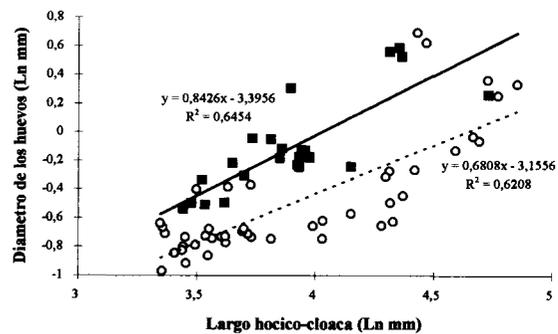


Fig. 5: Relación tamaño de la hembra y tamaño de los huevos en las 21 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (○ Acuáticos= depositan sus huevos directamente en el agua, ■ No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

Relationship between female size and egg size in the 21 species studied, considering reproductive habits (○ Aquatic= they lay their eggs directly in the water, ■ No aquatic= they lay their eggs into nests or in caves out of water).

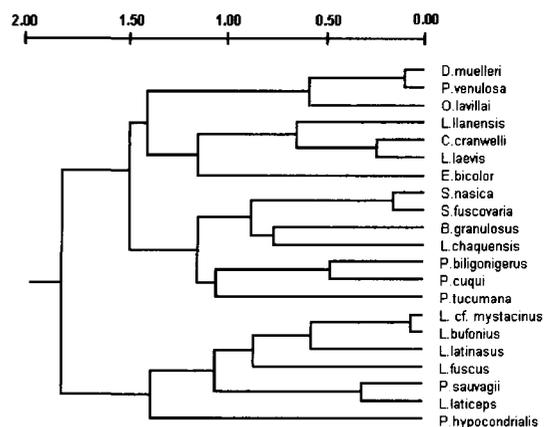


Fig. 6: Fenograma que relaciona a 21 de las especies estudiadas a través de 10 variables reproductivas.

Phenogram relating the 21 studied species with ten reproductive variables.

Comparando los modos reproductivos de comunidades de anuros en tres ambientes diferentes, Duellman (1982) encontró una apreciable variación en los porcentajes de especies pertenecientes a cada modo reproductivo. En la comparación de estos ambientes con nuestro sitio de estudio (Tabla 2), se destaca que: el modo reproductivo más generalizado (huevos y larvas acuáticas) presenta los mayores valores en la sabana y el bosque semiárido, mientras que en los ambientes con una alta humedad atmosférica (bosque lluvioso bajo y bosque lluvioso de montaña) la mayor proporción de especies corresponde a las que depositan los huevos en nidos terrestres o arborícolas. Resulta interesante que este sitio de estudio, el bosque semiárido, presenta una mayor proporción de especies con huevos en nidos terrestres o arborícolas que la sabana (que presenta un total de 24 especies de anuros), ambiente con el que presenta mayor semejanza. Esto puede estar relacionado a la presencia en este modo de reproducción, de las especies de *Phyllomedusa*, que presentan secreciones en su piel y un comportamiento particular "wiping behavior" (Blaylock et al. 1976), así como la excreción de ácido úrico (Shoemaker et al. 1972), características que evitan la pérdida de agua y que les permite habitar zonas muy secas, como es el Chaco semiárido.

De acuerdo a estudios anteriores existe una relación positiva entre la fecundidad y el tamaño de la hembra (Salthe & Duellman 1973, Crump 1974). Esto se observa en los resultados de este estudio y coincide con Crump (1974) en una comunidad de anuros de selva tropical, en Santa Cecilia, Ecuador, y con Basso (1990) en una comunidad de anuros de una selva en galería de la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Sin considerar el modo reproductivo, en general se observó una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los óvulos siguiendo la tendencia propuesta por Duellman & Trueb (1986). Dicha observación incluyó principalmente leptodactílicos del grupo *fuscus*, phyllomedusinos y ceratofrinos. Tanto los leptodactílicos del grupo *fuscus* como las especies del género *Phyllomedusa* presentan hábitos reproductivos más terrestres.

Los ceratofrinos, en cambio, son acuáticos en su reproducción, pero en sus hábitos alimenticios se caracterizan por ser las únicas especies de renacuajos carnívoros en este ambiente. Son muy pocos los datos disponibles en este sentido; no obstante, según Lavilla & Scrocchi (1990), *Ceratophrys cranwelli* deposita los huevos dividiéndolos en pequeñas masas dispersas en la charca, de manera de evitar el canibalismo fraterno; por lo tanto un bajo número de huevos para los ceratofrinos, en general, podría reforzar dicha hipótesis.

Respecto al peso de la puesta como porcentaje del peso total, resultó que las especies pequeñas presentaron un peso de puesta relativamente grande comparado con las especies más grandes. La misma tendencia ha sido observada en otros estudios (Crump 1974, Kuramoto 1978). En las especies que componen el ensamble estudiado, los mayores valores porcentuales hallados tienen que ver en general con el número y no con el tamaño de los huevos.

El agrupamiento que se observa del análisis multivariado separa a las especies en dos grandes grupos correspondientes a las especies de hábitos reproductivos acuáticos versus las especies de hábitos reproductivos más terrestres. Dicho resultado es congruente con las tendencias halladas en el análisis de las variables reproductivas cuantitativas.

Estos resultados concuerdan con los observados en otras comunidades de anuros, como los estudios presentados por Crump (1974) en Santa Cecilia, Ecuador, Cardoso & Martins (1987), Cardoso et al. (1989), Cardoso & Haddad (1991) en el sudeste de Brasil y Basso (1990) en Argentina, así como los datos presentados en la revisión que realiza Hödl (1990) sobre la biología reproductiva en más de 100 especies de anuros de la región del Amazonas.

El sitio de estudio en el Chaco semiárido, bosque seco con una marcada estacionalidad e impredecibilidad en las lluvias, presenta un notable número de especies de anuros, y cuatro modos reproductivos, probablemente como consecuencia de las adaptaciones que presentan sus especies para habitar un ambiente con estas características.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio representa parte de los resultados del trabajo de Tesis Doctoral. Deseo agradecer a los Dres. R. Laurent, M. Halloy, M. Crump, L. Fitzgerald y F. Cruz por sus valiosas críticas durante la realización del trabajo y confección del manuscrito, como a dos revisores anónimos por sus comentarios. A F. Cruz quien colaboró en el análisis estadístico de los datos. El Proyecto Tupinambis financió los muestreos y el CONICET proporcionó apoyo financiero para la realización de este trabajo. El ingeniero C. Saravia Toledo nos brindó hospedaje durante la estadía en el campo. Agradezco también la colaboración en las tareas de campo de las siguientes personas: F. Cruz, J. Chani, G. Fitzgerald, L. Fitzgerald, M. Del Hoyo, C. Karlsson.

LITERATURA CITADA

- BASSO NG (1990) Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. Cuadernos de Herpetología. Serie Monografías. N° 1. 70 pp.
- BIANCHI AR & CE YAÑEZ (1992) Las precipitaciones en el noroeste argentino. Segunda edición, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria Salta. 298 pp.
- BLAYLOCK LA, RA RUIBAL & K PLATT ALOIA (1976) Skin structure and wiping behavior in Phyllomedusinae frogs. *Copeia* 1976: 283-295.
- BUCHER E (1980) Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur* 7: 11-159.
- BURY RB & PS CORN (1987) Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: Trap arrays with drift fences. *Journal of Wildlife Management* 51: 112-119.
- BROWN W C & AC ALCALA (1968) Modes of reproduction of Philippine anura. En: Rhodin AGJ & M Miyata (eds) *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*: 416-428. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- CABRERA A & A WILLINK (1980) Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la O.E.A., Washington. 122 pp.
- CAMPBELL HW & SP CHRISTMAN (1982) Field techniques for Herpetofaunal Community Analysis. En: Scott Jr NJ (ed) *Herpetological communities: A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and Herpetologists League*: 193-200. U.S. Fish and Wildlife Service research report 13. Washington, D.C. USA.
- CARDOSO AJ, GV ANDRADE & CFB HADDAD (1989) Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 241-249.
- CARDOSO AJ & CFB HADDAD (1991) Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. *Acta Zoológica Lilloana* 41: 93-105.
- CARDOSO AJ & J E MARTINS (1987) Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. *Papéis Avulsos de Zoologia* 36:279-285.
- CEI J.M (1949a) El ciclo sexual y el predominio de la espermatogénesis anual continua en batracios chaqueños. *Acta Zoológica Lilloana* 7: 527-544.
- CEI JM (1949b) Costumbres nupciales y reproducción de un batracio característico chaqueño (*Leptodactylus bufonius*, Boulenger). *Acta Zoológica Lilloana* 7: 467-488.
- CEI JM (1950) *Leptodactylus chaqueensis* n. sp. y el valor sistemático de la especie Linneana *Leptodactylus ocellatus* en la Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 9: 395-423.
- CEI JM (1955) Chacoan batrachians in Central Argentina. *Copeia* 4: 291-293.
- CEI JM (1980) Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano N.S. Monografia N° 2*: 1-609.
- CEI JM (1985) Un nuevo y peculiar *Odontophrynus* de la Sierra de Guasayán, Santiago del Estero, Argentina. (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología* 1: 1-13.
- CRISCI J & MF LOPEZ ARMENGOL (1984) Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía 26. OEA. 132 pp.
- CRUMP ML (1974) Reproductive strategies in a tropical anuran community, *Miscellaneous Publication Museum of Natural History, University of Kansas*, 61:1-68.
- DUELLMAN WE (1982) Compresión climática cuaternaria en los Andes: Efectos sobre la especiación. En: Salinas PJ (ed) *Zoología Neotropical Tomo I*: 177-201. *Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, Mérida, Venezuela.
- DUELLMAN WE (1985) Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of adaptive strategies. *South African Journal of Science* 81: 174-178.
- DUELLMAN WE & ML CRUMP (1974) Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group in the upper Amazon Basin. *Occasional Papers Museum of Natural History University of Kansas* 23:1-40.
- DUELLMAN WE & L TRUEB (1986) *Biology of the Amphibians*. Mc Graw Hill Book Co. New York. 670 pp.
- FROST D (1985) Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. A. S. C. and Allen Press. 732 pp.
- GALLARDO JM (1958) Observaciones sobre el comportamiento de algunos anfibios argentinos. *Ciencia e Investigación* 14: 291-302.
- GALLARDO JM (1961) On species of Pseudidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 125: 108-134.
- GALLARDO JM (1963) Observaciones biológicas sobre *Odontophrynus americanus* (Dumeril et Bibron). *Ciencia e Investigación* 19: 177-186.
- GALLARDO JM (1966). Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *Physis* 26: 67-81.
- GALLARDO JM (1979) Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. En: Duellman WE (ed) *Museum of Natural History University of Kansas, Monograph* 7: 229-307.
- GALLARDO JM & E OLMEDO (1992) Anfíbios de la República Argentina: Ecología y comportamiento. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina* 41: 1-116.

- HÖLD W (1990) Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie Band* 38: 41-60.
- KURAMOTO M (1978) Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution* 32: 287-296.
- LAMOTTE M & J LESCURE (1977) Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. *La Terre et la Vie* 2: 225-311.
- LAVILLA EO & GJ SCROCCHI (1990) *Ceratophrys cranwelli* (Escuerzo). Oviposition. *Herpetological Review* 21: 18-19.
- LAVILLA EO & GJ SCROCCHI (1991) Aportes a la herpetología del Chaco Argentino I. Lista comentada de los taxa colectados por la expedición PRHERP 1985. *Acta Zoológica Lilloana* 40: 21-32.
- SALTHE SN & WE DUELLMAN (1973) Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. En: Vial J.L. (ed) *Evolutionary Biology of the Anurans*. University of Missouri Press. Columbia Missouri, 229-249.
- SCROCCHI GJ. & EO LAVILLA (1990) *Elachistocleis bicolor*. *Amplexus behavior*. *Herpetological Review* 21: 18.
- SHOEMAKER VH, R BALDING, R RUIBAL & LL MC CLANAHAN Jr (1972) Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175: 1018-1020.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1979) *Biometría: principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume H. (ed), Madrid. 832 pp.
- VAN DIJK DE (1971) Anuran ecology in relation particularly to oviposition and development out of water. *Zoology Africana* 6: 119-132.
- WATSON G F & AA MARTIN (1973) Life history, larval morphology and relationships of Australian leptodactylid frogs. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 97: 33-45.
- WELLS KD (1977) The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25: 666-693.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall Eds. 2nd edition. 718 pp.

APENDICE I
ESPECIMENES EXAMINADOS

Bufo granulatus

Números de campo PT 0313, PT 0751, PT 1662, PT 1772, PT 1774, PT 2000. 8 km al S de J.V. González y 12 km al E Finca San Javier, Finca Pozo Largo, Salta.

Número de campo PT 0504. Entre 5 y 7 km al NE del cruce Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta Provincial 30, Salta.

Dermatonotus muelleri

FML 05363(Números de campo PT 0444 y PT 0448). 14.3 km al NO del cruce Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta Provincial 30, Salta.

Elachistocleis bicolor

FML 05420 (1 ejemplar). 16.8 km al NE del cruce de Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta 30, Departamento de Anta, Salta.

Ceratophrys cranwelli

FML 04777 (Número de campo USNM 175731), 1 ejemplar. Finca sobre Ruta Provincial 41 a 54 km al NE del cruce con Ruta Nacional 16. J.V. González. Departamento de Anta, Salta.

FML 04924 y Números de campo PT 2497, PT 2498, PT 2499. 7.2 km al NO del cruce Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta Provincial 30.

Lepidobatrachus laevis

FML 04855 (Número de campo EL 1366), 2 ejemplares. Finca San Ignacio, 53 km al N de J.V. González, por Ruta 41, Departamento de Anta, Salta.

Lepidobatrachus llanensis

FML 05255 (Número de campo EL 1105) y FML 05290 (Número de campo EL 1366). Campo Grande, Finca Los Colorados, 100 km al NE de J.V. González, Departamento de Anta, Salta.

Odontophrynus lavillai

FML 04915 (Número de campo PT 0629). 8 km al S de J.V. González, sobre Ruta Nacional 16. Finca San Javier, Salta.

Phrynohyas venulosa

Número de campo PT 0646. 13.6 km al S de J.V. González, sobre Ruta Nacional 16, Salta.

Scinax fuscovaria

Número de campo PT 1728. 8 km al S de J.V. González, Finca San Javier, Casa Principal, Salta.

Scinax nasica

Números de campo PT 0112, PT 0119. 8 km al S de J.V. González, Finca San Javier, Casa Principal, Salta.

Números de campo PT 0473, PT 0477, PT 0490, PT 0492, PT 0498. 14.3 km al NE de cruce Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta 30, Salta.

Número de campo PT 2455. 7.2 km al NE del cruce Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta 30, Salta.

Leptodactylus chaquensis

Número de campo PT 0637. 8 km al S de J.V. González, sobre Ruta Nacional 16, entrada a Finca San Javier, Salta.

Número de campo PT 0644. 10.6 km al S de J.V. González, sobre Ruta Nacional 16, Salta.

Número de campo PT 0645. 11.8 km al S de J.V. González, sobre Ruta Nacional 16, Salta.

Physalaemus biligonigerus

Número de campo PT 0099. 8 km al S de J.V. González, Finca San Javier, Casa Principal, Salta.

Números de campo PT 0260, PT 0271, PT 0283, PT 0293, PT 0340, PT 0347, PT 0352, PT 0353, PT 0360, PT 0373, PT 0382, PT 0405, PT 0438, PT 0566, PT 0574, PT 0773, PT 0774, PT 1765, PT 1862, PT 1947, PT 2243, PT 2360, PT 2533, PT 2540, PT 2544. 8 km al S de J.V. González y 12 km al E de Finca San Javier, Finca Pozo Largo, Salta.

Physalaemus cuqui

FML 05374 (Número de campo PT 0459). 14.3 km al NE de cruce Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta Provincial 30, Salta.

FML 05378 (Número de campo PT 1724) y número de campo PT 1734. 8 km al S de J.V. González, Finca San Javier, Casa Principal, Salta.

FML 05383 (Número de campo PT 2055), FML 05384 (Números de campo PT 2280 y PT 2283). 8 km al S de J.V. González y 12 km al E Finca San Javier, Finca Pozo Largo, Salta.

Pleurodema tucumana

FML 01423, (lote con 6 ejemplares). Río Urueña, Departamento de Burruyacú, casi límite con Salta, Tucumán.

Phyllomedusa hypocondrialis

Números de campo PT 0525, PT 0528, PT 0529. 16.8 km al NE del cruce con Ruta Nacional 16 y Ruta Provincial 30, sobre Ruta Provincial 30, Salta.

Phyllomedusa sauvagii

FML 05280 (Números de campo EL 1409 y EL 1411). Campo Grande, Los Colorados, Departamento de Anta, Salta.

Leptodactylus bufonius

FML 05362 (Número de campo PT 0224) y números de campo PT 0268, PT 0269, PT 0298, PT 0315, PT 0342, PT 0368, PT 0420, PT 0421, PT 0560, PT 1743, PT 1751, PT 1752, PT 1753, FML 05369 (Números de campo PT 1854 y PT 1856), FML 05370 (Números de campo PT 1995, PT 1996) y números de campo PT 2057, PT 2058. 8 km al S de J.V. González y 12 km al E de Finca San Javier, Finca Pozo Largo, Salta.

Leptodactylus fuscus

FML 05273 (Número de campo EL 1181). Finca Los Colorados, 100 km al NE de J.V. González, Departamento de Anta, Salta.

Leptodactylus laticeps

FML 05250, 1 ejemplar (Número de campo EL 1176). Campo Grande, Finca Los Colorados, 100 km al NE de J.V. González, Departamento de Anta, Salta.

Leptodactylus latinasus

Números de campo PT 1514, PT 1515. 8 km al S y 12 km al E de Finca San Javier, Finca Pozo Largo, Salta.

Número de campo PT 2013. 8 km al S de J.V. González, Casa Principal, Salta.

Números de campo PT 2545, PT 2662. 8 km al S y 12 km al E de Finca San Javier, Finca Pozo Largo, Salta.

Leptodactylus cf. mystacinus

Número de campo PT 0587. 8 km al S de J.V. González, Finca San Javier, Casa Principal, Salta.

Número de campo PT 1665. 8 km al S de J.V. González, Finca San Javier, Casa Principal, Salta.

que permanecen en actividad reproductiva, 8: diámetro de los huevos, 9: largo hocico-cloaca, 10: hábitos reproductivos.

APENDICE 2

Matriz de datos utilizada en el análisis multivariado. Se utilizaron 6 caracteres cualitativos y 4 cuantitativos. 1: modo de reproducción, 2: pigmentación de los óvulos, 3: fecundidad, 4: dimorfismo sexual, 5: peso de la puesta como porcentaje del peso total del individuo, 6: inicio de la actividad reproductiva, 7: período en

Data matrix used for the multivariate analysis. Six qualitative and four quantitative characters were used. 1: reproductive mode, 2: eggs pigmentation, 3: fecundity, 4: sexual dimorphism, 5: weight of clutch as percentage of total weight of the individual, 6: start of reproductive activity, 7: reproductive activity of the length, 8: egg diameter, 9: Snout-vent length, 10: reproductive habits

ESPECIES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>B. granulosis</i>	0	0	3	2	0	0	1	0,52	54,2	0
<i>D. muelleri</i>	0	0	4	1	1	1	0	0,74	74,5	0
<i>E. bicolor</i>	0	0	1	1	0	1	0	0,67	33,1	0
<i>C. cranwelli</i>	0	0	2	1	0	1	0	1,12	158	0
<i>L. laevis</i>	0	0	2	1	0	1	0	1,42	120,5	0
<i>L. llanensis</i>	0	0	1	1	0	1	0	1,93	85,55	0
<i>O. lavillai</i>	0	0	4	1	0	1	0	0,52	72,3	0
<i>P. venulosa</i>	0	0	4	1	1	1	0	0,77	83,2	0
<i>S. fuscovaria</i>	0	0	3	0	0	1	1	0,46	33	0
<i>S. nasica</i>	0	0	2	0	0	1	1	0,49	29,1	0
<i>L. chaquensis</i>	1	0	4	2	0	1	1	0,61	76,4	0
<i>P. biligonigerus</i>	1	1	3	1	0	1	1	0,48	38,15	0
<i>P. cuqui</i>	1	1	1	1	0	1	1	0,43	30,68	0
<i>P. tucumana</i>	1	0	2	1	0	0	1	0,67	38,55	0
<i>P. hipocondrialis</i>	2	1	0	2	0	1	1	0,83	40,3	1
<i>P. sauvagii</i>	2	1	1	1	0	0	1	1,75	77,1	1
<i>L. bufonius</i>	3	1	1	1	0	0	1	0,84	50,8	1
<i>L. Fuscus</i>	3	1	0	1	0	0	1	1,32	49,3	1
<i>L. laticeps</i>	3	1	2	1	0	0	1	1,3	113,4	0
<i>L. latinasus</i>	3	1	0	1	0	0	1	0,62	33,8	1
<i>L. cf. mystacinus</i>	3	1	1	1	0	0	1	0,78	54,45	1