

Análisis del nicho trófico de tres especies de anfibios en un grupo de cuerpos de agua lénticos.

Raúl Eduardo MANEYRO LANDÓ

Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)

Facultad de Ciencias
Universidad de la República
Montevideo

2000

Aprobación de la tesis

Análisis del nicho trófico de tres especies de anfibios en un grupo de cuerpos de agua lénticos.

Orientador: _____

Dr. Raúl Vaz – Ferreira
Facultad de Ciencias

Aprobada por: _____

Dr. Roberto Capocasale
División Zoología Experimental
IIBCE

Dr. Gabriel Francésoli
Sección Etología
Facultad de Ciencias

Dra. Susana González
División Citogenética
IIBCE

RESUMEN

En el presente estudio se analiza el nicho trófico de tres especies de anfibios que habitan en tajamares en el Establecimiento El Relincho (Depto. San José, Uruguay). Se estudia la composición cualitativa (tipos de presas) y cuantitativa (número de individuos presa) de la dieta en *Hyla pulchella pulchella*, *Scinax eringiophila* y *Pseudopaludicola falcipes*. Se realiza una evaluación de la oferta ambiental de las presas. Estas variables son analizadas en un gradiente temporal (meses cálidos y fríos) y ambiental (tres microambientes definidos en cada tajamar) en la “comunidad oferta” y en la “comunidad presa”. Se calculan: la amplitud trófica para cada especie a través de los índices de diversidad de Shannon – Wiener y de Levins y el solapamiento de nicho trófico entre pares de especies a través del índice de Pianka en todos los gradientes definidos. Para cada presa que consumen los anfibios se cuantifica la selectividad con el índice de electividad de Ivlev y el índice de preferencia α de Manly en los gradientes espaciales y temporales. Desde el punto de vista ambiental los microambientes de los tajamares se comportan como un gradiente con la secuencia Pajonal, Pradera Inundable y Terraplén. Las dos especies de hílidos revelan las amplitudes tróficas más altas (*H. p. pulchella*: Shannon = 0.76, Levins = 0.37; *S. eringiophila*: Shannon = 0.88, Levins = 0.61), con relación a *P. falcipes* que tiene una dieta más especializada (Shannon = 0.53, Levins = 0.13). De acuerdo a la variación espacial se concluye que la Pradera Inundable es el microambiente menos riguroso (las tres especies están presentes) y el período cálido (entre Octubre y Marzo) es el de mayor actividad. *P. falcipes* responde frente a las condiciones más extremas aumentando su especialización por ítems abundantes mientras que *S. eringiophila* es la especie que vive más al extremo entre otras características por su conformación morfológica comprometida por su alto grado de adaptación al hábito trepador. *H. p. pulchella* es la especie más exitosa por su hábito trófico generalista y su plasticidad fenotípica.

ABSTRACT

The trophic niche of three amphibian species is analyzed in the present study. The study area were three ponds in Establecimiento “El Relincho” (San José Department, Uruguay). Qualitative (kind of preys) and quantitative (number of preys) diet composition was studied in *Hyla pulchella pulchella*, *Scinax eringiophila* y *Pseudopaludicola falcipes*. An evaluation of the environmental availability of prey items was performed. These variables were analyzed along a temporal (warm and cold months) and an environmental gradient (three zones in each pond) in the “available community” and in the “prey community”. Trophic breadth for each species was computed through the Diversity Index of Shannon – Wiener and the Levins Index, and the niche overlap between species couples was quantified using the Pianka’s Index in all the defined gradients. For each consumed prey the selectivity was calculated through the Ivlev Index and the Manly’s α Preference Index in the spatial and temporal gradients. From the environmental point of view, the pond zones perform a gradient with the sequence Straw Zone, Flooded Grassland and Slope. Both Hylid species reveal wider trophic breadths (*H. p. pulchella*: Shannon = 0.76, Levins = 0.37; *S. eringiophila*: Shannon = 0.88, Levins = 0.61), than *P. falcipes*, whose diet is very specialized (Shannon = 0.53, Levins = 0.13). The Flooded Grassland was the less rigorous zone in relation to the “prey community” and the “available community” environmental variation (the three amphibian species were present), being the warm period (between October and March) the part of the year when the activity was the highest. In extreme conditions *P. falcipes* responds by specializing in abundant food items, while *S. eringiophila* is the species which survives in extreme conditions due to its morphological conformation, exhibiting a great compromise with the arboreal habit. *H. p. pulchella* is the most successful species, because of its generalist food habit and its phenotypic plasticity.

DEDICATORIA

A Mariela, compañera, por los olvidos y las postergaciones..

A mis padres, por haberme apoyado en tantas instancias difíciles.

A los biólogos que sean capaces de ver a la naturaleza con ojos de científico pero sin perder de vista a la ciencia con ojos de naturalista.

INDICE

	Pág.
Indice	i
Lista de Figuras	iii
Lista de Tablas	v
Agradecimientos	vii
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 ANTECEDENTES	2
1.2 ECOLOGÍA FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE ANFIBIOS	5
1.3 BREVE HISTORIA DE LOS ESTUDIOS EN ANFIBIOS DEL URUGUAY	8
1.4 FUNDAMENTACIÓN	9
1.5 OBJETIVOS E HIPÓTESIS	11
1.5.1 Objetivos generales	11
1.5.2 Objetivos específicos	11
1.5.3 Hipótesis de trabajo	12
2. MATERIALES Y MÉTODO	13
2.1 AREA DE ESTUDIO	13
2.2 ESTUDIO PRELIMINAR	17
2.3 EL ENSAMBLE DE DEPREDADORES	19
2.4 MUESTREOS	23
2.4.1 Muestreos de la “comunidad oferta”	24
2.4.2 Colecta de anfibios	25
2.4.3 Análisis de la “comunidad oferta”	26
2.4.4 Procesamiento de muestras en laboratorio	27
2.4.5 Análisis de la “comunidad presa”	28
2.4.5.1 Cálculo de muestra mínima	28
2.4.5.2 Cálculo de la amplitud trófica	29
2.4.5.3 Cálculo del solapamiento de nicho trófico	30
2.4.5.4 Cálculo de la preferencia alimentaria	31
2.4.6 Características del ensamble de depredadores	32
3. RESULTADOS	33
3.1 CUANTIFICACIÓN DE LA “COMUNIDAD OFERTA”	33
3.2 CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES AMBIENTALES Y ABUNDANCIA RELATIVA	37
3.3 VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA OFERTA DE ARTRÓPODOS	38
3.4 TAMAÑO DE MUESTRA PARA EL ANÁLISIS DE LA “COMUNIDAD PRESA”	41
3.5 COMPOSICIÓN DE LA “COMUNIDAD PRESA”	43
3.5.1 Variación espacial de la “comunidad presa”	45
3.5.2 Variación temporal de la “comunidad presa”	48
3.6 AMPLITUD Y SOLAPAMIENTO DE NICHOS TRÓFICOS	50
3.6.1 Variación de la amplitud y solapamiento de nicho trófico en el espacio	52
3.6.2 Variación de la amplitud y solapamiento de nicho trófico en el tiempo	53

3.7 PREFERENCIA ALIMENTARIA	54
3.7.1 Variación espacial de la preferencia alimentaria	55
3.7.2 Variación temporal de la preferencia alimentaria	57
3.8 ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	59
4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	66
5. BIBLIOGRAFÍA CITADA	74
Apéndice I	90

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
1. Area de estudio	14
2. Gráfico de precipitaciones anuales.	16
3. Gráfico de temperaturas máximas, mínimas y medias	16
4. Foto de <i>Hyla pulchella pulchella</i>	21
5. Foto de <i>Scinax eringiophila</i>	22
6. Foto de <i>Pseudopaludicola falcipes</i>	23
7. Esquema de un tajamar	24
8. Histograma de abundancia relativa	36
9. Análisis discriminante de la oferta por microambiente	37
10. Oferta de presas en el Pajonal	39
11. Oferta de presas en la Pradera Inundable	39
12. Oferta de presas en el Terraplén	40
13. Oferta de presas de la época cálida	40
14. Oferta de presas de la época fría	41
15. Diversidad acumulada de presas en <i>Hyla pulchella pulchella</i>	41
16. Diversidad acumulada de presas en <i>Pseudopaludicola falcipes</i>	42
17. Diversidad acumulada de presas en <i>Scinax eringiophila</i>	42
18. Composición de la dieta de <i>Hyla pulchella pulchella</i>	44
19. Composición de la dieta de <i>Pseudopaludicola falcipes</i>	44
20. Composición de la dieta de <i>Scinax eringiophila</i>	44
21. Composición de la dieta de <i>Hyla pulchella pulchella</i> en el microambiente Pajonal	46
22. Composición de la dieta de <i>Hyla pulchella pulchella</i> en el microambiente Pradera Inundable	46
23. Composición de la dieta de <i>Hyla pulchella pulchella</i> en el microambiente Terraplén	46
24. Composición de la dieta de <i>Pseudopaludicola falcipes</i> en el microambiente Pradera Inundable	47
25. Composición de la dieta de <i>Pseudopaludicola falcipes</i> en el microambiente Terraplén	47

26. Composición de la dieta de <i>Scinax eringiophila</i> en el microambiente Pajonal	48
27. Composición de la dieta de <i>Scinax eringiophila</i> en el microambiente Pradera Inundable	48
28. Composición de la dieta de <i>Hyla pulchella pulchella</i> en el período cálido	49
29. Composición de la dieta de <i>Hyla pulchella pulchella</i> en el período frío	50
30. Composición de la dieta de <i>Pseudopaludicola falcipes</i> en el período cálido	50
31. Composición de la dieta de <i>Pseudopaludicola falcipes</i> en el período frío	51
32. Ajuste potencial de las variables largo y peso para <i>Hyla pulchella pulchella</i>	61
33. Ajuste potencial de las variables largo y peso para <i>Pseudopaludicola falcipes</i>	61
34. Ajuste potencial de las variables largo y peso para <i>Scinax eringiophila</i>	62
35. Ajuste potencial de las variables largo, ancho mandibular y peso para <i>Hyla pulchella pulchella</i>	63
36. Ajuste potencial de las variables largo, ancho mandibular y peso para <i>Pseudopaludicola falcipes</i>	63
37. Ajuste potencial de las variables largo, ancho mandibular y peso para <i>Scinax eringiophila</i> .	64

LISTA DE TABLAS

	Pág.
1. Valores de precipitación del año 1998	15
2. Valores de temperatura del año 1998	15
3. Oferta de presas por microambiente y tajamar	33
4. Proporciones de oferta por microambiente y tajamar discriminada por items	34
5. Raíces del Análisis Discriminante realizado en base a la oferta por microambiente	35
6. Variables en el modelo para el Análisis Discriminante	35
7. Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) para testar diferencias entre microambientes y tajamares en base a la oferta	37
8. Cálculo del Coeficiente de Kendall para la variable abundancia vs. las variables precipitación y temperatura	38
9. Valores de abundancia absoluta de presas para cada especie de anfibio	43
10. Frecuencia de presas por especie y microambiente	45
11. Frecuencia de presas por especie y período	49
12. Amplitud de nicho para las tres especies de anfibios	51
13. Solapamiento de nicho para las tres especies	52
14. Variación de la amplitud trófica de los anfibios en el espacio	52
15. Variación del solapamiento de nicho trófico entre las especies de anfibios en el espacio	53
16. Variación de la amplitud trófica de los anfibios en el tiempo	54
17. Variación del solapamiento de nicho trófico entre las especies de anfibios en el tiempo	54
18. Preferencia alimentaria de las tres especies de anfibios	55
19. Variación de la preferencia alimentaria en el espacio	56
20. Variación de la preferencia alimentaria en el tiempo	58
21. Preferencia alimentaria de <i>Scinax eringiophila</i> en la época cálida	58
22. Parámetros morfológicos de las tres especies de anfibios	59

23. Variación espacial de los parámetros morfológicos de los anfibios	59
24. Variación temporal de los parámetros morfológicos de los anfibios	60
25. Ajuste del modelo potencial para peso y largo total	60
26. Ajuste del modelo potencial para peso, largo total y ancho mandibular	62
27. Análisis de Varianza de variables morfométricas	64
28. Test de t de variables morfométricas	65

AGRADECIMIENTOS

Al M.Sc. Federico Achaval por todo el apoyo recibido durante la planificación y ejecución de esta Tesis. Al Sr. Guillermo Macció y su esposa por abrirme la portera de “El Relincho”. A Andrés Canavero, Arley Camargo, Inés Da Rosa, Daniel Naya y Diego Nuñez por su apoyo constante e incondicional durante estos años de aprender juntos. Al Lic. José Langone por aportar sus comentarios y bibliografía, así como sus palabras de aliento constante para que este trabajo fuera posible. A los compañeros de la Sección Ecología la Dra. Manuela Sarasola y el Lic. Matías Arim por la invalorable crítica constructiva así como por su paciencia para descorrer para mí una punta del velo de esa maravillosa ciencia que es la ecología. A los colegas de la Sección Entomología por su ayuda en las determinaciones de ejemplares de artrópodos, en especial a MSc. Alba Bentos, MSc. Estrellita Lorier, Lic. Enrique Morelli y Dr. Miguel Simó. Al Dr. Raúl Vaz Ferreira por su orientación y comentarios sobre el manuscrito y al PEDECIBA por la beca concedida. A Santiago Carreira y el MSc. Luis Aubriot por la elaboración y procesamiento de imágenes que ilustran esta Tesis. Al Dr. Norman Scott del United States Geological Survey por sus sugerencias en el diseño de los muestreos, así como a los doctores Omar de Feo y Richard Fariña, quienes tuvieron la responsabilidad de realizar la revisión académica del proyecto. A todos los que colaboraron durante los trabajos de campo: Alejandra Beisso, Patricia Caligari, Santiago Carreira, Sabrina Clavijo, Mario Clara, Verónica de Maio, Nadia Delgado, Cecilia Gascue, Isabel González, Federico Hoffman, Cornelia Krauss, Leonardo Lorenzo, Solange Morales, Alejandra Pacheco, Gabriela Pérez, Natalia Rego y Jurêma Vega. A Clemente “Tito” Olivera y Luis Anchorena, choferes y compañeros de varias salidas a “El Relincho”. Finalmente, a todos los compañeros de la Sección Zoología Vertebrados, MSc Melitta Meneghel, Dr. Martín Bessonart, MSc. Jacqueline Bianco, Dr. Mario Clara, Msc. Marcelo Loureiro, Lic. Alejandra Pacheco, MSc. Diana Szteren, todos ellos me estimularon permanentemente durante las diferentes etapas del trabajo.

A todos muchas gracias.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 ANTECEDENTES.

Las interacciones ecológicas entre organismos que coexisten en el tiempo y en el espacio junto con los factores abióticos son las responsables de la estructuración y el funcionamiento de las comunidades (término que en este trabajo será utilizado en el sentido más amplio). Entre estas interacciones la depredación y la competencia han sido históricamente reconocidas como las que imprimen mayores presiones evolutivas a los organismos, y éstos deben adaptarse de forma de asegurar su supervivencia, más allá de las restricciones que estas interacciones ecológicas les imponen.

En particular, la competencia interespecífica ha sido objeto de estudio por diversos autores, no sólo como reguladora de las poblaciones y estructuradora de las comunidades (Duré, 1999; Heatwole, 1982; Schoener, 1983), sino también como fuerza motriz de los procesos evolutivos (Odum, 1986).

Las interacciones descritas en los modelos matemáticos de Alfred Lotka, en 1925, y Vittorio Volterra, en 1931 sentaron las bases teóricas para el desarrollo de la teoría de la Competencia. La competencia fue utilizada históricamente como modelo explicativo de la regulación de la densidad de las poblaciones a partir de los trabajos de Lack (1954). Para justificar su punto de vista este autor sostiene que la competencia es un proceso regulador debido a que los organismos se desarrollan hasta puntos cercanos a la capacidad de carga de los ecosistemas, motivo por el cual, son los recursos, o la competencia por los mismos, los que limitan a las poblaciones. Esta afirmación, casi un paradigma dentro de la ecología trófica, dio comienzo a una etapa de desarrollo de conceptos muy importantes como el de nicho (Hutchinson, 1958), donde se definía a éste como un hipervolumen multidimensional donde una

especie puede desarrollarse indefinidamente, y el de desplazamiento de caracteres de Brown & Wilson (1956), que culminó con la gran pregunta ¿porqué existen tantas clases de animales? (Hutchinson, 1959). Todo esto dio lugar a una teoría desarrollada en base al paradigma de que especies con similares características morfológicas y ecológicas tienden a segregar alguna de las dimensiones del nicho ecológico. Esto es lo que se conoce como Principio de la Exclusión Competitiva (Hardin, 1960), donde se afirma que la competencia interespecífica y la supervivencia del más apto son las fuerzas que hacen que especies que utilizan los mismos recursos no puedan coexistir, y en definitiva asignan un rol protagónico a la competencia como estructuradora de comunidades. Finalmente, a esta etapa le sucedió la de la elaboración de modelos matemáticos para cuantificar el nicho y su solapamiento (MacArthur & Levins, 1967; May & MacArthur, 1972).

Según estos postulados sería esperable que las especies con gran similitud ecológica y/o morfológica, segregaran alguna de las dimensiones del nicho como la dieta, el microhábitat o la hora de forrajeo (Begon et al., 1995; Pianka, 1980). Muchos autores, ciñéndose al Principio de Exclusión Competitiva han apoyado este tipo de segregaciones, pues estudiando organismos que coexisten en el espacio y en el tiempo encontraron bajos niveles de solapamiento en la utilización de otros recursos (Brown, 1975; Brown & Lieberman, 1973; Fraser, 1976; MacArthur & Levins, 1964; Schoener, 1968; Toft, 1980).

Sin embargo, la teoría de Lack tuvo también fuertes detractores. Contemporáneos a este autor, Andrewartha & Birch (1954), plantearon un punto de vista alternativo. Para estos autores, lejos de estar en equilibrio, las comunidades son mantenidas lejos de la capacidad de carga de los ecosistemas, por factores abióticos. El propio Principio de Exclusión Competitiva y el de Desplazamiento de Caracteres se encuentran en la actualidad cuestionados, y algunos autores han teorizado sobre los mismos (Strong *et al.*, 1979). Una interesante discusión acerca del proceso de

construcción de las bases teóricas de la ecología de comunidades puede verse en Galindo (1987).

Recientemente, muchas de las experiencias de campo que fueran utilizadas para demostrar la competencia interespecífica entre poblaciones silvestres han sido objeto de severas críticas (Underwood, 1986). Muchas de éstas críticas son similares a las realizadas por Andrewartha & Birch, y otras producto de fino análisis de los diseños de los muestreos, donde se han detectado varias carencias.

Uno de los grandes problemas de que adolecen los estudios de competencia es que se adjudica a este fenómeno relaciones interpopulacionales donde parece haber superposición total del nicho ecológico; pero, han sido consideradas todas las dimensiones posibles del nicho?. Otras veces los "solapamientos" eclipsan separaciones que pueden ocurrir en el espacio (vivir en distintos lugares) o en el tiempo (utilizar el recurso en diferentes momentos).

Otro problema frecuente en los estudios de solapamiento de hábitat es que muchas veces el investigador hace análisis y extrae conclusiones acerca de solapamientos que sólo son tales a escala humana. Esto es, el investigador no es capaz de abstraer y tomar en cuenta que lo que puede ser a escala humana un hábitat homogéneo, para las especies en estudio constituye una serie de parches (o microhábitat) con la suficiente heterogeneidad como para hacer un uso diferencial de los mismos (Morris, 1987).

Otra dificultad para el estudio de la competencia, en particular en vertebrados, es la necesidad de realizar experimentación bajo condiciones de confinamiento o de laboratorio, donde se pueda realizar un control de la mayor cantidad posible de variables (Connell; 1983; Schoener, 1983). Esto conduce, inevitablemente, a grandes problemas logísticos. Por este motivo analizar y demostrar fenómenos de competencia en vertebrados requiere conocer las complejas tramas tróficas y otras interacciones ecológicas de las que toman parte (Schoener, 1974).

Sin embargo una buena aproximación a la demostración de la competencia entre especies sería demostrar que alguna dimensión de sus nichos ecológicos se solapan, o al menos que las especies comparten recursos en algún momento o lugar (Abrams, 1980). Por este motivo es imprescindible realizar trabajos de índole descriptiva y explicativa para sentar las bases que permitan elaborar hipótesis de trabajos predictivos. La relevancia de la competencia como estructuradora de comunidades es aún un tema de debate, y si bien se reconocen mecanismos estructuradores alternativos como la depredación, el parasitismo o la estocaticidad ambiental (durante mucho tiempo postergados), aún persiste una fuerte tendencia a reservar a las interacciones competitivas interespecíficas un rol significativo. La apertura hacia considerar factores alternativos como estructuradores de comunidades proyectó la discusión hacia una dicotomía: ¿los factores reflejan el modo actual de organización de comunidades ecológicas?, o, ¿la postergación de la competencia como fuerza estructuradora es una cuestión de moda? (Arlettaz *et al.*, 1997).

1.2 ECOLOGÍA FUNCIONAL DE COMUNIDADES DE ANFIBIOS

Los antecedentes de estudios en comunidades de anfibios que comparten recursos y parecen solapar parcialmente sus nichos son escasos. En lo que refiere a mecanismos de estructuración de poblaciones y comunidades el estado del conocimiento de este grupo zoológico está fuertemente sesgado a trabajos con larvas, cuya ecología y comportamiento han sido estudiados desde casi medio siglo (Bragg, 1954; Bragg & King, 1960). Respecto a los trabajos con poblaciones hay referencias relevantes sobre las interacciones entre individuos de diferentes clases de edad donde existe selección de hábitat y/o segregación de nichos (Alford & Crump, 1982; Laurila & Aho, 1997). En cuanto al trabajo con comunidades de larvas de anfibios, varias publicaciones han abordado diversos temas vinculados a los mecanismos de coexistencia. En particular se ha encontrado una fuerte

tendencia a la segregación en el hábitat ocupado por las larvas para forrajear, más vinculada a las restricciones morfológicas que tienen los renacuajos que a la disponibilidad de recursos (Díaz-Paniagua, 1985; 1987; 1988; Gascon 1991). Más recientemente las larvas de anfibios han sido utilizadas como organismos modelo en la reconstrucción de tramas tróficas simples y en el estudio de fenómenos como la depredación y competencia mediada por mecanismos comportamentales (Anholt & Werner, 1995; Peacor & Werner, 1997; Werner & McPeck, 1994), completándose así el abordaje de estos organismos con gran detalle.

El conocimiento de los mecanismos que operan en la estructuración de comunidades de larvas es mucho menos avanzado cuando el objeto de estudio son las comunidades de anfibios adultos. Algunos autores han encontrado segregaciones estudiando el solapamiento en el uso del hábitat (Barreto & Moreira, 1996; Inger, 1969; Inger & Greenberg, 1966; Toft, 1985; Toft & Duellman, 1979), y un paradigma en la ecología de estos organismos es que durante la época reproductiva parece aumentar la probabilidad de que las especies interactúen. En ese contexto surgen estudios de “reparto” de lugares de reproducción (Díaz Paniagua, 1989) y forrajeo de larvas (Alford & Crump, 1982; Díaz Paniagua, 1987), demostrándose inclusive que algunas especies tratan de evitar el solapamiento de nicho ecológico segregándose en la dimensión “características de las vocalizaciones” (Drewry & Rand, 1983; Duellman & Pyles, 1983).

Son pocos los estudios donde la dimensión trófica ha sido considerada a través del estudio cuali y cuantitativo de la dieta (Caldwell, 1996; Heyer & Bellin, 1973). Schoener (1974) demostró que el estudio del solapamiento de nicho en la dimensión “trófica” debe considerar la disponibilidad de presas (debido, entre otros factores, a que los depredadores presentan una respuesta funcional a la fluctuación de las presas). Este tipo de trabajos no siempre han considerado la oferta. Los estudios disponibles han sido realizados en zonas tropicales (Duellman & Lizana, 1994; Jones, 1982; Lizana *et al.*, 1986; MacNally, 1983; Toft, 1980; 1981) y muy ocasionalmente en zonas templadas.

Un ejemplo de estos últimos lo constituyen el trabajo de Anderson *et al.* (1999), donde se estudió la dieta de tres especies de anuros norteamericanos y sus interacciones. Otro de los trabajos recientes de ecología trófica de anuros en ecosistemas templados es el de Hirai & Matsui (1999), quienes trabajando en arrozales de Japón, evaluaron la oferta y el consumo de presas por parte de ***Rana nigromaculata***, en un gradiente temporal, observando que se trata de una especie generalista cuya dieta se encuentra fuertemente correlacionada con la oferta. Estos autores consideran que algunos consensos como los patrones de depredadores “sit and wait” (cazador al acecho) o el “gape limited” (limitado por la amplitud mandibular) de los anfibios adultos deben ser revisados, pues muchos de ellos responden a los mecanismos estructuradores que actúan en comunidades tropicales. El conocimiento construido acerca de la ecología funcional de comunidades de anfibios tomando como referencia los estudios realizados en zonas tropicales no puede trasladarse ni extrapolarse a las zonas templadas pues los patrones y los procesos de las especies son muy diferentes (Hirai & Matsui, 1999). En particular estas diferencias se hacen mucho más acentuadas en animales ectotermos, pues presentan restricciones fisiológicas directamente mediadas por las condiciones externas.

En el contexto regional existen trabajos centrados en el estudio del nicho trófico de especies emparentadas taxonómicamente con las presentes en Uruguay, habiendo sido realizados con especies de Argentina o Brasil (Filipello & Crespo, 1994; Guix, 1993; Lajmanovich, 1995; 1996; Peltzer & Lajmanovich, 1999; Teixeira *et al.*, 1999; Van Sluys & Rocha, 1998; Zug & Zug, 1979). Los trabajos más exhaustivos en solapamiento trófico entre especies de anfibios son el publicado por Basso (1990) sobre estrategias ecológicas de una comunidad de anuros en la Provincia de Buenos Aires, y el de Duré (1999), sobre interacciones tróficas en dos especies de hílidos argentinos. Cabe destacar que ninguna de las referencias mencionadas en el contexto regional considera la oferta de presas de los ambientes estudiados. Por este motivo los paradigmas imperantes acerca de los mecanismos estructuradores de comunidades de anfibios adultos a nivel regional no parecen haberse establecido sobre bases sólidas.

1.3 BREVE HISTORIA DE LOS ESTUDIOS EN ANFIBIOS DEL URUGUAY

El estudio del funcionamiento de las comunidades de vertebrados en general, y de anfibios en particular, ha sido un tema muy poco abordado por los investigadores en Uruguay. Los primeros estudiosos de nuestra batracofauna centraron su atención en la historia natural o en cuestiones nomenclaturales. Uno de los precursores fue el sacerdote y naturalista Dámaso Antonio Larrañaga, quien en los comienzos del siglo XIX dejó constancia a través de sus dibujos y notas de campo de los primeros ejemplares de batracios uruguayos descritos. Sobre mediados de ese mismo siglo nuestro país recibió la visita de ilustres científicos como A. d'Orbigny, A. M. Duméril, G. Bibron y Charles Darwin. Sobre fines del siglo XIX se publicaron algunas recopilaciones, como las de Günther (1859), Burmeister (1861), Cope (1862), Hensel (1867), Jiménez de la Espada (1875) y Boulenger (1885) (una exhaustiva revisión puede verse en Klappenbach & Langone, 1992); las últimas menciones a anfibios del Uruguay en el siglo XIX corresponden a Berg (1896). Todos se ocuparon de clasificar las distintas especies de batracios y de recopilar información de índole descriptiva sobre las mismas.

En el siglo XX si bien algunos autores continúan en la misma línea, otros realizan y publican los primeros trabajos con menciones a la ecología de las especies de Uruguay (Schmidt, 1944). Legrand (1959) publica el primer trabajo descriptivo, aunque exhaustivo, sobre una comunidad. Algunos años más tarde se publica una revisión monográfica de todo lo conocido hasta el momento en ese grupo zoológico (Klappenbach, 1969) y surgen las primeras referencias a estudios comportamentales (Vaz-Ferreira & Gerhau, 1975). Algunos años después son publicados los que se podría considerar como primeros trabajos en ecología funcional de una comunidad herpetológica (Gudynas, 1985; Gudynas & Rudolf, 1987), entendiendo como "funcional" lo que se refiere al funcionamiento de la comunidad. En estos trabajos los autores describen los ambientes ocupados por las especies, y esbozan hipótesis acerca del reparto de recursos en las comunidades estudiadas. Las últimas publicaciones sobre anfibios del Uruguay que abordan enfoques ecológicos, lo hacen de manera

descriptiva y monográfica (de Sá & Gerhau, 1983; Forni *et al.*, 1995; Gudynas & Gerhau, 1981; Langone, 1993; 1994; Maneyro *et al.*, 1995; 1996; Prigioni & Garrido, 1989; Prigioni & Langone, 1984; Vaz-Ferreira *et al.*, 1995). En la mayoría de estas publicaciones se toman elementos aportados por autores extranjeros, que trabajaron en especies presentes en Uruguay, pero con amplia distribución geográfica (Barrio, 1964; 1965; 1966.a; 1966.b; Braum & Braum, 1974; Cei, 1980; 1987; Di Tada *et al.*, 1976; Gallardo, 1972; 1976; 1987; 1993). Recientemente se han publicado resultados de estudios en ecología de comunidades de anfibios de Uruguay, pero aún en una etapa muy inicial (Camargo *et al.*, 1999; Da Rosa *et al.*, 1999).

En resumen, el estudio de la competencia en comunidades de vertebrados en general y de anfibios en particular, requiere un conocimiento profundo de los roles que las especies cumplen en los ecosistemas naturales y de los recursos que las mismas utilizan. Para obtener esta información es necesario realizar trabajos de índole descriptiva y explicativa sobre la biología de los organismos, para pasar luego a una etapa predictiva. Uruguay carece de la información necesaria, ya que el estudio de comunidades y poblaciones de anfibios es de incipiente desarrollo.

1.4 FUNDAMENTACIÓN

Como se desprende de todo lo expuesto, la información disponible acerca de la ecología de los anfibios del Uruguay es escasa y poco sistematizada. Este hecho condiciona el estudio de las interacciones entre especies debido a que no se conocen aspectos básicos de la biología de las mismas (dieta, uso de refugios, aspectos reproductivos, ciclos de actividad, etc.).

Cuando se pretende estudiar la competencia interespecífica a través de los cambios en las poblaciones, a las condicionantes mencionadas debe sumarse el desconocimiento de la dinámica poblacional y la incidencia de otros

posibles competidores que integran la comunidad (artrópodos insectívoros, quirópteros, etc.). Además, se debe tomar en cuenta que la competencia se debe probar a través de experimentos diseñados para evitar las aproximaciones erróneas ya señaladas por Underwood (1986.).

Este trabajo pretende aportar al conocimiento del funcionamiento de un ensamble de anfibios analizando las características del hábitat (*sensu* Danielson, 1991 y Southwood, 1977) y los recursos tróficos que utilizan las especies que lo integran, considerando posibles variaciones en las dimensiones espacial y temporal (microhábitat y época del año). Constituye el primer abordaje realizado en Uruguay, y uno de los primeros de la región, donde las variables relacionadas con la oferta de presas son consideradas y cuantificadas. Este estudio puede dar bases sólidas para realizar inferencias sobre las vías de estructuración de comunidades de anfibios adultos. Las características del área seleccionada para llevar adelante este estudio adicionan un posible ingrediente al estudio: al tratarse de tajamares con menos de 10 años de construídos, puede esperarse que la biota presente en los mismos, y en particular la comunidad de anfibios, se halle en pleno proceso de estructuración.

Los resultados de este estudio brindan indicios de la existencia de competencia, debido a que la misma es más probable dentro de gremios cuyos integrantes tienen proximidad taxonómica (Jaksic, 1981).

La información generada acerca de la biología básica de las especies, constituye un aporte significativo al conocimiento del estatus de conservación de los anfibios del Uruguay, y es un complemento del trabajo de Maneyro & Langone (1999) sobre estos tópicos. Estos trabajos brindan elementos para detectar fenómenos de fluctuaciones poblacionales excepcionales, como la verificada Declinación Global de Poblaciones de Anfibios (Astudillo *et al.*, 1995; Blaustein & Wake, 1995; Heyer *et al.*, 1988; Keiser & Henderson, 1994; Maneyro, 1999). El conocimiento del impacto que sobre las poblaciones de artrópodos tiene la depredación realizada por anfibios conforma un aspecto de

la biología de estos animales con un gran potencial de aplicabilidad, ya que la utilización de anfibios autóctonos como controladores de plagas en los agro - ecosistemas es un campo muy poco explorado aún. Este estudio permitirá conocer la demanda alimento en cuanto a calidad y cantidad de tres especies de anfibios del Uruguay en un ecosistema rural.

Una línea sobre la cual continuar estas investigaciones podría incluir no sólo la profundización en el conocimiento de los anfibios, sino también de aquellas especies pertenecientes a otros taxones, que comparten los mismos o similares recursos.

1.5 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

1.5.1 Objetivos generales:

1. Estudiar las características del nicho trófico de las especies de anfibios consideradas y explorar las posibles segregaciones que puedan ocurrir en esta dimensión.
2. Discutir la importancia del solapamiento de la dieta como indicador de competencia interespecífica y factor determinante de los patrones espacio temporales de una comunidad.

1.5.2 Objetivos específicos:

1. Conocer la estructura de la comunidad de artrópodos que oferta el ambiente.
2. Describir la dieta y cuantificar la preferencia de las especies de anfibios estudiadas, y su variación espacial y temporal.
3. Cuantificar el solapamiento en el nicho trófico entre las especies depredadoras, y su variación espacial y temporal.

4. Demostrar la importancia de conocer la oferta para estudiar el solapamiento del nicho trófico postulada por Schoener (1974).
5. Establecer posibles correlaciones entre las variables morfométricas y los gradientes espacial y temporal.

1.5.3 Hipótesis de trabajo:

El uso de los recursos tróficos en la comunidad de anfibios estudiada varía en función a patrones espacio – temporales. Dichos patrones se hallan asociados a la disponibilidad de presas.

2. MATERIALES Y MÉTODOS:

2.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio fue la Reserva Privada de Fauna y Flora “El Relincho” (Ecilda Paullier, San José, Uruguay). Latitud: 34° 20' S Longitud: 57° 00' W (Figura 1). Este establecimiento, propiedad del Sr. Guillermo Macció, se caracteriza por ser un área de bajo uso agropecuario con un plan de manejo que prioriza la conservación a la actividad productiva. Tiene 470 há de extensión, y el ambiente dominante es una pradera con suaves elevaciones. Dentro del área se encuentran las nacientes del arroyo La Boyada, cuyo curso de agua está rodeado de pajonales y monte nativo.

El clima del área es templado, con cuatro estaciones características y gran contraste entre ellas. Los datos de temperatura y precipitaciones son relevantes para modelar la actividad de los anfibios y por tal motivo son incluidos en esta tesis. Al no disponerse de una estación meteorológica dentro del área de estudio se tomaron los datos brindados por la Dirección Nacional de Meteorología y el Instituto Nacional de Estadísticas. Fueron utilizados los valores procedentes de la estación meteorológica Libertad (la estación meteorológica más cercana), situada a unos 40 km del área de estudio en una zona de características físicas similares. La temperatura media anual durante el período de estudio fue 16.6 °C (levemente más baja que la temperatura promedio para todo el país que en 1998 fue de 17.4 °C). La precipitación total ocurrida durante el período de estudio fue de 1031.6 mm, mientras que la precipitación promedio para todo el territorio uruguayo en 1998 fue de 1391 mm, y la media histórica (1961 - 1990) para esa zona es 1034.5 mm. En la tabla 1 se resumen los valores de precipitaciones absolutas y acumuladas y en la tabla 2 los de temperatura. En las figuras 2 y 3 se representan gráficamente estos valores.

El estudio se centró en tres tajamares, dentro de la pradera, construidos sobre el mismo curso de agua.

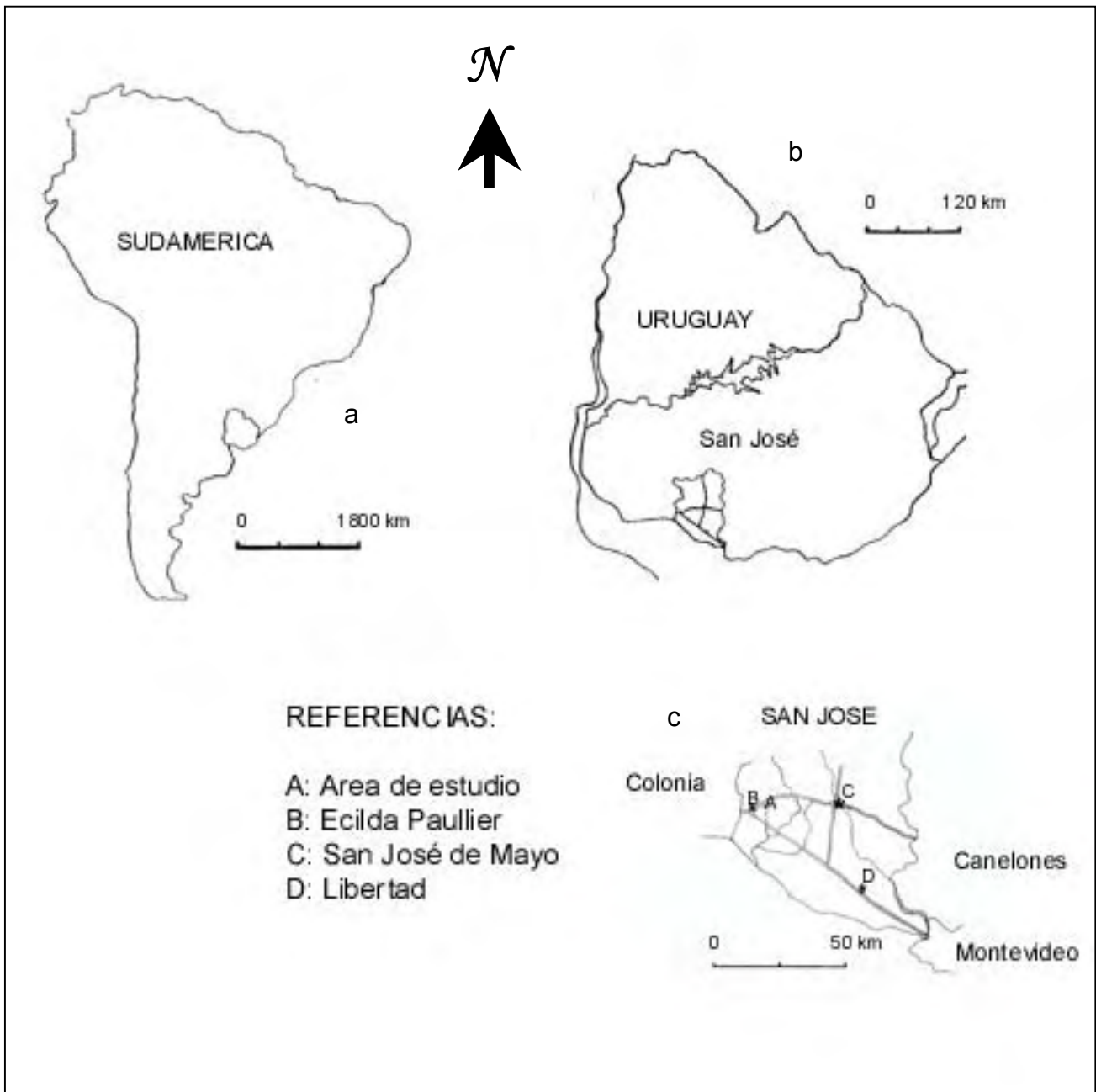


Figura 1. Mapa del área de estudio. a. América del Sur mostrando la posición de Uruguay . b. Uruguay destacando el Departamento de San José. c. Posición del Area de Estudio y las principales ciudades y rutas del Departamento de San José.

Tabla 1. Valores de precipitación para el área de estudio. Las dos primeras columnas representan los valores absolutos por mes durante el período de estudio y los valores históricos promediales entre 1961 y 1990. La tercera y cuarta columnas representan los valores acumulados para el período de estudio y los promedio históricos (1961–1990), respectivamente. Los datos provienen de la Dirección Nacional de Meteorología y del Instituto Nacional de Estadística (Estación Libertad). Los valores están expresados en milímetros.

	Precipitaciones (val. absolutos)		Precipitaciones (acumuladas)	
	1998	1961-1990	1998	1961-1990
Enero	159,4	84,4	159,4	84,4
Febrero	43,3	96,1	202,7	180,5
Marzo	112,5	116,0	315,2	296,5
Abril	100,0	79,1	415,2	375,6
Mayo	48,8	85,3	464,0	460,9
Junio	40,0	75,7	504,0	536,6
Julio	106,9	74,7	610,9	611,3
Agosto	15,6	76,5	626,5	687,8
Setiembre	83,5	85,5	710,0	773,3
Octubre	21,3	99,0	731,3	872,3
Noviembre	77,8	89,0	809,1	961,3
Diciembre	222,5	73,2	1031,6	1034,5

Tabla 2. Valores de temperatura para el área de estudio. Las columnas máximas y mínimas resultan del promedio de las máximas y mínimas diarias dentro de cada mes. Media es el promedio de las otras dos. Los datos provienen de la Dirección Nacional de Meteorología y el Instituto Nacional de Estadística (Estación Libertad). Los valores están expresados en grados Celsius.

	Temp. máximas	Temp. mínimas	Temp. medias
Enero	27,6	15,9	21,8
Febrero	25,9	16,0	20,9
Marzo	25,6	14,4	20,0
Abril	23,1	13,9	18,5
Mayo	19,2	9,5	14,4
Junio	16,0	5,8	10,9
Julio	17,0	7,0	12,0
Agosto	17,3	5,5	11,4
Setiembre	18,6	6,8	12,7
Octubre	24,0	10,0	17,0
Noviembre	24,7	12,7	18,6
Diciembre	27,4	14,9	21,2

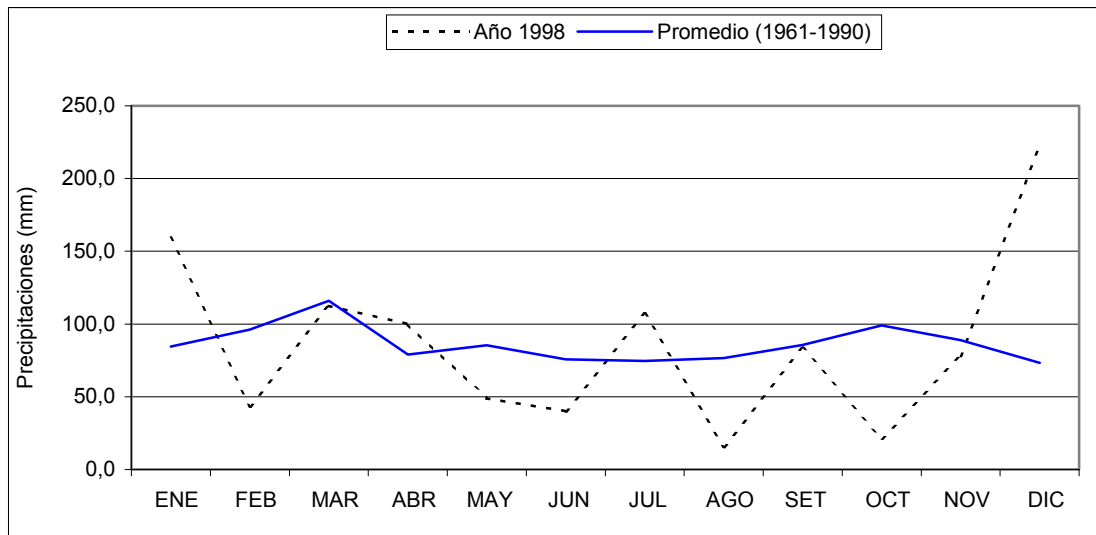


Figura 2. Gráfico de las precipitaciones durante el período de estudio (línea punteada) y las precipitaciones promedio del periodo 1961-1990 (línea llena).

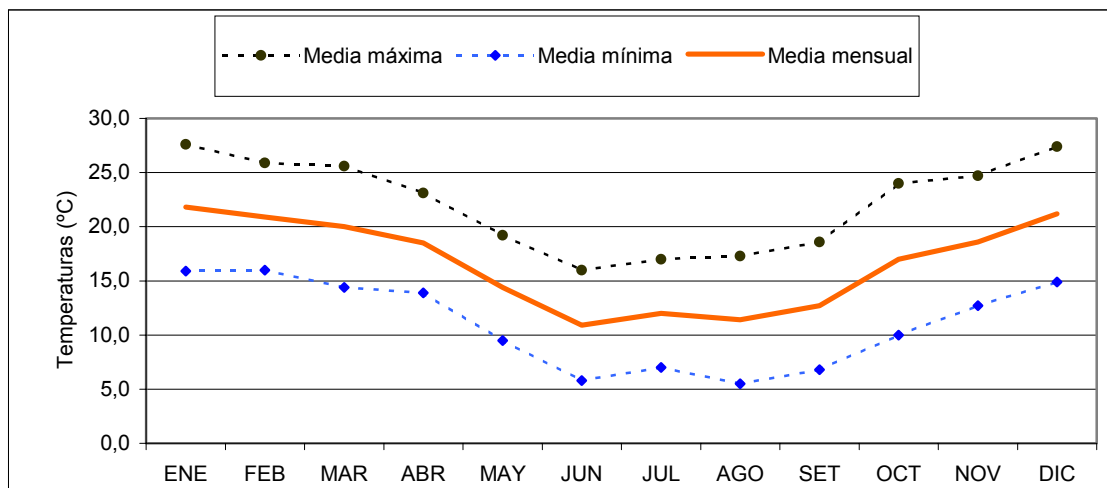


Figura 3. Gráfico de la temperatura durante el período de estudio (año 1998). En líneas punteadas se muestran los promedios de las máximas y mínimas mensuales y en línea llena la temperatura media mensual.

Los tajamares constan de tres zonas o microambientes. La primera es el lugar donde se produce la retención de agua, y consiste en un acopio de tierra de hasta 4 m de altura (Terraplén). A los lados del mismo se extiende una zona anegadiza, de ancho variable entre 2 - 6 m, con aspecto de pradera uliginosa (Pradera inundable). Un tercer microambiente lo constituye el extremo del

curso de agua, donde en general se forma una vegetación de pajonales (Pajonal).

La vegetación dominante sobre el espejo de agua de estos tajamares está constituida por plantas acuáticas de los géneros *Azolla*, *Myriophyllum*, *Ludwigia*, *Eichhornia* y algunas lemnáceas. Esta vegetación tiene una importante dinámica a lo largo del año, llegando al máximo de cobertura sobre el espejo al final del verano. En los bordes de los tajamares, sobre la zona de pradera uliginosa predomina *Luziola peruviana* e *Hydrocotyle* sp. En las zonas de entrada de agua, se conforma una vegetación de pajonales, constituida principalmente por *Scirpus* sp, *Cortaderia selloana* y *Eryngium pandanifolium*. La vegetación de mayor porte está conformada por chircales de *Eupatorium buniifolium*, *Baccharis trimera* y *Cisium vulgare*, los únicos árboles presentes en los tajamares pertenecen a la especie *Acacia caven*.

2.2 ESTUDIO PRELIMINAR

Se realizaron cuatro muestreos preliminares entre agosto y octubre de 1997. Durante los mismos se caracterizó en forma cualitativa y cuantitativa a la comunidad de artrópodos para fundamentar la zonificación de los tajamares. Para ello se colocaron 20 trampas de caída (pitfall) equidistantes por microambiente en cada uno de los tajamares a ser estudiados. Los resultados de estos trampeos fueron utilizados para determinar con precisión los límites de dichos microambientes, de acuerdo a la similitud cualitativa y cuantitativa de la comunidad de artrópodos.

Estos muestreos también fueron utilizados para conocer la composición del ensamble de anfibios presentes en el lugar de trabajo, complementando la información bibliográfica existente (Achaval *et al.*, 1995; 1996) y los registros de colecciones.

En el área de estudio se encontraron 14 especies de anuros pertenecientes a 5 familias, que constituyen el 35% de las especies y el 100% de las familias presentes en todo el país. Tomando en cuenta las especies de anfibios presentes en la zona de estudio fueron seleccionadas las tres en las que podían esperarse el mayor solapamiento: *Hyla pulchella pulchella* Duméril & Bibron, 1841; y *Scinax eringiophila* (Bibron in Bell, 1843) (Familia Hylidae) y *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel, 1867) (Familia Leptodactylidae). Para esta selección fueron utilizados los antecedentes bibliográficos existentes donde se reportan datos sobre alimentación y biología de estas especies en Uruguay (Achaval y Olmos, 1997; Langone, 1994; Maneyro *et al.* 1995).

Las otras especies presentes en el área son: *Bufo* aff. *granulosus* (Familia Bufonidae), *Pseudis minutus* Günther, 1859 (Familia Pseudidae), *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) (Familia Microhylidae), *Scinax squalirostris* (A. Lutz, 1925) (Familia Hylidae), *Leptodactylus gracilis* (Duméril & Bibron, 1841), *Leptodactylus latinasus* Jiménez de la Espada, 1875, *Leptodactylus mystacinus* (Burmeister, 1861), *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758), *Odontophrynus americanus* (Duméril & Bibron, 1841), *Physalaemus biligonigerus* (Cope, 1861) y *Limnomedusa macroglossa* (Duméril & Bibron, 1841) (Familia Leptodactylidae).

Las especies *Bufo* aff. *granulosus* y *Elachistocleis ovalis* fueron descartadas por tratarse de anuros formicívoros especialistas cuyo nicho trófico está casi totalmente restringido a ese grupo de artrópodos (Achaval & Olmos, 1997; Basso, 1990; Langone, 1994; Teixeira *et al.*, 1999). *Pseudis minutus* es una especie de hábitos muy acuáticos restringida a la utilización de cuerpos de agua lénticos y permanentes mientras que *Limnomedusa macroglossa* utiliza hábitats de suelos superficiales con cuerpos de agua lóticos (Gudynas & Gerhau, 1981) siendo la única especie de las presentes en el área con tales características. *Scinax squalirostris* en el área de estudio se presenta como un especialista de hábitat asociada sólo a juncales de *Scirpus* sp. en las nacientes del arroyo La Boyada y *Physalaemus biligonigerus* y

Odontophrynus americanus son dos especies de hábitos cavícolas y aparición ocasional. Las tres especies de ***Leptodactylus*** del grupo ***fuscus*** (***L. gracilis***, ***L. latinasus*** y ***L. mystacinus***) son típicos habitantes de praderas inundables con dinámicas poblacionales asociadas a las precipitaciones y a la formación de charcos temporales. De las tres especies pertenecientes a este grupo ***L. mystacinus*** y ***L. gracilis*** son especies poco frecuentes en el área de estudio. Finalmente, ***L. ocellatus*** es una de las especies de mayor porte de la fauna uruguaya de anfibios, existiendo reportes de que incluye en su dieta entre otros ítems, ejemplares de anfibios adultos de otras especies (Basso, 1990). Esto la sitúa en un nivel trófico superior al del resto de los anfibios presentes en el área de estudio.

2.3 EL ENSAMBLE DE DEPREDADORES.

Las tres especies de anfibios estudiadas durante este trabajo fueron: ***Hyla pulchella pulchella*** Duméril & Bibron, 1841; ***Scinax eringiophila*** (Bibron in Bell, 1843) y ***Pseudopaludicola falcipes*** (Hensel, 1867). Se trata de tres especies distribuidas ampliamente en todo el país, que parecen solapar sus períodos de actividad en el tiempo y el espacio, que poseen gran plasticidad frente a la antropización y cuyas estrategias reproductivas son muy similares.

La primera de ellas, ***H. p. pulchella*** (figura 4), pertenece a la Familia Hylidae, y se trata de una de las especies más comunes del Uruguay. Es un anfibio de mediano tamaño, sobrepasando algunas hembras adultas los 50 mm. Al igual que todos los miembros de la familia presenta dedos terminados en discos adhesivos (ventosas) que denuncian su hábito trepador. Se distingue de otras especies de hílidos por la presencia de una línea más o menos constante que va desde el extremo lateral externo de la cabeza hasta la ingle. Presenta pliegue supratimpánico y pliegue tarsal. Tiene un dimorfismo sexual muy marcado ya que los machos poseen un saco vocal muy conspicuo coloreado de ocre oscuro y durante la época reproductiva presentan callos nupciales. Dorsalmente la especie exhibe diseños muy variables de manchas y

colores, existiendo individuos con dorso liso, otros con un patrón de manchas marmoladas de distribución aleatoria y algunos con series repetidas sobre los lados. Los colores del dorso pueden ir desde el verde brillante hasta el marrón oscuro, pasando por diversas tonalidades de beige y amarillo. El hábitat de la especie en ecosistemas naturales está integrado por asociaciones vegetales de zonas inundables (caraguatales y pajonales), aunque es cosmopolita pudiendo encontrarse en zonas periurbanas y de fuerte antropización. En ambientes rurales puede encontrarse en la vivienda humana, y refugiarse en hoquedades, bajo piedras, e incluso en nidos de paseriformes furnáridos como *Furnarius rufus* o *Anumbius annumbi* (Langone, 1994; Maneyro *et al.*, 1995). *H. p. pulchella* se reproduce todo el año, utilizando para ello cuerpos de agua permanentes o semipermanentes. Deposita sus huevos en masas gelatinosas que permanecen adheridas a la vegetación. La larva de esta especie es ovalada, con hocico redondeado y ojos laterales. La aleta caudal es expandida y alta, con el extremo agudo (Echeverría, 1992; Gallardo, 1961a; Kehr & Williams, 1990; Langone, 1994; Lutz, 1973). Este anfibio presenta un modo reproductivo tipo 1, según Duellman & Trueb (1994), lo que significa que se trata de una especie poco especializada en cuanto a su comportamiento reproductor. Los datos de la bibliografía indican que *H. p. pulchella* es una especie insectívora, que prefiere insectos de los órdenes Himenoptera y Diptera (Basso, 1990, Gallardo, 1987; Langone, 1994). Es la única subespecie presente en Uruguay, y además de estar presente en todo el país, llega a los estados brasileños de Rio Grande do Sul y Santa Catarina y a varias provincias argentinas (Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos y Santa Fe), según Langone (1994) y López *et al.* (1999).

La especie *Scinax eringiophila* (figura 5) también pertenece a la familia Hylidae y es un anfibio relativamente común en el país aunque poco frecuente en ambientes prístinos. La hembra, que es de mayor tamaño que el macho, raramente sobrepasa los 4 cm. Esta especie se caracteriza por la presencia de discos adhesivos de tamaño relativamente mayor a los de *H. p. pulchella*, así como por el diseño dorsal. Éste, en general, consiste de manchas irregulares color sepia sobre fondo marrón. Algunos ejemplares pueden presentar el dorso

liso con puntos blancos de distribución aleatoria en la superficie dorsal. El vientre es blanco, generalmente immaculado. El dimorfismo sexual es bien marcado, ya que los machos presentan saco vocal externo de color claro. La distribución geográfica de la especie alcanza a todo el país (Achaval & Olmos, 1997), y el hábitat característico lo constituyen pajonales y caraguatales, aunque suele encontrarse en ambientes muy antropizados y es común en la vivienda humana. A diferencia de *H. p. pulchella* se reproduce sólo en los meses cálidos, de setiembre a marzo, mientras que en los meses fríos hiberna (Langone, 1994). La puesta consiste en una masa gelatinosa que suele depositarse en cuerpos de agua lénticos, adherida a la vegetación. La larva tiene cuerpo elíptico con boca de posición anterior subterminal y ojos laterales. La región caudal es comprimida y la altura máxima de la cola es mayor que la del cuerpo (Echeverría, 1996; Gallardo, 1961b; Langone & Cardoso, 1997). Al igual que *H. p. pulchella* esta especie presenta un modo de reproducción tipo 1 (Duellman & Trueb, 1994). Las referencias a la ecología trófica de la especie indican que se trata de un insectívoro generalista (Achaval & Olmos, 1997). Además de estar presente en todo el territorio uruguayo, la especie se conoce de algunas localidades del estado brasileño de Rio Grande do Sul y de las provincias argentinas de Buenos Aires, Corrientes y Entre Ríos (Langone, 1994)

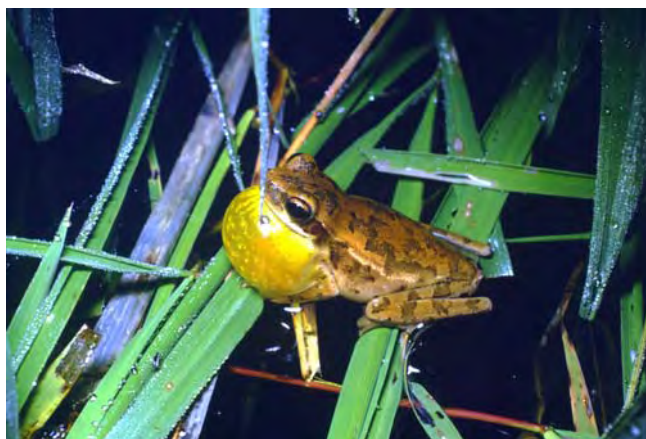


Figura 4. *Hyla pulchella pulchella*



Figura 5. *Scinax eringiophila*

La última de las especies estudiadas, *Pseudopaludicola falcipes* (Figura 6), es la especie de anfibio de menor tamaño del Uruguay. Pertenece a la familia Leptodactylidae, que comprende especies con diversos tipos de hábitos (saltadoras, cavadoras, etc.). *P. falcipes*, es un animal de gran movilidad y hábito saltador. Se caracteriza por la forma del cuerpo de contorno ovoide y estilizado, con gran desarrollo de las patas posteriores. Presenta un diseño dorsal muy variable, incluso entre individuos que provienen de la misma población. En general poseen una línea dorsal amarilla, verde o roja, de posición vertebral que se extiende entre el hocico y la cloaca, aunque en muchos individuos esta línea está ausente y presentan un macizo glandular en forma de “H” en posición interescapular. El vientre es blanco, sólo los machos poseen una coloración en la zona gular, correspondiente al saco vocal. Se trata de una especie de amplia distribución en todo el país, y el hábitat típico son las praderas uliginosas. La reproducción de esta especie ocurre de setiembre a febrero (Langone, 1994). La puesta consiste en aproximadamente 300 huevos, que van al fondo de los charcos, de donde eclosiona una larva de forma oval, hocico redondeado y aleta dorsal más alta que el cuerpo, con el extremo caudal agudo. La reproducción, según la clasificación de Duellman & Trueb (1994), es del tipo 1 (al igual que las otras dos especies en estudio). Las referencias a la dieta en esta especie son escasas, conociéndose la preferencia alimentaria de este anfibio por los taxa de hexápodos Colembola y Diptera (Basso, 1990). Esta especie pertenece a un género que ha sido

revisado exhaustivamente; las formas presentes en Uruguay deberían ser estudiadas. El estado actual de conocimiento indica que es la única especie del género presente en nuestro país, que su distribución geográfica abarca todo el territorio uruguayo, y que además está presente en varias provincias del Norte y Este argentinos, en todo el Sudeste brasileño hasta el estado de São Paulo inclusive, llegando también a Paraguay (Langone, 1994).



Figura 6. *Pseudopaludicola falcipes*

2.4 MUESTREOS

Se realizaron muestreos mensuales, con salidas de campo de tres días de duración. El período de muestro se extendió entre diciembre de 1997 - diciembre de 1998.

En todos los análisis fueron considerados un gradiente temporal y espacial. El primero consiste en dos períodos (figura 3), el frío (entre abril y setiembre, comprendiendo la mayor parte del otoño e invierno) y el cálido (entre octubre y marzo, comprendiendo la mayor parte de la primavera y el verano).

Los tres tajamares utilizados, fueron numerados como 6, 7 y 13, y constituyeron tres réplicas. Estos cuerpos de agua fueron divididos en tres

microambientes (figura 7), los que fueron denominados Terraplén, Pradera Inundable y Pajonal (en lo sucesivo mencionados como T, Pi y P, respectivamente) cuyas características fueron detalladas en la Sección 2.1 (Area de Estudio). El gradiente espacial refiere a las variaciones entre los tres microambientes determinados.

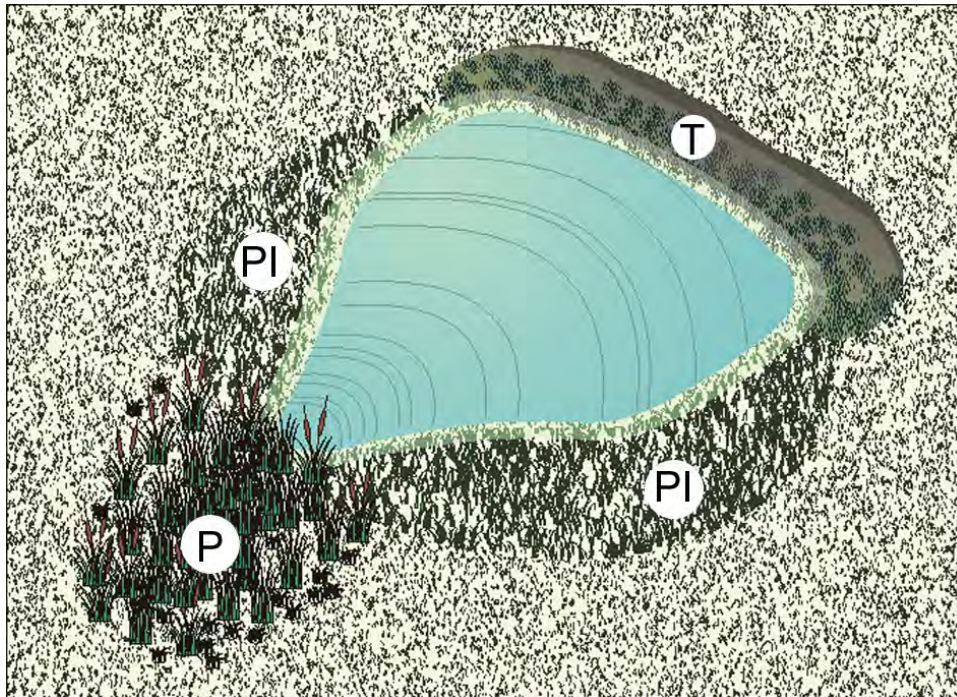


Figura 7. Esquema de los microambientes de un tajamar. Referencias: T, Terraplén; PI, Pradera Inundable; P, Pajonal

2.4.1 Muestreos de la “comunidad oferta”:

Durante el trabajo de campo se realizó un análisis cualitativo y cuantitativo de la comunidad de artrópodos caminadores (comunidad oferta), pues éstos constituyen las presas potenciales de las especies de anfibios estudiadas.

Para ello se tomó una muestra en cada uno de los microambientes determinados (Pajonal, Pradera Inundable y Terraplén) y en cada tajamar (6, 7 y 13) cada una de las noches de trampeo. Se realizaron dos noches de trampeo en cada muestreo. Cada muestra consistió en cinco trampas de caída (pitfall), resultando un total de 15 trampas instaladas en cada tajamar (45 trampas en total, tomando en cuenta las tres réplicas).

Las trampas fueron activadas al caer la tarde y desactivadas en las primeras horas de la mañana como forma de que el muestreo represente sólo aquella porción de la comunidad que constituye una oferta real para las especies de anfibios estudiadas, cuya actividad alimentaria es crepuscular y nocturna.

Los contenidos de las trampas fueron filtrados y colocados en bolsas plásticas, agrupando las cinco trampas de cada microambiente en la misma bolsa, en cada una de las noches de muestreo. Se obtuvieron de esta forma 18 muestras, 9 de cada noche (tres de cada microambiente y cada réplica)

Las bolsas plásticas con las muestras fueron transportadas al laboratorio para la determinación taxonómica de los artrópodos.

2.4.2 Colecta de los anfibios:

A los efectos de disminuir el sesgo de la muestra, se colectaron sólo ejemplares adultos de las tres especies de anfibios estudiadas en los tres microambientes entre las 21:00 y las 00:00 horas de cada una de las noches en todos los muestreos.

Las colectas se realizaron de noche ya que según los datos de la bibliografía y la experiencia personal, esa es la hora de mayor actividad. Los animales que fueron colectados durante el muestreo preliminar en las horas de la mañana presentaron contenidos estomacales más digeridos, dificultándose

su determinación taxonómica. Una vez colectados los animales fueron colocados en bolsas plásticas individuales, rotuladas con el número de tajar y el microambiente del cual procedían. Luego fueron determinados taxonómicamente, sexados, pesados con Pesola (precisión 0,1 gr) y sacrificados con una solución de etanol en la misma noche. Luego fueron medidos con calibre (precisión 0,1 mm), tomándose el largo total y el ancho mandibular; fijados con formol al 10% y etiquetados, para su posterior procesamiento en el laboratorio.

Durante los muestreos fue registrada la variable “abundancia relativa” para las tres especies de anfibios. Esta variable categórica fue estimada a través de las vocalizaciones emitidas por los machos en actividad según el método propuesto por Driscoll (1998) y Moulton *et al.* (1997). Las cuatro categorías o estados que puede presentar esta variable son: N (sin actividad), O (ocasional, uno o dos ejemplares vocalizando), E (escasa, más de dos, pero sus vocalizaciones permiten individualizar a los animales y estimar su abundancia con precisión, en general entre 6 - 8 animales) y A (abundante, los animales vocalizan conformando un coro donde es imposible individualizar cada vocalización). Se buscaron relaciones entre la variable “abundancia relativa” y los factores abióticos (temperatura, precipitaciones) a través del coeficiente de correlación τ (tau de Kendall).

2.4.3 Análisis de la “comunidad oferta”:

La determinación taxonómica de los artrópodos adultos se realizó a nivel de órdenes, asignándole una categoría o grupo a todas las larvas terrestres (que obviamente no pudieron ser determinadas), otra a los isópodos, crustáceos y anélidos. Para los artrópodos se utilizaron las claves presentadas en Barrientos (1988) y bibliografía complementaria sobre la artropodofauna del Uruguay (Carbonell, 1969; Zolessi & Abenante, 1989). La variable medida en todos los casos fue abundancia absoluta de la categoría en cada muestra.

Una vez determinados los taxa, los valores fueron ingresados a planillas y digitalizados en Excel 97, para su posterior análisis estadístico. Los invertebrados fueron guardados en tubos Eppendorf, con una solución de formol al 10%, separados por taxa, en bolsas plásticas etiquetadas, especificando fecha de muestreo y microambiente.

Se realizó un Análisis Discriminante para determinar la validez de los microambientes como tratamientos diferenciales. Para realizar este análisis se construyó una matriz con los valores de cada ítem. Fueron suprimidos aquellos ítems en los que la varianza dentro de cada microambiente era igual a 0. Luego se representaron gráficamente las dos primeras raíces de este análisis.

A través de histogramas de frecuencia se realizó la descripción de la oferta en cada uno de los microambientes para toda la muestra. Una forma alternativa de representar la oferta consistió en la realización de gráficos circulares (o de tortas) por microambientes y por época del año.

2.4.4 Procesamiento de las muestras en el laboratorio

Los anfibios colectados, fueron procesados en el laboratorio, donde se extrajo el estómago y la primera porción del intestino de acuerdo con lo sugerido por Duré (1999) y Schoener (1989) acerca de la importancia que puede tener el contenido de este último órgano. El tubo digestivo fue abierto longitudinalmente, extrayéndose el contenido y procediéndose a la determinación de los taxa hallados en el mismo. Al igual que en el análisis de la “comunidad oferta” la variable medida en todos los casos fue abundancia absoluta de cada categoría en cada animal.

Los resultados obtenidos fueron ingresados a planillas y digitalizados en Excel 97, para su posterior análisis estadístico. Los contenidos estomacales así como los restos de los tubos digestivos fueron guardados en tubos Eppendorf,

con una solución de formol al 10%, con el mismo número de catálogo de campo que el ejemplar del cual procedía.

2.4.5 Análisis de la “comunidad presa”:

La dieta de las especies se describió a través de un histograma de frecuencia relativa para cada una de las especies, utilizando el total de la muestra obtenida durante todo el trabajo de campo. Con esos mismos valores se realizó una representación discriminada de la dieta por microambiente.

Con el propósito de hacer estudios comparativos, conjuntamente con los gráficos por períodos y microambientes construídos para la oferta, se construyeron gráficos circulares por estación y microambiente con la variable abundancia de cada categoría para cada especie.

2.4.5.1 Cálculo de la muestra mínima:

La validez del tamaño de la muestra de depredadores colectada fue comparada con la muestra mínima requerida según el método propuesto por Hurtubia (1973), modificado por Kovács & Török (1997) y adoptado por Basso (1990), Duré (1999), Mellado *et al.* (1975) y Peltzer & Lajmanovich (1999), entre otros, para el estudio de comunidades herpetológicas. Estos autores proponen graficar algún índice de diversidad acumulado en función del número de estómagos analizados. Para esto fueron utilizados los Índices de Diversidad de Shannon – Wiener y de Simpson. El primero se calcula como $H = - \sum [p_i \times \log_2(p_i)]$, donde p_i es la proporción del recurso i en el total de la muestra (Shannon, 1948). El índice de Simpson (1949) se calcula como $1 - D$, donde $D = \sum [(p_i)^2]$. Para la realización de estos cálculos cada espécimen con contenido estomacal constituyó una muestra.

2.4.5.2 Cálculo de la amplitud trófica:

Para describir las características de las relaciones depredador – presa presentes en la comunidad se calculó la amplitud trófica de las tres especies de anfibios y el solapamiento de nicho entre ellas. La amplitud trófica fue descrita a través del Índice de Diversidad de Shannon – Wiener estandarizado, que se calcula como $J = \frac{H}{\log_2(n)}$ H fue detallado en el párrafo anterior
n = número de recursos disponibles

y el de Amplitud Trófica de Levins (B) estandarizado, con la fórmula $B_a = \frac{B - 1}{n - 1}$

donde $B = 1 / \sum [(p_i)^2]$ y n = número de recursos disponibles

Estos dos índices constituyen herramientas descriptivas de uso generalizado basados en la teoría de la información (Krebs, 1989). Sus valores permiten comparaciones con estudios de similares características considerando atributos como la riqueza y la abundancia y resumiéndolos en un valor numérico. El índice de Shannon – Wiener, cuyo recorrido va entre $\log N/(N-n)$, donde N es el número total de individuos en la muestra y $\log_2(n)$, ha sido utilizado como medida de amplitud de nicho en herpetología en diversos trabajos (Basso, 1990; Duellman & Lizana, 1994; Duré, 1999; Lizana *et al.*, 1986; Vitt *et al.*, 1981). El índice de Levins, es el inverso del Índice de Diversidad de Simpson, y se hace máximo cuando las frecuencias de utilización son las mismas para cada uno de los recursos consumidos y mínimo cuando el recurso consumido es uno sólo, o sea cuando la especie es un especialista estricto (Krebs, 1989). El Índice de Amplitud Trófica de Levins ha sido usado en diversos estudios como descriptor de los hábitos alimenticios de diferentes especies de anfibios como complemento de lo aportado por el índice de Shannon - Wiener (Duellman & Lizana, 1994; Duré, 1999; Lizana *et al.*, 1986) o como único parámetro (Heyer & Bellin, 1973).

Para estos cálculos la muestra la constituyeron todos los anfibios con contenido estomacal de cada una de las especies estudiadas. En el cálculo de amplitud trófica en el gradiente temporal la muestra la constituyeron por un lado

todos los animales de cada especie colectados en la época cálida y por otro todos los colectados en la época fría. Del mismo modo, la muestra en el caso del análisis de acuerdo al gradiente ambiental la constituyeron todos los animales de cada especie capturados en cada uno de los microambientes.

2.4.5.3 Cálculo del solapamiento de nicho trófico:

El solapamiento de nicho fue cuantificado a través del Índice Simétrico de Pianka que se simboliza como O, y se calcula:

$$O_{jk} = O_{kj} = \frac{\sum (p_{ij} \times p_{ik})}{(\sum p_{ij}^2 \times \sum p_{ik}^2)^{0.5}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i utilizadas por las especies j y k . El recorrido de este índice simétrico es entre 0 (sin solapamiento) y 1 (solapamiento total en el recurso i). Según algunos autores el grado de solapamiento del nicho trófico entre especies puede ser una medida indirecta de la competencia interespecífica (Jones, 1982). Con esta afirmación discrepa, entre otros, Abrams (1980), para quien los índices de solapamiento constituyen sólo descriptores estadísticos con valor informativo. La competencia entre especies implica, entre otras cosas, demostrar que el solapamiento se produce en recursos que son finitos y limitantes (Hurlbert, 1978). Abrams, para quien la comparación entre la disponibilidad de recursos y las demandas de las especies que integran la comunidad en estudio puede proveer evidencia indirecta sobre cuán limitante es un recurso y este autor brinda criterios para definir qué índice de solapamiento utilizar. Indica que el índice debe ser simétrico (o sea que el solapamiento de j con k debe valer lo mismo que el de k con j) y facilitar la comparación entre comunidades, esto es no alterarse por la adición de nuevos recursos a la matriz. En este sentido el índice de Pianka utilizado en este estudio cumple con ambos requisitos. Este índice fue utilizado por Basso (1990) para el estudio del solapamiento de nicho trófico entre especies en comunidades de anfibios.

2.4.5.4 Cálculo de la preferencia alimentaria:

Se utilizaron los índices de Electividad (Ivlev, 1961) y α de Manly para poblaciones de presas constantes (Manly et al, 1972) para medir la preferencia alimentaria exhibida por las tres especies en estudio. Estos índices fueron seleccionados siguiendo los criterios presentados por Cock (1978) y Krebs (1989), o sea que incluyan más de dos tipos de recursos y que su valor máximo sea alcanzable para cualquier valor de disponibilidad. En particular el índice de Ivlev, cumple además con el criterio de simetría respecto a 0 y ha sido utilizado en comunidades de anfibios, como la estudiada por Lizana *et al.* (1986). El índice de Electividad de Ivlev se simboliza con la E y se calcula: $E_i = \frac{r_i - n_i}{r_i + n_i}$

$$r_i + n_i$$

donde r_i es la proporción del recurso i en la dieta y n_i es la proporción del recurso i en el ambiente. Este estimador tiene un recorrido entre -1 (para los recursos que no son consumidos) y +1 (para los recursos que son preferidos), el valor 0 implica que el depredador consume el recurso en la misma proporción en que dicho recurso se encuentra ofertado.

El otro índice utilizado para ponderar la selectividad de los anfibios por las diferentes presas potenciales que ofertó el ambiente fue el índice α (Manly *et al.*, 1972). Esta función no cumple con el requisito de simetría en torno al valor 0 sino en torno al valor $1/m$ (m = número de presas), pero posee la ventaja que la adición de todos los valores de α para un depredador es igual a 1 ($\sum \alpha = \alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3 + \dots + \alpha_m = 1$)

El valor de α se calcula como: $\alpha_1 = \frac{r_i}{n_i} \times \frac{1}{\sum^m (r_j/n_j)}$.

donde r_i y n_i son las proporciones del recurso i en la dieta y ambiente respectivamente (al igual que en la fórmula de Ivlev). El término $\sum^m (r_j/n_j)$ es la sumatoria de los cocientes (r_j/n_j = proporción en la dieta / en el ambiente) desde el recurso 1 hasta el recurso m, este valor es constante para todo los valores de i.

2.4.6 Características del ensamble de depredadores:

Con los valores de los caracteres merísticos de los anfibios capturados fueron calculados las medias y los desvíos standard en cada una de las especies. Se testó la significación de las diferencias que presentaban las tres especies en estos parámetro a través del Análisis de Varianza (ANOVA) y del test de t, considerando diferencias significativas a un valor de α menor a igual a 0,05. Se ajustaron funciones para describir las asociaciones entre las variables largo total, ancho mandibular y peso.

3. RESULTADOS

3.1 CUANTIFICACIÓN DE LA “COMUNIDAD OFERTA”

Fueron determinados un total de 10365 invertebrados pertenecientes a 21 grupos (17 órdenes de artrópodos, larvas, isópodos, crustáceos y anélidos). La tabla 3 resume los valores de las capturas para todo el muestreo discriminados por tajamar y microambiente.

En la tabla 4 se exhiben las proporciones calculadas sobre la abundancia absoluta de cada grupo discriminadas del mismo modo. En esta tabla puede verse que los colémbolos conforman el grupo dominante en la oferta, mientras que los himenópteros, los ácaros y las arañas presentan también valores altos. En el microambiente Pradera inundable de los tres tajamares destaca la presencia de diplópodos. Los valores absolutos se muestran en la tabla I.1 del Apéndice I.

Tabla 3. Número de individuos de invertebrados colectados en las trampas de caída, por microambiente y tajamar.

	Tajamar 6	Tajamar 7	Tajamar 13	TOTAL
Paional	997	906	837	2740
Pradera	1378	1114	932	3424
Terraplén	1270	1961	970	4201
TOTAL	3645	3981	2739	10365

La tabla I.2 del Apéndice I muestra la matriz utilizada para la realización de Análisis Discriminante destinado a explorar las diferencias entre microambientes. Este análisis fue realizado a través del Método Forward Stepwise (adicionando una variable en cada paso). La estructura de las raíces resultantes se muestran en la tabla 5 y las variables del modelo se muestran en la tabla 6.

Tabla 4. Proporciones de individuos de cada grupo de invertebrados contabilizado en las trampas de caída en los tres microambientes de los tres tajamares durante todo el muestreo. Estos valores se representan gráficamente en la figura 8.

	Ta.6 P.	Ta.7 P.	Ta.13 P.	Ta.6 Pi.	Ta.7 Pi.	Ta.13 Pi.	Ta.6 T.	Ta.7 T.	Ta.13 T.
Arañas	0,067	0,058	0,056	0,041	0,064	0,077	0,050	0,044	0,073
Escorpiones	0,000	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000
Opiliones	0,000	0,001	0,000	0,000	0,002	0,000	0,001	0,000	0,000
Ácaros	0,070	0,073	0,039	0,062	0,054	0,029	0,049	0,039	0,014
Quilópodos	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001	0,000
Diplópodos	0,000	0,000	0,001	0,036	0,069	0,052	0,000	0,000	0,000
Colémbolos	0,579	0,564	0,562	0,688	0,511	0,576	0,633	0,622	0,601
Ortópteros	0,002	0,002	0,001	0,004	0,003	0,004	0,001	0,005	0,007
Coleópteros	0,012	0,034	0,012	0,022	0,015	0,014	0,013	0,011	0,006
Himenópteros	0,221	0,228	0,263	0,110	0,241	0,193	0,213	0,237	0,271
Dípteros	0,024	0,012	0,016	0,015	0,020	0,039	0,018	0,005	0,010
Isópteros	0,004	0,000	0,001	0,000	0,002	0,000	0,002	0,021	0,000
Lepidópteros	0,001	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001
Hemípteros	0,003	0,001	0,006	0,001	0,004	0,001	0,002	0,003	0,004
Homópteros	0,009	0,009	0,024	0,004	0,005	0,003	0,008	0,004	0,005
Dictióptera	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,002	0,001	0,000
Tysanópteros	0,004	0,004	0,007	0,007	0,005	0,000	0,002	0,004	0,001
Larvas	0,003	0,007	0,008	0,007	0,004	0,004	0,006	0,002	0,004
Isópodos	0,001	0,002	0,000	0,001	0,001	0,001	0,000	0,002	0,000
Crustáceos	0,000	0,001	0,001	0,002	0,000	0,004	0,001	0,000	0,001
Anélidos	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001	0,001	0,000	0,000

Referencias: Ta.: Tajamar; P.: Pajonal; Pi.: Pradera Inundable; T.: Terraplén.

Como se observa en la tabla 5, las variables himenópteros y coleópteros tienen los mayores pesos en la Raíz 1, mientras que homópteros, dípteros y crustáceos los tienen en la Raíz 2. La representación gráfica de las raíces se ve en la figura 9. Allí se observa que los microambientes se ordenan formando un gradiente entre el Pajonal y el Terraplén.

Tabla 5 Raíces del Análisis Discriminante. Las dos primeras raíces se representan graficamente en la figura 9.

	Raíz 1	Raíz 2
Himenópteros	,522663	,183556
Homópteros	-,104431	,638044
Colémbolos	,300731	-,200709
Dípteros	-,165748	-,441939
Ácaros	-,054146	-,022904
Coleópteros	-,118398	-,120704
Crustáceos	-,141894	-,522746

Tabla 6. Variables incluídas en el modelo del Análisis Discriminante. Se definieron tres grupos en base a los microambientes. Wilks' Lambda: ,73520 approx. F (14,198)=2,3515 p< ,0049

	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (2,99)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
Himenópteros	,795954	,923669	4,090606	,019637	,903207	,096793
Homópteros	,774829	,948852	2,668292	,074358	,786101	,213899
Colémbolos	,835759	,879678	6,770617	,001754	,293873	,706127
Dípteros	,788673	,932197	3,600351	,030948	,706388	,293612
Acaros	,786234	,935089	3,436130	,036076	,362177	,637823
Coleópteros	,753508	,975701	1,232778	,295917	,910855	,089145
Crustáceos	,751666	,978092	1,108713	,334045	,960700	,039300

Se realizó un MANOVA (Análisis Multivariado de Varianza) para testear las diferencias en la “comunidad oferta” entre los microambientes y los tajamares, utilizando los valores de la tabla I.2 del Apéndice I. Para este análisis se tomaron como factores dos variables categóricas: una fue la variable “microambiente” (con los estados Pajonal, Pradera inundable y Terraplén) y otra fue una variable definida para indicar el número de tajamar (también con tres estados). En la listas de variables dependientes se incluyeron sólo aquellas que pudieron ser consideradas para la realización del Análisis Discriminante. Los resultados del MANOVA se resumen en la tabla 7, donde se observa que el único efecto significativo es el tipo de microambiente (efecto 1)

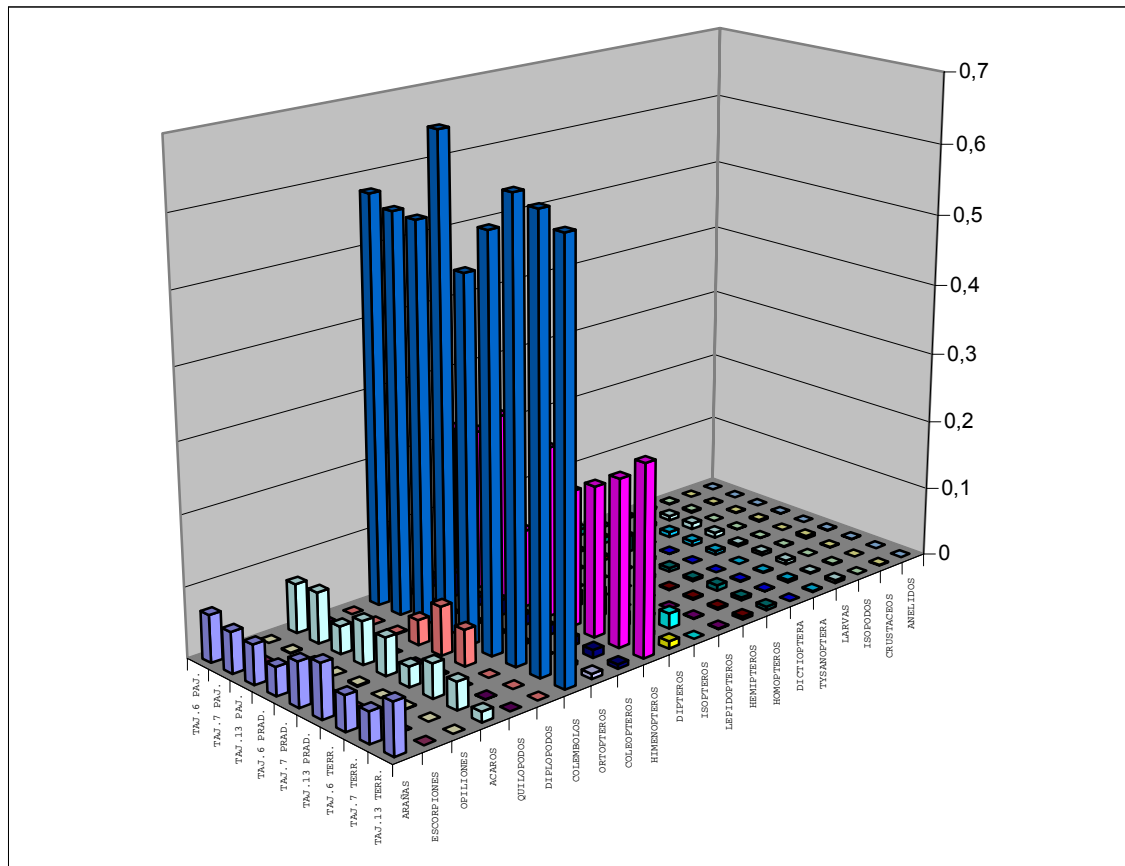


Figura 8. Histograma de frecuencias de individuos en cada tajamar y microambiente (los valores provienen de la tabla 4).

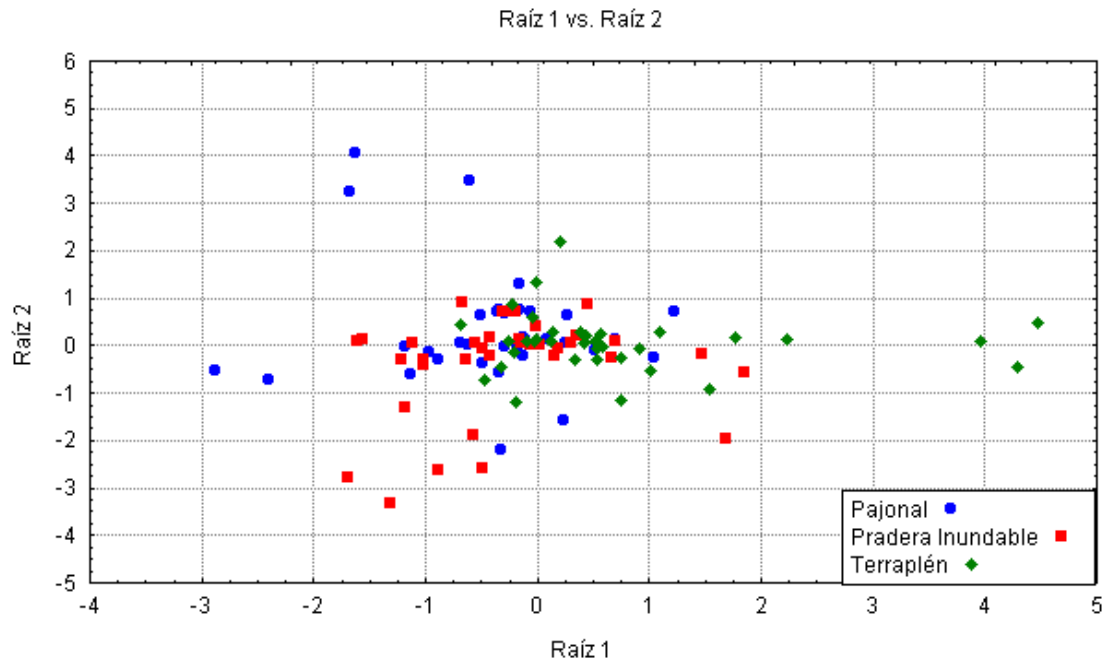


Figura 9. Representación de las dos raíces del Análisis Discriminante (Método Forward Stepwise; F para remover = 0; F para entrar = 1).

Tabla 7. Resumen de los resultados del MANOVA para los tres microambientes y los tres tajamares. El * indica diferencias significativas para $p < 0.05$.

Efecto	Lambda	R	gl1	gl2	P
1	0.705580	1.926099	18	182	0.016243 *
2	0.817586	1.071213	18	182	0.384526
1-2	0.714736	0.892662	36	342	0.649215

Referencias: Efecto 1: Microambiente; Efecto 2: Tajamar.

3.2 CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES AMBIENTALES Y ABUNDANCIA RELATIVA

Las variables ambientales temperatura media mensual y precipitación neta mensual fueron correlacionadas con la variable abundancia relativa para cada una de las especies en estudio utilizando el coeficiente de correlación de Kendall (τ). Los doce valores de temperatura y precipitaciones (uno por cada

mes) se hallan en las tablas 1 y 2 del capítulo correspondiente a Materiales y Método, mientras que la tabla I.3 del Apéndice I contiene los valores de abundancia relativa de cada especie para cada muestreo mensual. Los resultados de estas correlaciones se resumen en la tabla 8.

Tabla 8. Valores del coeficiente de correlación de Kendall, entre las variables ambientales precipitación neta mensual y temperatura media mensual vs. abundancia relativa de las tres especies de anfibios. Cada mes representa una observación. Las diferencias significativas se señalan con *.

Pares	N	τ	Z	p
Lluvia – AHP	12	0.313340	1.418109	0.156159
Lluvia – APF	12	0.344014	1.556934	0.119486
Lluvia – ASE	12	0.297148	1.344828	0.178681
Temp. – AHP	12	0.626680	2.836219	0.004565 *
Temp. – APF	12	0.708264	3.205453	0.001349 *
Temp. – ASE	12	0.617153	2.793103	0.005221 *

Referencias:

N: Número de observaciones (una por cada mes); τ : Tau de Kendall; Z: Estadístico Z; p: Probabilidad; AHP: Abundancia relativa de *Hyla p. pulchella*; APF: Abundancia relativa de *Pseudopaludicola falcipes*; ASE: Abundancia relativa de *Scinax eringiophila*.

Los valores obtenidos justifican realizar los análisis relativos a las interacciones tróficas considerando, además del gradiente ambiental, un gradiente temporal (al menos entre los meses cálidos y fríos); pues la actividad de las especies de anfibios estudiadas parece responder, al menos en parte, a variables climáticas.

3.3 VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA OFERTA DE ARTRÓPODOS

De acuerdo a lo obtenido en el punto 3.1, los tres tajamares constituyen réplicas de los microambientes, y éstos contienen un gradiente con la secuencia Terraplén – Pradera inundable - Pajonal. Se realizó la descripción de la oferta en cada uno de los microambientes para toda la muestra con los

gráficos de torta de las figuras 10, 11 y 12, donde se representan gráficamente las ofertas. Las tablas de valores de estos gráficos se encuentran en la tabla I.4 del Apéndice I.

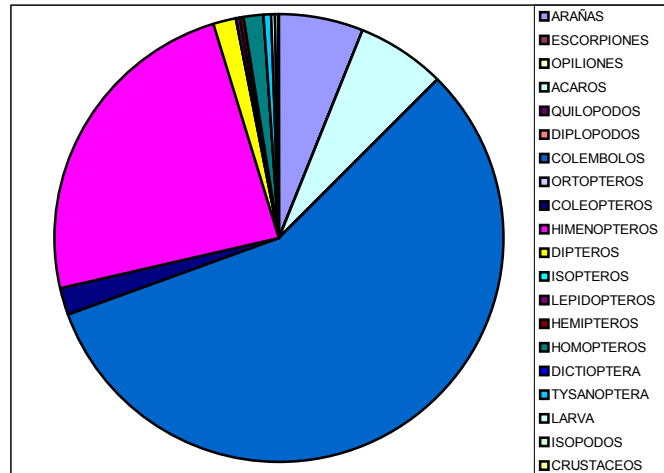


Figura 10. Oferta de presas en el microambiente Pajonal.

Como se observa en las figuras 10 – 12, los colémbolos constituyen el ítem más ofertado, seguidos por los himenópteros, los ácaros y las arañas. En el microambiente Pradera inundable se destacan los diplópodos, un hecho ya señalado al comentar los resultados mostrados en la tabla 4.

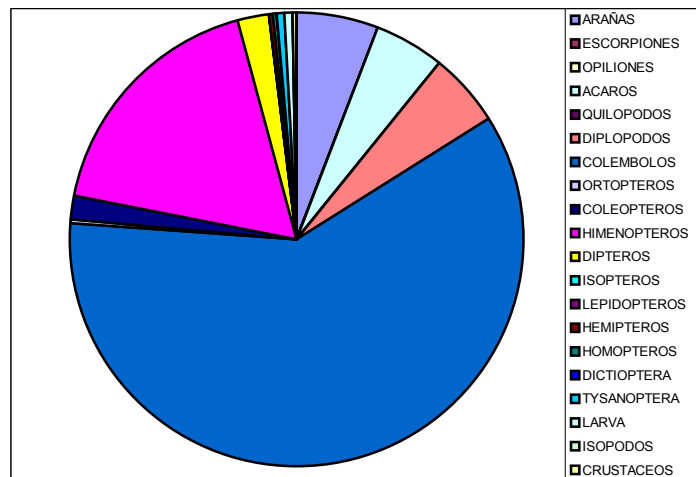


Figura 11. Oferta de presas en el microambiente Pradera Inundable

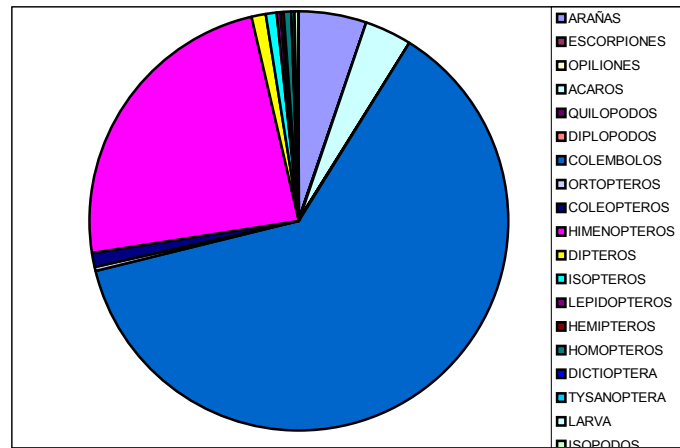


Figura 12. Oferta de presas en el microambiente Terraplén.

En las figuras 13 y 14 se representa la composición de la comunidad oferta durante la época cálida y la época fría respectivamente. Los cuadros de valores respectivos se muestran en la Tabla I.5 del Apéndice I. Al observar estas dos figuras puede apreciarse un aumento porcentual de la oferta de colémbolos y diplópodos en la época fría, a expensas de una disminución de los himenópteros y las arañas.

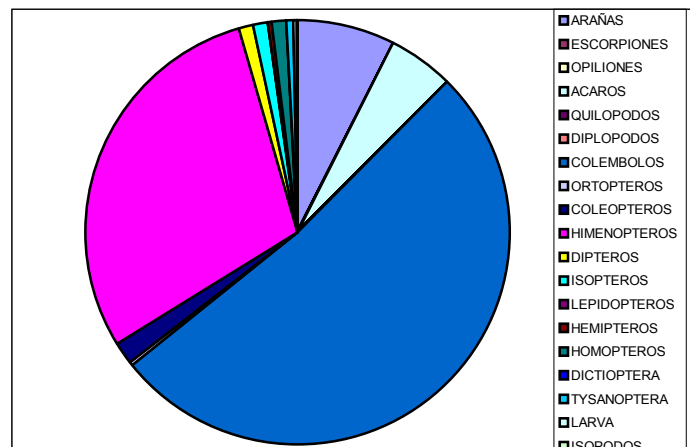


Figura 13. Oferta de presas durante la época cálida (enero - marzo, y octubre - diciembre de 1999).

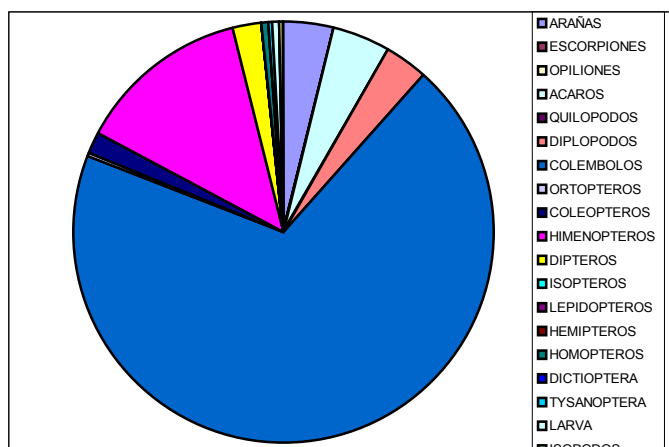


Figura 14. Oferta de presas durante la época fría (abril - setiembre de 1999).

3.4 TAMAÑO DE MUESTRA PARA EL ANÁLISIS DE LA “COMUNIDAD PRESAS”

Tal como se detalló en el capítulo de Material y Métodos se construyeron gráficos de diversidad acumulada para verificar que la muestra de estómagos analizada superase la muestra mínima. La Tabla I.6 del Apéndice I muestra los valores de diversidad acumulada, y las Figuras 15, 16 y 17 constituyen la representación gráfica de estos valores.

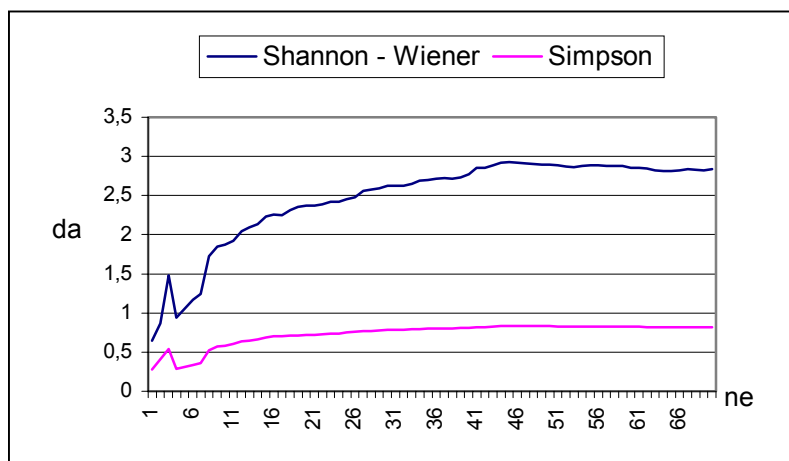


Figura 15. Representación gráfica de la diversidad acumulada en los contenidos estomacales de *Hyla pulchella pulchella* según los índices de Shannon – Wiener y de Simpson. Referencias: da, diversidad acumulada; ne, número de estómagos.

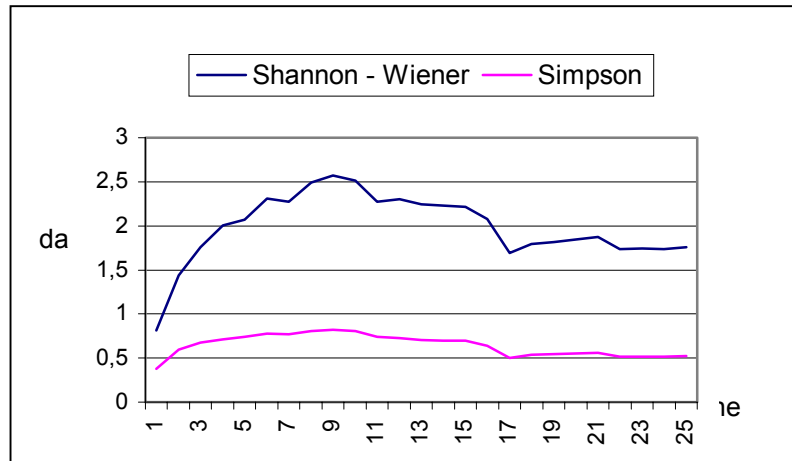


Figura 16. Representación gráfica de la diversidad acumulada en los contenidos estomacales de *Pseudopaludicola falcipes* según los índices de Shannon – Wiener y de Simpson. Referencias: da, diversidad acumulada; ne, número de estómagos.

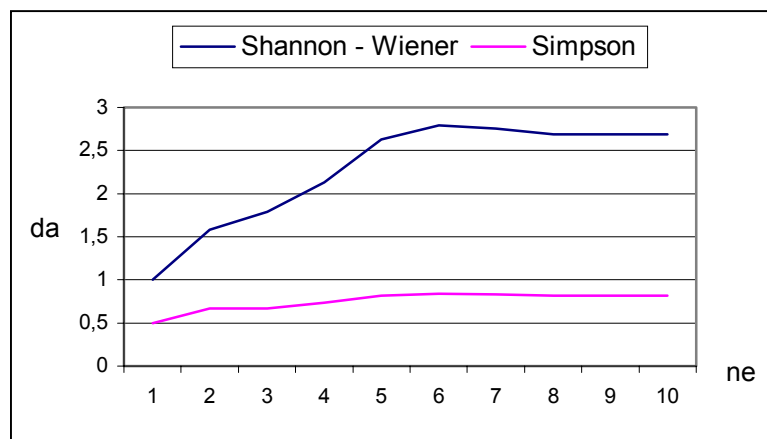


Figura 17. Representación gráfica de la diversidad acumulada en los contenidos estomacales de *Scinax eringiophila* según los índices de Shannon – Wiener y de Simpson. Referencias: da, diversidad acumulada; ne, número de estómagos.

En las figuras 15 – 17 en las tres especies fueron superados los valores asintóticos de muestra mínima. Estos valores se situaron en 40 ejemplares aproximadamente para *Hyla pulchella pulchella* y en 17 para *Pseudopaludicola falcipes*, en ambos casos superiores a los de Basso (1990). En *Scinax eringiophila* se estabilizó a los seis ejemplares, valor similar a los encontrados para *Scinax nasicus* por Duré (1999) y Peltzer & Lajmanovich (1999).

3.5 COMPOSICIÓN DE LA “COMUNIDAD PRESA”

La dieta de las especies se describió utilizando un gráfico circular con las frecuencias relativas para cada una de las especies (tabla 9), utilizando el total de la muestra obtenida durante todo el trabajo de campo (figuras 18, 19 y 20).

Tabla 9. Valores de las frecuencias absolutas para cada grupo de presa en las tres especies de anfibios.

Tipo de Presa \ Especie	<i>H. p. pulchella</i>	<i>P. falcipes</i>	<i>S. eringiophila</i>
	(n = 70)	(n = 25)	(n = 10)
Arañas	73	4	3
Ácaros	0	11	0
Colémbolos	2	173	2
Ortópteros	6	0	0
Coleópteros	26	6	1
Himenópteros	46	13	8
Dípteros	66	25	1
Lepidópteros	3	0	5
Hemípteros	2	1	0
Homópteros	7	12	0
Dictióptera	2	0	0
Larvas	13	0	3
Isópodos	10	0	0

Referencias: n: tamaño de la muestra (números de ejemplares colectados)

Como puede verse en las figuras 18 – 20 y en la tabla 9, los ítems más frecuentes en la dieta de *H. p. pulchella* fueron las arañas, seguidas por los dípteros, himenópteros y coleópteros, respectivamente. En *P. falcipes* el grupo dominante fueron los colémbolos, seguidos por los dípteros, mientras que para *S. eringiophila* el grupo más consumido lo constituyeron los himenópteros, seguidos por los lepidópteros, las larvas y las arañas.

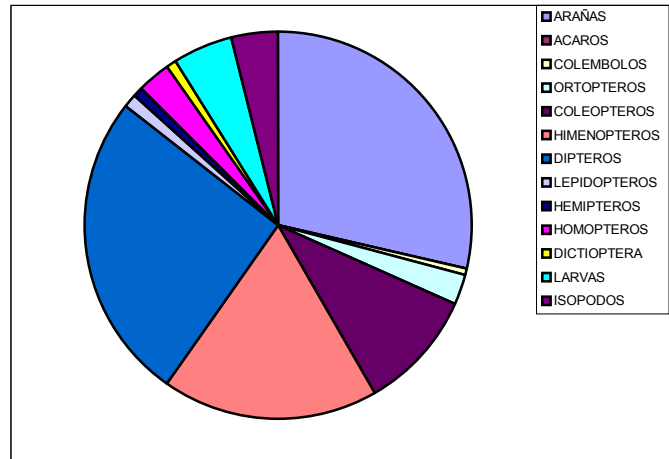


Figura 18. Composición de la dieta de *H. p. pulchella*.

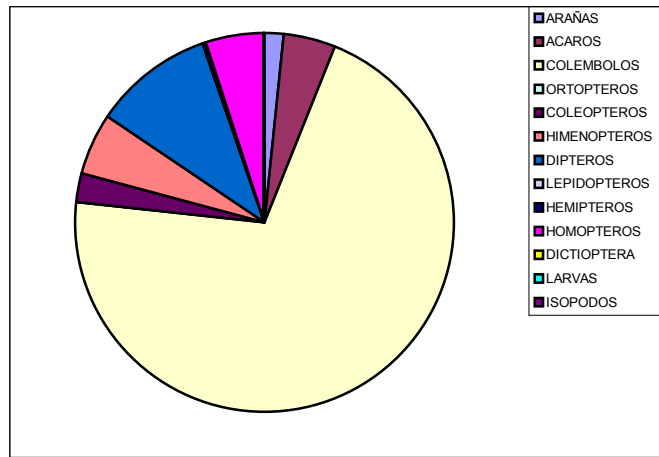


Figura 19. Composición de la dieta de *P. falcipes*.

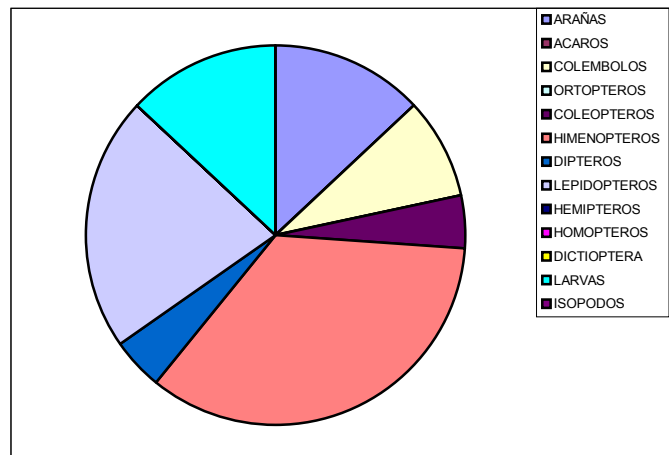


Figura 20. Composición de la dieta de *S. eringiophila*.

3.5.1 Variación espacial de la “comunidad presa”

Se analizó la composición de la dieta de las tres especies en cada uno de los microambientes en que se encontraba presente. Los resultados se resumen en la tabla 10 y se representan en las figuras 21 a 27. No se presentan valores para *Scinax eringiophila* en el microambiente Terraplén por no hallarse ejemplares de esa especie en dicho microambiente. Tampoco se muestran valores de *Pseudopaludicola falcipes* para el microambiente Pajonal por hallarse representado en la muestra por un sólo ejemplar proveniente de dicho microambiente.

Tabla 10. Frecuencias absolutas de presas discriminadas por especie y microambiente para todo el período de estudio.

Especie Microambiente	<i>H. p. pulchella</i>			<i>P. falcipes</i>		<i>S. eringiophila</i>	
	P.	Pi.	T.	Pi.	T.	P.	Pi.
Tipo de presa							
Arañas	20	30	23	4	0	0	3
Ácaros	0	0	0	5	6	0	0
Colémbolos	0	2	0	120	53	2	0
Ortópteros	2	2	2	0	0	0	0
Coleópteros	6	10	10	6	0	1	0
Himenópteros	34	10	2	12	0	3	5
Dípteros	19	26	21	23	1	1	0
Lepidópteros	3	0	0	0	0	3	2
Hemípteros	0	0	2	1	0	0	0
Homópteros	0	4	3	12	0	0	0
Dictióptera	1	1	0	0	0	0	0
Larvas	3	7	3	0	0	3	0
Isópodos	3	1	6	0	0	0	0

Referencias: P.: Pajonal; Pi.: Pradera Inundable; T.: Terraplén.

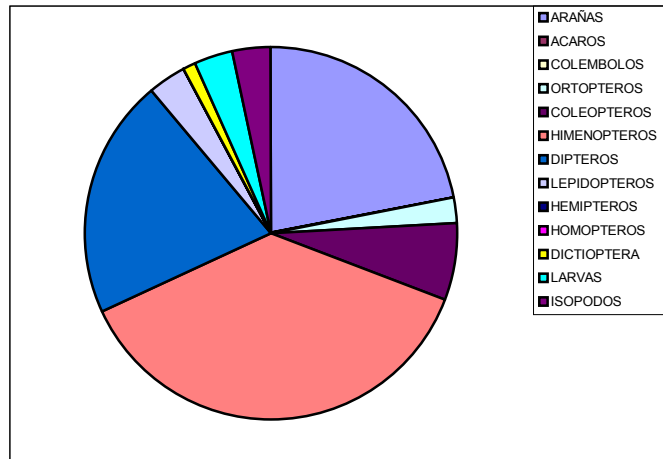


Figura 21: Composición de la dieta de *H. p. pulchella* en el Pajonal

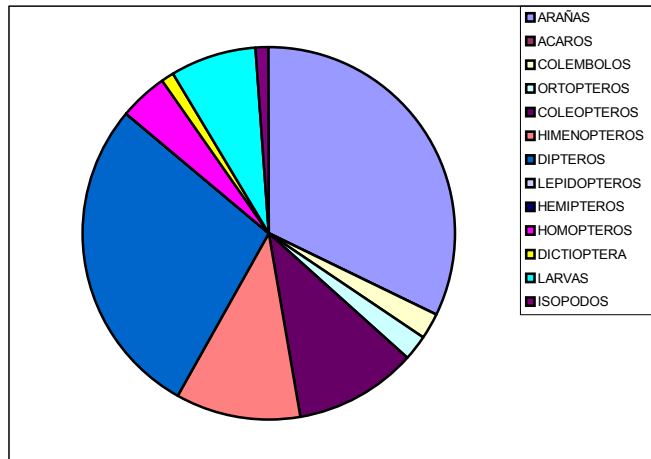


Figura 22. Composición de la dieta de *H. p. pulchella* en el Pradera Inundable

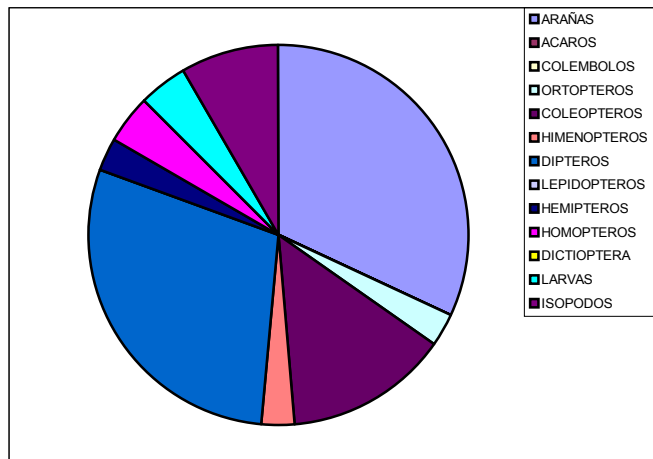


Figura 23. Composición de la dieta de *H. p. pulchella* en el Terraplén

En la tabla 10 y en las figuras 21 – 23 se puede observar que la dieta de *H. p. pulchella* está conformada en gran parte por arañas, dípteros e himenópteros, aunque este último grupo es muy poco consumido en el microambiente Terraplén.

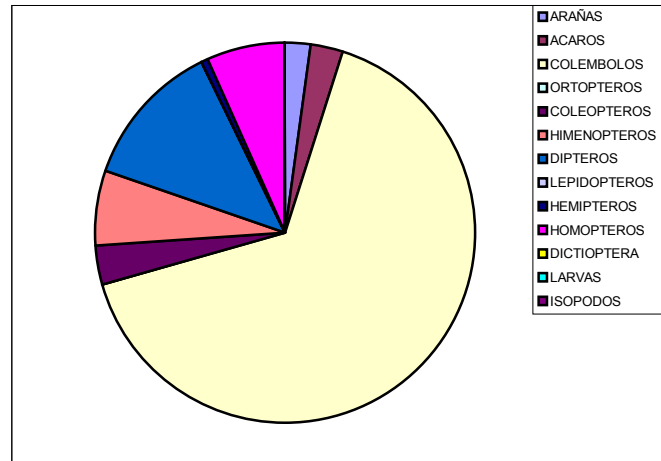


Figura 24. Composición de la dieta de *P. falcipes* en el Pradera Inundable

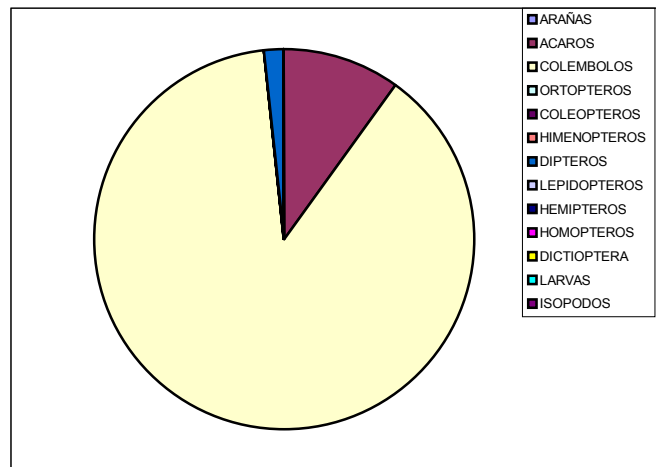


Figura 25. Composición de la dieta de *P. falcipes* en el Terraplén

La especie *P. falcipes* consume mayoritariamente colémbolos (tabla 10, figuras 24 y 25), aunque en el microambiente Pradera inundable integra muchos más ítems que en el microambiente Terraplén.

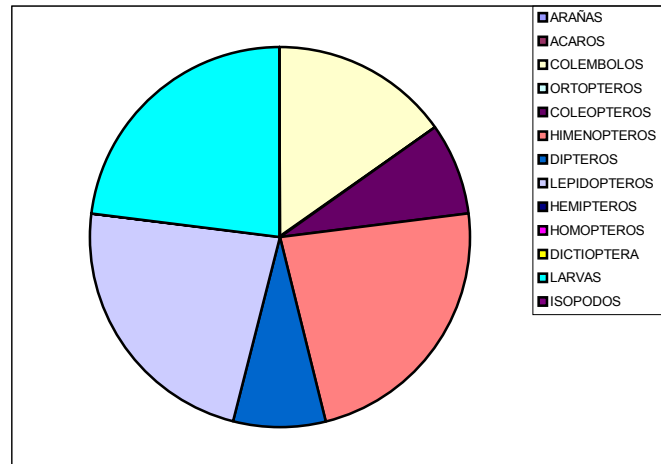


Figura 26. Composición de la dieta de *S. eringiophila* en el Pajonal.

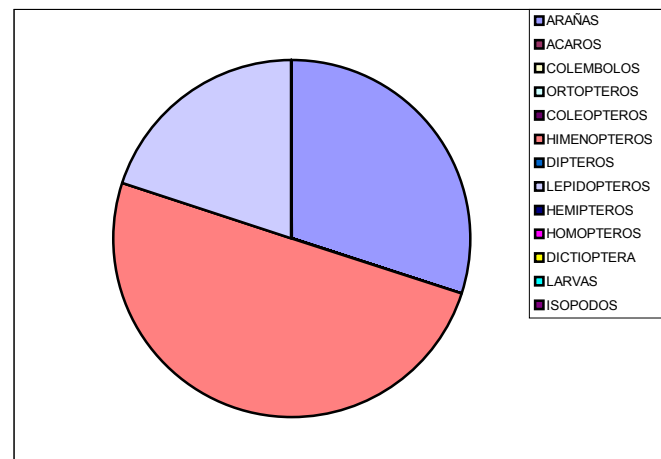


Figura 27. Composición de la dieta de *S. eringiophila* en el Pradera Inundable

Las figuras 26 y 27 muestran la composición de la dieta de *S. eringiophila*. Puede observarse que la dieta de esta especie es más rica en ítems en el microambiente Pajonal que en el microambiente Pradera inundable. Los himenópteros y lepidópteros siempre están presentes. Las arañas sólo lo están en el microambiente Pradera inundable y los colémbolos, coleópteros, dípteros y larvas, sólo en el microambiente Pajonal.

3.5.2 Variación temporal de la “comunidad presa”

Tal como fue detallado en Materiales y Métodos, el período de estudio fue dividido en dos, un período frío y un período cálido. Para la especie *S.*

eringiophila no fue posible realizar este análisis pues todos los ejemplares fueron colectados en el período cálido. Los resultados de este análisis se presentan en la tabla 11 y se grafican en las figuras 28 - 31.

Tabla 11. Frecuencias absolutas de presas discriminadas por especie y período para todo el estudio.

Especie	<i>H. p. pulchella</i>		<i>P. falcipes</i>	
	Cálido	Frío	Cálido	Frío
Período				
Tipo de presa				
Arañas	29	44	2	2
Ácaros	0	0	6	5
Colémbolos	0	2	70	103
Ortópteros	3	3	0	0
Coleópteros	7	19	6	0
Himenópteros	44	2	10	3
Dípteros	27	39	17	8
Lepidópteros	3	0	0	0
Hemípteros	0	2	1	0
Homópteros	3	4	8	4
Dictióptera	2	0	0	0
Larvas	3	10	0	0
Isópodos	0	10	0	0

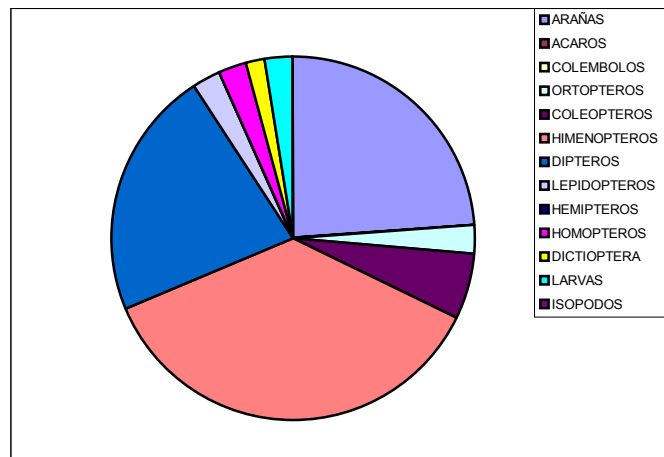


Figura 28: Composición de la dieta de *H. p. pulchella* en el período cálido

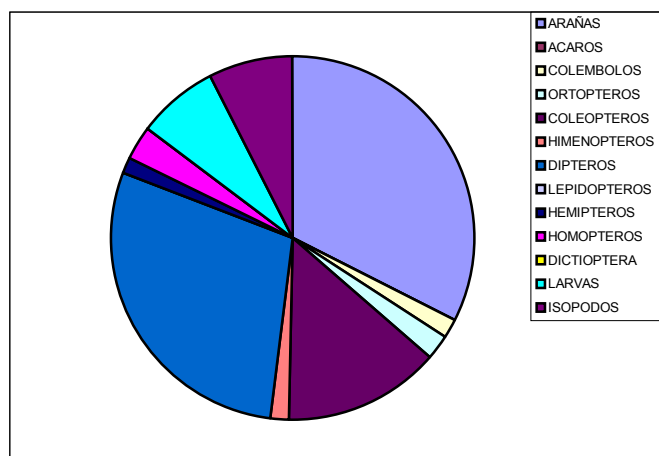


Figura 29: Composición de la dieta de *H. p. pulchella* en el período frío

Los cambios más llamativos en la composición de la dieta de *H. p. pulchella* en el gradiente temporal, son la baja utilización de los himenópteros como recurso trófico durante la época fría, y el aumento en esta época de la utilización de recursos como coleópteros, larvas e isópodos (figuras 28 y 29).

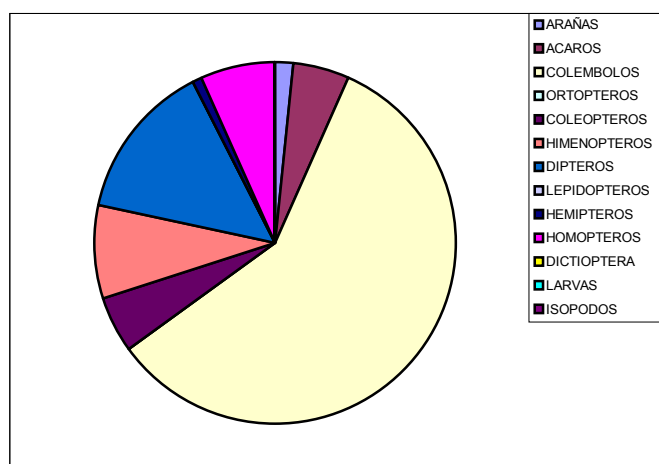


Figura 30. Composición de la dieta de *P. falcipes* en el período cálido.

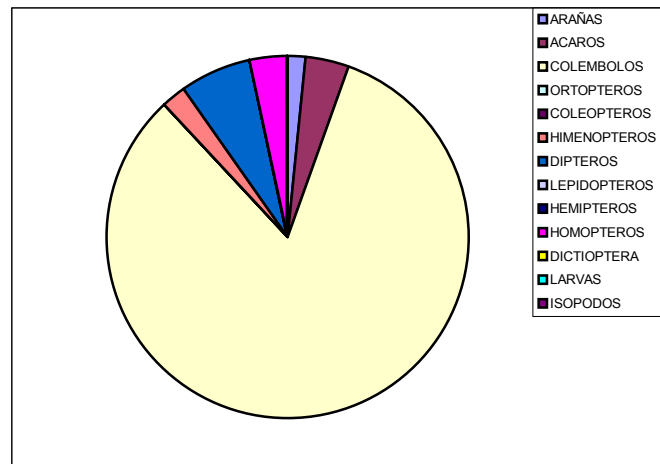


Figura 31. Composición de la dieta de *P. falcipes* en el período frío.

La variación temporal en la dieta de *P. falcipes* es menos notoria que en la de *H. p. pulchella*. En las figuras 30 y 31 se observa que el ítem dominante en la dieta de este leptodactílido lo constituyen los colémbolos. La variación en el gradiente temporal se reduce a los cambios en la proporción de dicho ítem en cada uno de los períodos.

3.6 AMPLITUD Y SOLAPAMIENTO DE NICHOS TRÓFICOS

Una vez que se obtuvo una representación gráfica asintótica para asegurar un tamaño de muestra mínima se procedió al cálculo de la amplitud y el solapamiento de nicho trófico entre las tres especies de anfibios. La amplitud fue calculada utilizando los Índices Estandarizados de Shannon - Wiener y Levins (Tabla 12) . Para el cálculo del solapamiento de nicho se utilizó el Índice Simétrico de Pianka (Tabla 13), ya detallado en Materiales y Métodos.

Tabla 12. Valores de amplitud del nicho trófico de las tres especies estudiadas calculados en base a los Índices de Shannon- Wiener Estandarizado y de Levins Estandarizado, para todo el período de estudio.

ESPECIE	Shannon	Levins
<i>H. p. pulchella</i>	0,75584	0,37266
<i>P. falcipes</i>	0,52993	0,13339
<i>S. eringiophila</i>	0,88157	0,61357

Tabla 13. Valores de solapamiento de nicho entre las tres especies estudiadas calculados en base al Índice Simétrico de Pianka para todo el período de estudio.

	<i>H. p. pulchella</i>	<i>P. falcipes</i>	<i>S. eringiophila</i>
<i>H. p. pulchella</i>	1	0,15660785	0,6115654
<i>P. falcipes</i>	0,15660785	1	0,2632327
<i>S. eringiophila</i>	0,6115654	0,2632327	1

Como puede observarse en la tabla 12 la mayor amplitud trófica la exhibe *S. eringiophila*, mientras que *P. falcipes* es la especie cuya dieta parece más especializada. Respecto a los valores de solapamiento de nicho trófico (tabla 13), los mayores corresponden al par *H. p. pulchella* – *S. eringiophila*.

3.6.1 Variación de la amplitud y el solapamiento en el espacio

Se realizaron los cálculos de amplitud y solapamiento de nicho trófico para cada especie en cada uno de los microambientes ocupados por las mismas. Los resultados de estos cálculos para amplitud de nicho se disponen en la tabla 14 y los de solapamiento en la tabla 15. Debido a la ausencia de *S. eringiophila* en el microambiente Terraplén y el hallazgo sólo ocasional de *P. falcipes* en el microambiente Pajonal explicados en el punto anterior no se presentan cálculos para estas especies en estos microambientes.

Tabla 14. Valores de amplitud de nicho calculados en base a los Índices de Shannon-Wiener estandarizado y de Levins estandarizado, para las tres especies estudiadas en cada uno de los microambientes.

Especie	Microambiente	Shannon	Levins
<i>H. p. pulchella</i>	Pajonal	0,76374	0,39647
	Pradera inundable	0,77890	0,40807
	Terraplén	0,80494	0,44542
<i>P. falcipes</i>	Pradera inundable	0,58532	0,16993
	Terraplén	0,37145	0,13247
<i>S. eringiophila</i>	Pajonal	0,94752	0,82424
	Pradera inundable	0,93723	0,81579

Tabla 15. Valores de solapamiento de nicho trófico calculados en base el Índice Simétrico de Pianka en cada microambiente donde las especies estudiadas solapan espacialmente.

Especies\Microambientes	P.	Pi.	T.
<i>H. p. pulchella</i> / <i>P. falcipes</i>	*****	0,22289	0,01557
<i>H. p. puchella</i> / <i>S. eringiophila</i>	0,56654	0,52788	*****
<i>P. falcipes</i> / <i>S. eringiophila</i>	*****	0,09444	*****

Referencias: P.: Pajonal; Pi.: Pradera Inundable; T.: Terraplén.

Como puede observarse en la tabla 14 y ya fue comentado para la tabla 12, los valores de amplitud de nicho trófico más altos corresponden a *S. eringiophila*. Las dos especies de hílidos mantienen valores similares para este parámetro en los distintos microambientes, mientras que *P. falcipes* exhibe valores sensiblemente mayores para el microambiente Pradera inundable respecto al microambiente Terraplén

Por otra parte, la tabla 15 exhibe resultados congruentes con la tabla 13, donde las dos especies de hílidos son las que tienen los valores de solapamiento de nicho trófico más alto en los microambientes donde coexisten. Un resultado interesante y cuyo significado será discutido más adelante, es el aumento en el solapamiento entre *H. p. pulchella* y *P. falcipes* en el microambiente Pradera inundable con respecto al observado en el microambiente Terraplén.

3.6.2 Variación de la amplitud y el solapamiento en el tiempo

Se realizaron también los cálculos de amplitud y solapamiento de nicho trófico para cada especie en los dos períodos definidos en el estudio. Los resultados de los cálculos de amplitud de nicho se disponen en la Tabla 16 y los de solapamiento en la tabla 17. Tal como se explicó en el punto anterior *S. eringiophila* sólo fue colectada en el período cálido, por lo tanto no pudo ser

tomada en cuenta para los cálculos de amplitud trófica y solapamiento de nicho trófico durante los meses fríos.

Tabla 16. Valores de amplitud de nicho calculados en base a los Índices de Shannon-Wiener estandarizado y de Levins estandarizado, para las tres especies estudiadas en los períodos cálido y frío.

Especie	Período	Shannon	Levins
<i>H. p. pulchella</i>	Cálido	0,74834	0,38407
	Frío	0,76511	0,38827
<i>P. falcipes</i>	Cálido	0,66681	0,23599
	Frío	0,40743	0,09132
<i>S. eringiophila</i>	Cálido	0,88157	0,61357

Tabla 17. Valores de solapamiento de nicho trófico entre las tres especies estudiadas, calculados en base al Índice Simétrico de Pianka, para los períodos cálido y frío. Fueron excluidos de los cálculos los pares de especies que no solapan temporalmente.

Especies\Época	Cálido	Frío
<i>H. p. pulchella</i> / <i>P. falcipes</i>	0,23154013	0,42934402
<i>H. p. puchella</i> / <i>S. eringiophila</i>	0,77977215	*****
<i>P. falcipes</i> / <i>S. eringiophila</i>	0,31787781	*****

Los valores de la tabla 16, que muestran la fluctuación de la amplitud del nicho trófico en dos períodos distintos, muestran que ***H. p. pulchella*** parece tener una amplitud bastante constante, mientras que en ***P. falcipes*** se observa una disminución de la amplitud en los meses fríos. En la tabla 17, donde se resumen los valores de solapamiento de nicho trófico en los dos períodos, puede observarse un aumento del solapamiento entre el par ***H. p. pulchella* – *P. falcipes*** en los meses fríos.

3.7 PREFERENCIA ALIMENTARIA

En la tabla 18 se muestran los resultados del cálculo de preferencia alimentaria de las tres especies de anfibios estudiadas cuantificada a través de los índices de preferencia de Ivlev y α de Manly.

En esta tabla puede observarse que tanto *H. p. pulchella* como *S. eringiophila* presentan un importante nivel de “rechazo” por los colémbolos (un hecho que no ocurre con *P. falcipes*), mientras que comparten preferencias altas por lepidópteros y larvas.

A excepción de los himenópteros y los colémbolos, *H. p. pulchella* exhibe preferencia alta por el resto de los ítems que consume. Excluyendo a los resultados ya comentados para *S. eringiophila* y *P. falcipes* (colémbolos, lepidópteros y larvas), estas dos especies tienen preferencias moderadas por el resto de sus presas.

Tabla 18. Valores de preferencia alimentaria calculados en base a los índices de Ivlev y α de Manly, para las tres especies estudiadas.

Especie	<i>H. p. pulchella</i>		<i>P. falcipes</i>		<i>S. eringiophila</i>	
	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly
Arañas	0,6688	0,0355	-0,5523	0,0154	0,3948	0,0055
Acaros	*	*	-0,0304	0,0502	*	*
Colémbolos	-0,9743	0,0001	0,0808	0,0628	-0,7471	0,0003
Ortópteros	0,7542	0,0502	*	*	*	*
Coleópteros	0,7402	0,0471	0,2352	0,0862	0,4828	0,0068
Himenópteros	-0,0941	0,0058	-0,6071	0,0131	0,2315	0,0038
Dípteros	0,8809	0,1112	0,7242	0,3337	0,4541	0,0063
Lepidópteros	0,9058	0,1423	*	*	0,9947	0,8885
Hemípteros	0,4722	0,0196	0,1860	0,0778	*	*
Homópteros	0,5811	0,0266	0,7423	0,3609	*	*
Dictiópteros	0,9058	0,1423	*	*	*	*
Larvas	0,8718	0,1028	*	*	0,9481	0,0888
Isópodos	0,9565	0,3163	*	*	*	*

3.7.1 Variación espacial de la preferencia alimentaria

En base a los índices de preferencia ya descritos se procedió al cálculo de este parámetro en los tres microambientes en estudio, para detectar posibles cambios en estas preferencias en los distintos ambientes. Los resultados se muestran en la tabla 19.

Tabla 19. Valores de preferencia alimentaria calculados en base a los índices de Ivlev y α de Manly, para las tres especies estudiadas en cada uno de los microambientes.

Especie	<i>Hyla p. pulchella</i>					
	Pajonal		Prad. Inund.		Terraplén	
Microambiente	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly
Arañas	0,5653	0,0359	0,6945	0,0525	0,7180	0,0289
Colémbolos	*	*	-0,9308	0,0003	*	*
Ortópteros	0,8465	0,1201	0,7196	0,0580	0,7454	0,0326
Coleópteros	0,5458	0,0340	0,7196	0,0580	0,8596	0,0629
Himenópteros	0,2248	0,0158	-0,2405	0,0058	-0,7911	0,0006
Dípteros	0,8450	0,1188	0,8492	0,1160	0,9321	0,1352
Lepidópteros	0,9356	0,3002	*	*	*	*
Hemípteros	*	*	*	*	0,8133	0,0461
Homópteros	*	*	0,8150	0,0928	0,7674	0,0361
Dictióptera	1,0000	*	0,9471	0,3481	*	*
Larvas	0,7652	0,0750	0,8830	0,1523	0,9125	0,1038
Isópodos	0,9356	0,3002	0,8492	0,1160	0,9830	0,5537
Especie	<i>Pseudopaludicola falcipes</i>					
Microambiente	Prad. Inund.		Terraplén			
Indice	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly		
Arañas	-0,4536	0,0139	*	*		
Acaros	-0,2957	0,0201	0,4655	0,4736		
Colémbolos	0,0442	0,0404	0,1742	0,2456		
Coleópteros	0,3031	0,0691	*	*		
Himenópteros	-0,4563	0,0138	*	*		
Dípteros	0,6930	0,2037	0,2384	0,2808		
Hemípteros	0,4007	0,0864	*	*		
Homópteros	0,8747	0,5527	*	*		
Especie	<i>Scinax eringiophila</i>					
Microambiente	Pajonal		Prad. Inund.			
Indice	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly		
Arañas	*	*	0,6753	0,6444		
Colémbolos	-0,5746	0,0010	*	*		
Coleópteros	0,5977	0,0146	*	*		
Himenópteros	-0,0122	0,0036	0,4801	0,3556		
Dípteros	0,6286	0,0161	*	*		
Lepidópteros	0,9905	0,7718	*	*		
Larvas	0,9627	0,1930	*	*		

La tabla 19 presenta resultados congruentes con la tabla 18. *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* exhiben un alto grado de “rechazo” por los colémbolos y altas

preferencias por lepidópteros y larvas en los microambientes donde consumen estos ítems. Una variante interesante en los valores de preferencia alimentaria discriminados por microambientes, es el descenso de este parámetro observado en *H. p. pulchella* para el ítem himenópteros en el microambiente Terraplén.

3.7.2 Variación temporal de la preferencia alimentaria

La preferencia alimentaria también fue calculada dividiendo la muestra total entre aquellos ejemplares colectados en los períodos cálido y frío. Los resultados para las dos especies de anfibios presentes en ambos períodos se reúnen en la tabla 20.

De los resultados exhibidos en esta última tabla se destaca la ausencia de colémbolos en la época cálida y el alto nivel de “rechazo” por este ítem en la época fría para *H. p. pulchella*. A excepción de los colémbolos y los himenópteros, el resto de las presas son consumidas con un alto grado de preferencia en la época fría por *H. p. pulchella*. Para *P. falcipes* los colémbolos y los ácaros son presas consumidas en una proporción aproximadamente igual a la ofertada por el ambiente. Para el resto de las presas este leptodactílido muestra altas preferencias (época cálida, coleópteros, dípteros, hemípteros y homópteros; época fría, dípteros, homópteros), o altos niveles de “rechazo” (en ambas épocas, arañas e himenópteros).

Los valores de preferencia para *Scinax eringiophila* en el período cálido (calculados con la oferta de este período) se muestran en la Tabla 21. Una vez más se evidencia un “rechazo” por el ítem colémbolos y una alta preferencia por los ítem lepidópteros y larvas (resultados congruentes con los de la tabla 18).

Tabla 20. Valores de preferencia alimentaria calculados en base a los Índices de Ivlev y α de Manly para las dos especies presentes en ambos períodos.

Especie	<i>Hyla p. pulchella</i>			
	Cálido		Frío	
Período	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly
Arañas	0,5295	0,0348	0,7900	0,0502
Colémbolos	*	*	-0,9581	0,0001
Ortópteros	0,7383	0,0711	0,7760	0,0467
Coleópteros	0,5938	0,0420	0,8003	0,0531
Himenópteros	0,1041	0,0132	-0,8000	0,0007
Dípteros	0,9014	0,2064	0,8619	0,0794
Lepidópteros	0,9275	0,2844	*	*
Hemípteros	*	*	0,8500	0,0726
Homópteros	0,4374	0,0273	0,7310	0,0379
Dictiópteros	0,9136	0,2370	*	*
Larva	0,7731	0,0837	0,9023	0,1147
Isópodos	*	*	0,9786	0,5447

Especie	<i>Pseudopaudicola falcipes</i>			
	Cálido		Frío	
Período	Ivlev	Manly	Ivlev	Manly
Arañas	-0,6312	0,0084	-0,4100	0,0331
Acaros	-0,0058	0,0365	-0,0549	0,0710
Colémbolos	0,0616	0,0418	0,0873	0,0944
Coleópteros	0,5445	0,1253	*	*
Himenópteros	-0,5596	0,0104	-0,6949	0,0143
Dípteros	0,8490	0,4522	0,4985	0,2367
Hemípteros	0,3200	0,0717	*	*
Homópteros	0,7458	0,2537	0,7484	0,5506

Tabla 21. Valores de preferencia alimentaria calculados en base a los índices de Ivlev y α de Manly para *Scinax eringiophila* en el período cálido (la oferta considera es sólo la de este período).

Índice	Ivlev	Manly
Arañas	0,2778	0,0062
Colémbolos	-0,7114	0,0006
Coleópteros	0,4935	0,0104
Himenópteros	0,0821	0,0042
Dípteros	0,5796	0,0132
Lepidópteros	0,9915	0,8206
Larva	0,9525	0,1448

3.8 ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Los valores de las variables morfométricas largo total y ancho mandibular y el peso, tomados en todos los ejemplares durante los trabajos de campo, se muestran resumidos en la tabla 22. Las variaciones espaciales y temporales en el ensamble de depredadores se resumen en las tablas 23 y 24.

Tabla 22. Valores de las variables morfométricas, peso, abundancia y riqueza de la dieta para las tres especies de anfibios estudiadas.

Especies	Par	P	L	Am	NP	Ni
H. p. pulchella (n = 106)	X	3,1274	36,0047	10,6274	2,5094	1,3302
	S	1,1444	6,7553	2,0202	3,9018	1,2852
P. falcipes (n = 25)	X	0,4000	15,3640	4,8640	10,2800	2,6800
	S	0,2082	2,0328	0,8251	12,2764	0,8524
S. eringiophila (n = 15)	X	2,3067	32,8333	10,2667	1,9333	1,3333
	S	0,7667	6,3899	1,8615	1,8696	1,1751

Referencias. Par: Parámetros (x = media y s = *desvío estándar*); P: Peso; L: largo; Am: ancho mandibular; NP: número de presas; ni: número de ítems.

Tabla 23. Variación espacial de los parámetros de las variables morfométricas, peso, abundancia y riqueza de la dieta para las tres especies de anfibios estudiadas.

ESPECIES	Mic	Par	P	L	A m	NP	n i
H. p. pulchella	Pajonal (n = 39)	x	2,7923	33,3974	9,7821	2,4103	0,9744
		s	1,4141	9,0486	2,7275	5,0976	0,9864
	P. inund. (n = 41)	x	3,2049	37,1585	11,0317	2,3171	1,4878
		s	0,9649	5,0644	1,4343	2,7426	1,3439
Terraplén (n = 26)	x	3,5077	38,0962	11,2577	2,9615	1,6154	
	s	0,7975	2,9727	0,8636	3,4812	1,4987	
P. falcipes	P, inund. (n = 22)	x	0,4130	15,4870	4,8957	8,5652	2,7391
		s	0,2074	2,0229	0,8536	10,5176	0,8100
	Terraplén (n = 3)	x	0,2500	13,9500	4,5000	30,0000	2,0000
		s	0,2121	2,1920	0,1414	18,3848	1,4142
S. eringiophila	Pajonal (n = 7)	x	1,9000	30,3857	9,1714	2,5714	1,7143
		s	0,9129	8,9053	2,1739	1,9024	1,2536
	P. inund. (n = 8)	x	2,6714	35,3143	11,3857	1,5714	1,1429
		s	0,4192	1,3372	0,7034	1,8127	1,0690

Referencias: Mic: Microambiente; Par: Parámetros (x = media y s = *desvío estándar*); P: Peso; L: largo; Am: ancho mandibular; NP: número de presas; ni: número de ítems.

En la tabla 24 se observa claramente que tanto en *H. p. pulchella* como en *P. falcipes* los ejemplares son de mayor talla en la época fría. Esta comparación no es posible en *S. eringiophila*, ya que esta especie sólo está presente en la época cálida.

Tabla 24. Variación temporal de los parámetros de las variables morfométricas, peso, abundancia y riqueza de la dieta para las dos especies de anfibios presentes en el período frío.

Especies	Período	Par	P	L	A m	NP	Ni
<i>H. p. pulchella</i>	Cálido	x	2,7418	34,4145	10,0618	2,3818	1,1273
		s	1,2381	8,5926	2,5405	4,4700	1,0896
	Frío	x	3,5431	37,7196	11,2373	2,6471	1,5490
		s	0,8689	3,2112	0,9321	3,2176	1,4466
<i>P. falcipes</i>	Cálido	x	0,3588	14,9706	4,8059	7,6471	2,8235
		s	0,2238	2,0925	0,8700	9,5325	0,8828
	Frío	x	0,4875	16,2000	4,9875	5,8750	2,3750
		s	0,1458	1,7279	0,7605	6,0128	0,7440

Referencias: Par: Parámetros (x = media y s = desvío estándar); P: Peso; L: largo; Am: ancho mandibular; NP: número de presas; ni: número de ítems.

Con toda la muestra de cada una de las especies se precedió al ajuste de dos modelos que representen la relación tamaño - peso. En primer lugar se ajustó un modelo potencial ($\text{peso} = a * [\text{largo}]^b$) cuyos coeficientes se resumen en la tabla 25 y su representación se ve en las figuras 32, 33 y 34.

Tabla 25. Valores de los coeficientes para el ajuste potencial de las variables peso y largo para un modelo: $\text{peso} = a * [\text{largo}]^b$ en las tres especies de anfibios estudiadas.

	a	B	R	% Var. Exp.
<i>H. p. puchella</i>	0.000244	2.6193	0.8159	66.572
<i>P. falcipes</i>	0.000057	3.2225	0.8554	73.162
<i>S. eringiophila</i>	0.001709	2.0539	0.9465	89.584

Referencias: R: Coeficiente de correlación, % Var.Exp.: porcentaje de la varianza del peso que es explicado por el largo.

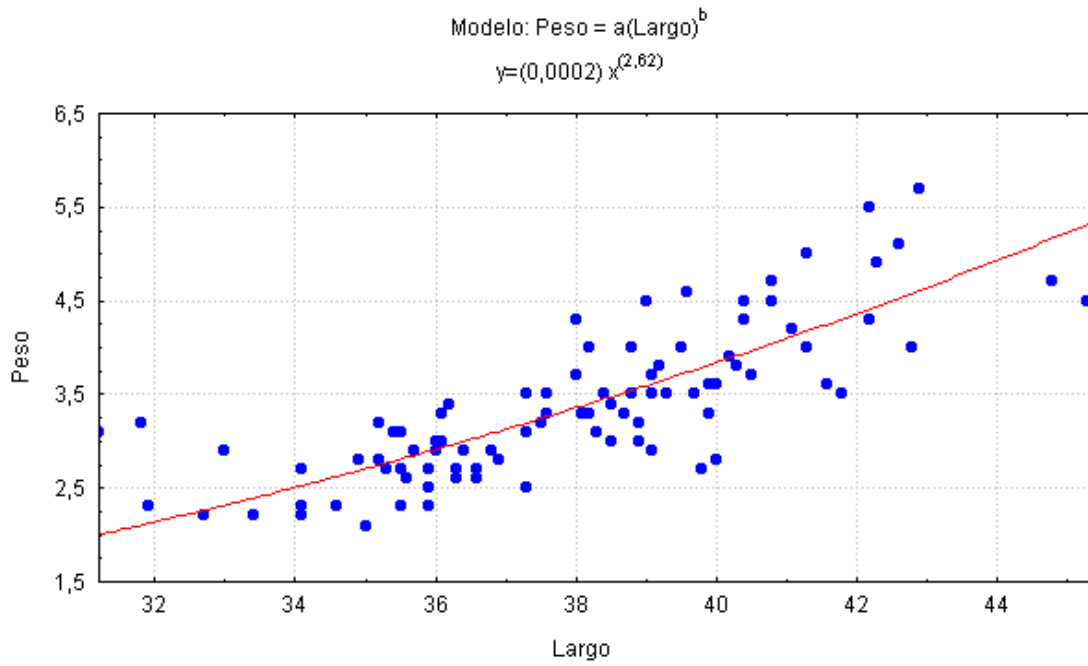


Figura 32. Ajuste potencial de las variables largo y peso para *H. p. pulchella*

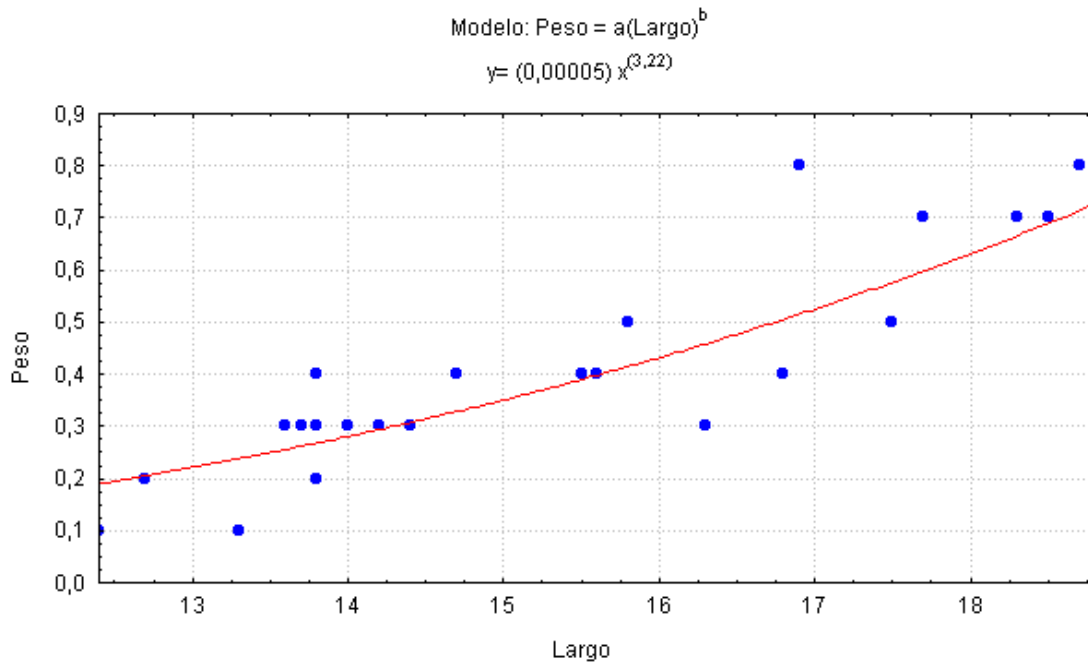


Figura 33. Ajuste potencial de las variables largo y peso para *P. falcipes*

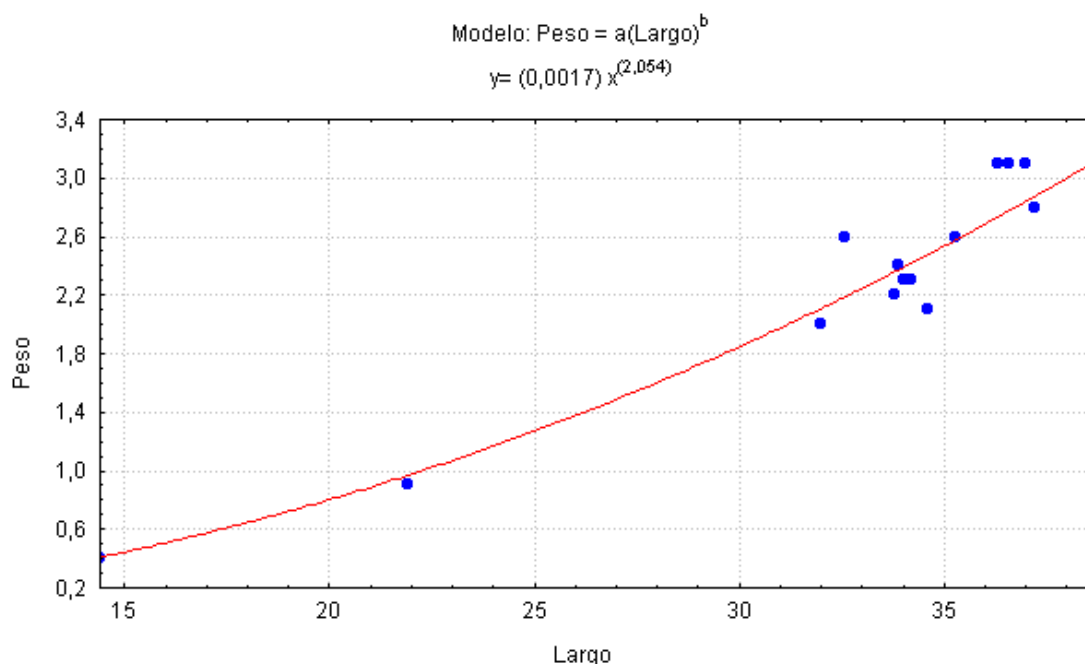


Figura 34. Ajuste potencial de las variables largo y peso para *S. eringiophila*

Se procedió a ajustar otra función potencial con las variables morfológicas ya descritas del tipo: $a * [\text{largo}]^b * [\text{ancho mandibular}]^c$, para incluir en el modelo una variable que pondere la dimensión “ancho” en las especies estudiadas. Los coeficientes correspondientes a este ajuste se muestran en la tabla 26 y se representan graficamente en las figuras 35, 36 y 37.

Tabla 26. Valores de los coeficientes para un ajuste potencial de las variables peso y largo para un modelo: $\text{peso} = a * [\text{largo}]^b * [\text{ancho mandibular}]^c$ en las tres especies de anfibios estudiadas.

	a	b	c	R	% Var. Exp.
<i>H. p. puchella</i>	0.000268	2.1896	0.6081	0.8314	69.125
<i>P. falcipes</i>	0.000037	3.6157	-0.41309	0.8646	74.752
<i>S. eringiophila</i>	0.002227	1.3645	0.9173	0.9695	94.005

Referencias:

R: Coeficiente de correlación, % Var.Exp.: porcentaje de la varianza del peso que es explicado por el largo.

Como puede verse al comparar los valores de las tablas 25 y 26, al incluir la variable ancho mandibular se produce un aumento de la varianza explicada en las tres especies. Este aumento es más claro en los hílidos, donde además hay mayores diferencias en los coeficientes de las variables independientes.

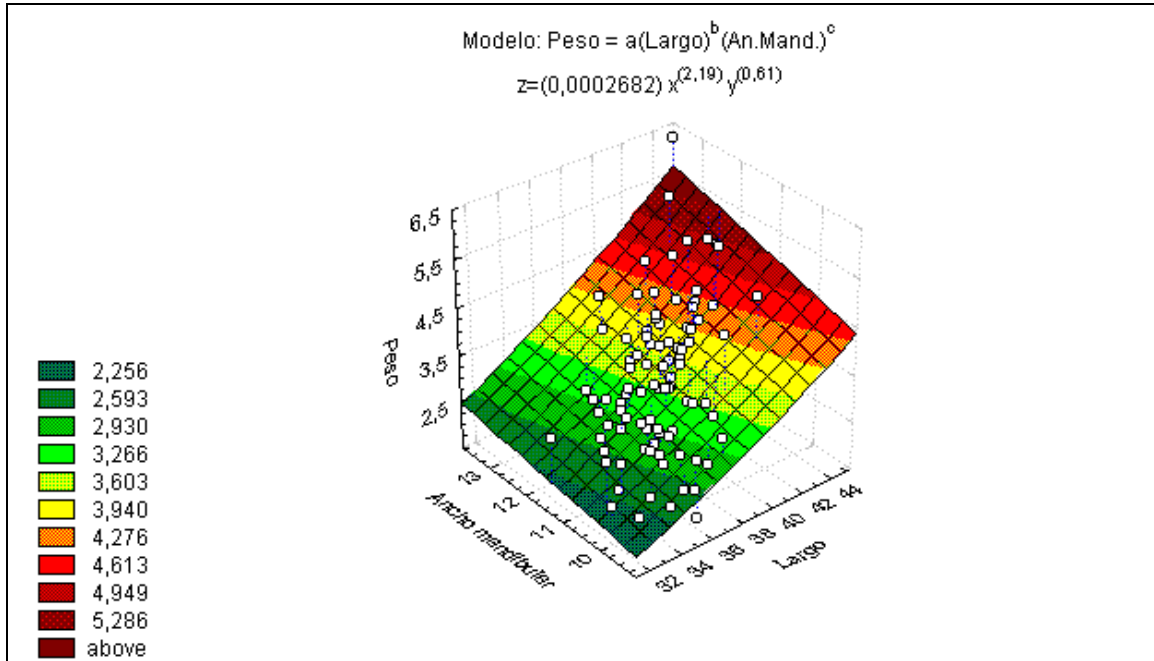


Figura 35. Ajuste potencial de las variables largo, ancho mandibular y peso para *H. p. pulchella*

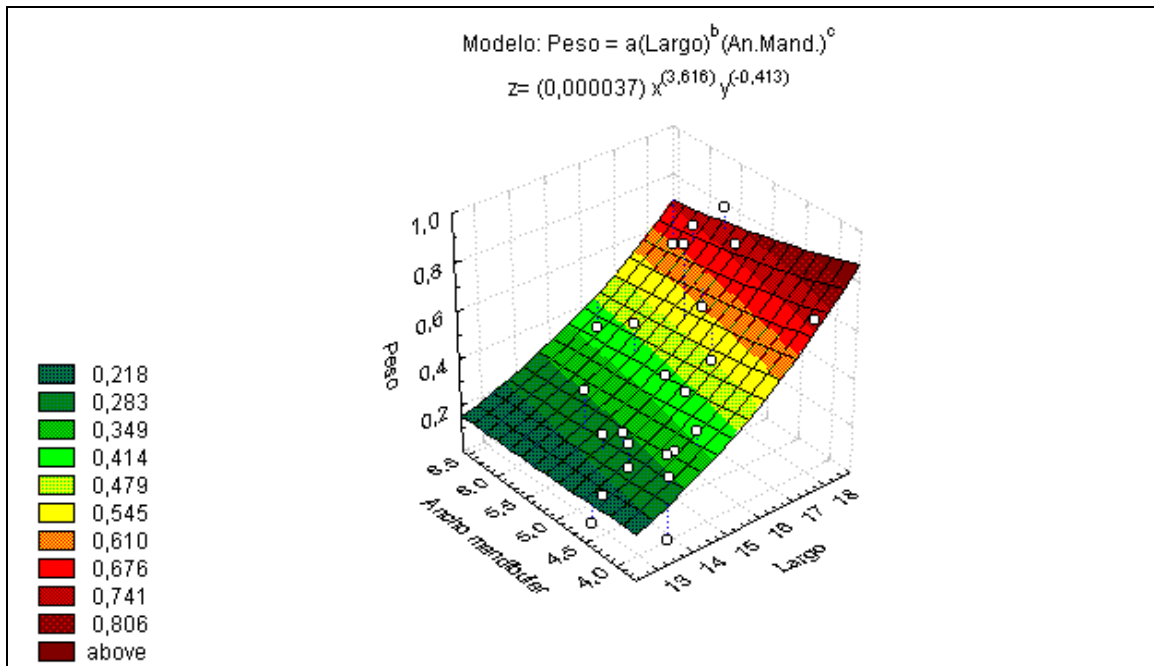


Figura 36. Ajuste potencial de las variables largo, ancho mandibular y peso para *P. falcipes*.

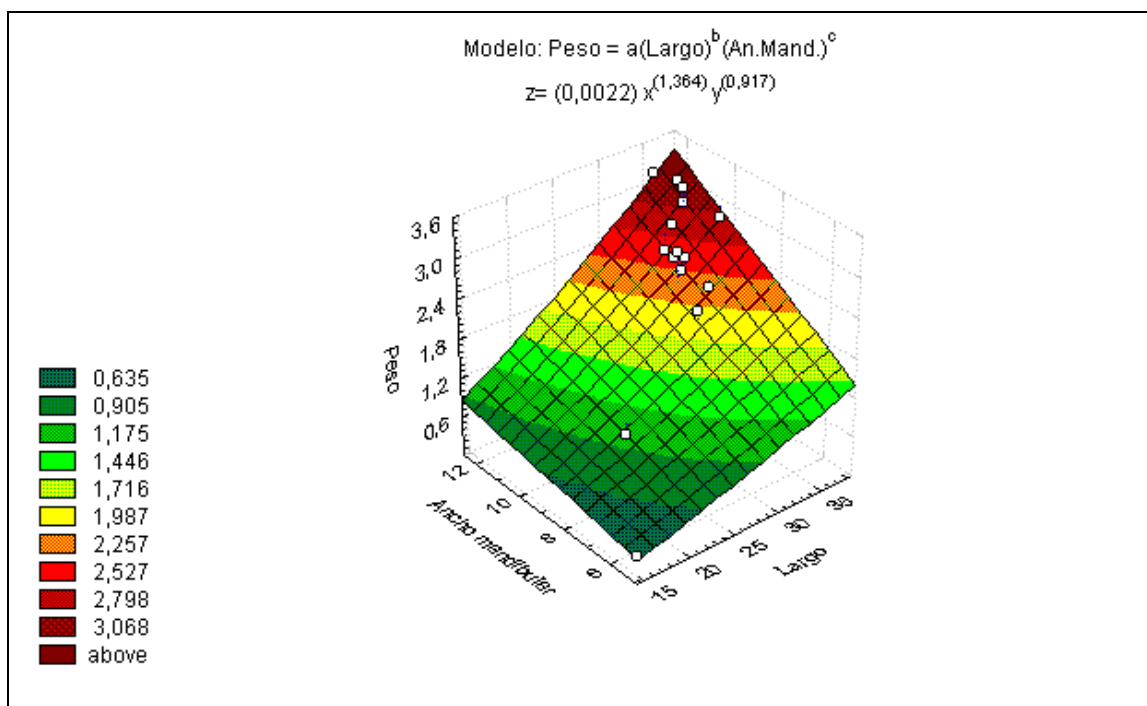


Figura 37. Ajuste potencial de las variables largo, ancho mandibular y peso para *S. eringiophila*

Finalmente se procedió a analizar la significancia de las diferencias en peso, largo total y ancho mandibular para las tres especies a través del Análisis de Varianza. Los resultados del ANOVA para cada una de las variables se ven en la tabla 27.

Tabla 27. Valores del Análisis de Varianza para las variables peso, largo y ancho mandibular de las tres especies en estudio.

Variables	SC	gl	ESC	EMC	F	p
Peso	151.686	2	146.780	1.02643	73.8899	0.0000 *
Largo	8626.282	2	5462.439	38.19887	112.9128	0.0000 *
Anch. mand.	679.287	2	493.382	3.45022	98.4410	0.0000 *

Referencias:

SC: Suma de Cuadrados; gl: grados de libertad; ESC: Error de la Suma de Cuadrados; EMC: Error de la Media de Cuadrados; F: Estadístico F; p: probabilidad. El (*) indica diferencias significativas.

En base a los resultados de la tabla anterior se procedió a realizar test de t (*pos hoc*) para discriminar los efectos de cada especie. Los resultados de estos test realizados entre pares de especies se presentan en la tabla 28.

Tabla 28. Valores de los test de t entre las tres especies en estudio para las variables peso, largo y ancho mandibular. Los valores de los parámetros media, desvío y tamaño de muestra se encuentran en la tabla 22.

Pares de especies	Hp - Pf	Hp - Sv	Pf - Sv
Peso			
T	11.836	2.688	11.820 *
Gl	129	119	38
P	0.000 *	0.092 *	0.000 *
Largo			
T	15.077	1.712	12.731
Gl	129	119	38
P	0.000 *	0.867	0.000 *
Anch. Mand.			
T	13.959	0.653	12.663
Gl	129	119	38
P	0.000006 *	0.769867	0.000500 *

Referencias:

t: valor del estadístico t; gl: grados de libertad; p: probabilidad; Hp: ***Hyla p. pulchella***; Pf: ***Pseudopaludicola falcipes***; Sv: ***Scinax eringiophila***.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies estudiadas muestran diferencias en las estrategias alimentarias. Los dos hílidos son especies generalistas mientras que *P. falcipes* muestra un patrón más especializado. Estos resultados son congruentes con los obtenidos por Basso (1990) quien clasificó a *H. p. pulchella* como generalista, ubicando a *P. falcipes* en una situación intermedia. Cabe destacar que en ese estudio el autor analizó especies de hábitos tróficos muy especializados, como *Bufo fernandezae*, una especie formicívora. Respecto a *S. eringiophila*, no existen antecedentes bibliográficos sobre el estudio de sus hábitos tróficos, sin embargo una especie muy similar, *Scinax nasicus*, fue clasificada como generalista por Duré (1999) y Peltzer & Lajmanovich (1999).

En comunidades herpetológicas, los hábitos generalistas han sido relacionados con una estrategia de captura entre intermedia y “sit and wait”, mientras que los especialistas lo han sido con una estrategia entre intermedia y de “captura activa” (Huey & Pianka, 1981; Toft, 1981). Este tipo de asociaciones fueron corroboradas por otros autores, entre los que destacan Duellman & Lizana (1994), quienes estudiaron la biología de *Ceratophrys cornuta*, un típico depredador “sit and wait”.

Además de esta segregación, Toft (1981) brinda una tabla comparativa de las características de un depredador “sit and wait” y un cazador “activo”. Entre éstas, serán discutidas tres: a) tamaño de las presas; b) número de presas y c) mecanismos antidepredadores.

a) En el caso del presente estudio las dos especies de hílidos consumieron un tamaño de presa mayor que *P. falcipes*; pues esta especie se alimentó, en general, de colémbolos, y si bien podría pensarse que esta especie está impedida de ingerir presas de mayor tamaño, los hílidos (con mayor amplitud trófica potencial) han desdeñado a este grupo de artrópodos (a pesar de constituir una gran parte de la oferta del

ambiente). Estas afirmaciones se hallan respaldadas por los Índices de Preferencia para colémbolos (tabla 18), que para *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* (Ivlev (*H.p.*) = -0.97, α (*H.p.*) = 0.0001; Ivlev (*S.e.*) = - 0.75, α (*S.e.*) = 0.0003) fueron más bajos que para *P. falcipes* (Ivlev = 0.081, α = 0.063). La otra presa de pequeño tamaño ofertada por el ambiente fueron los ácaros, que sólo resultaron consumidos por *P. falcipes*.

b) Los hílidos presentaron menor número de presas en el estómago (*H. p. pulchella* $x = 2.51$, $s = 3.9$; *S. eringiophila* $x = 1.93$, $s = 1.87$; *P. falcipes* $x = 10.28$, $s = 12.28$). características que Toft (1981) indica como típica de los depredadores “sit and wait”.

c) Respecto a los mecanismos antidepredadores, los hílidos presentan coloraciones crípticas (características señaladas para los depredadores “sit and wait”) y sus miembros están mucho más comprometidos para el hábito trepador. Por otra parte, *P. falcipes*, utiliza estrategias de escape activo con miembros muy bien adaptados a la locomoción a saltos.

Pero, ¿cómo han incidido históricamente estas características en la estructuración de esta comunidad y cuáles son las fuerzas que mantienen ese proceso?

En el sitio de estudio las tres especies parecen coexistir a expensas de segregaciones en la utilización del nicho, tal como los esperaríamos según el Principio de Exclusión Competitiva (Hardin, 1960). Estas segregaciones parecen muy evidentes entre las dos especies de hílidos y *P. falcipes*, a juzgar por los valores de las tablas de solapamiento de nicho y amplitud trófica (tablas 12 y 13). Sin embargo, al analizar con detenimiento estos valores en el gradiente temporal (tabla 16) se observa que *P. falcipes*, varía su amplitud trófica entre los meses cálidos y fríos (Cálido: Shannon = 0.67, Levins = 0.24; Frío: Shannon = 0.41, Levins = 0.09). Esta especie parece cambiar sus hábitos alimenticios, respondiendo con una especialización mayor frente a condiciones más extremas. Esa especialización está influida en gran medida por el aumento de la preferencia alimentaria de esta especie por los colémbolos (Cálido: Ivlev = 0.062, α = 0.042; Frío: Ivlev = 0.082, α = 0.094), que constituyen el 58% de la

dieta en los meses cálidos pero el 82% en los meses fríos, y la disminución en el consumo de dípteros, coleópteros y hemípteros (tabla 20). Este cambio hacia un hábito más especializado no parece suficiente para mantener estable el solapamiento con la otra especie activa en los meses fríos, *H. p. pulchella* (tablas 16 y 17). Si bien este hílido no parece cambiar su amplitud en el gradiente temporal (Cálido: Shannon = 0.75, Levins = 0.38; Frío: Shannon = 0.77, Levins = 0.39), el solapamiento con *P. falcipes* aumenta (Pianka (cálido) = 0.23; Pianka (frío) = 0.43).

Respecto al gradiente espacial, podemos asumir que el microambiente menos riguroso es la Pradera Inundable, ya que es el único que alberga a las tres especies durante la mayor parte del estudio (tabla 10). Esto podría estar respondiendo a un “efecto de ecotono”, donde el microambiente Pradera Inundable constituye una interfase entre el Terraplén y el Pajonal, no sólo por su localización física intermedia entre ambos y por la posición que toman las muestras en el Análisis Discriminante (figura 9), sino también porque es el microambiente más fluctuante en cuanto a la distancia al agua. *P. falcipes* no está presente en el microambiente Pajonal, por lo tanto esta parte de la discusión se centrará en el análisis del gradiente Pradera Inundable - Terraplén. En la tabla 15 se observa que en el primero de estos microambientes el solapamiento del nicho trófico con *H. p. pulchella* es un poco más alto que con *S. eringiophila* (Pianka (*H.p.* - *P.f.*) = 0.223; Pianka (*H.p.* - *P.f.*) = 0.094), sin embargo el solapamiento en Terraplén con *H. p. pulchella* disminuye (Pianka (*H.p.* - *P.f.*) = 0.016), mientras que *S. eringiophila* no está presente en este microambiente. Nuevamente, frente a situaciones rigurosas, *P. falcipes* se revela como una especie muy plástica. En el microambiente Terraplén este leptodactílido se hace más especialista (Pradera Inundable: Shannon = 0.59, Levins = 0.17; Terraplén: Shannon = 0.37, Levins = 0.13), aumentando la preferencia por las presas pequeñas como ácaros (Pradera Inundable: $I_{lev} = -0.296$, $\alpha = 0.020$; Terraplén: $I_{lev} = 0.466$, $\alpha = 0.474$) y colémbolos (Pradera Inundable: $I_{lev} = 0.044$, $\alpha = 0.040$; Terraplén: $I_{lev} = 0.171$, $\alpha = 0.246$) (tablas 14 y 19). La disminución de la amplitud trófica se ve potenciada porque *P. falcipes* disminuye también la

riqueza de presas (tabla 10), pues deja de consumir algunos ítems que consume en la Pradera Inundable (arañas, coleópteros, himenópteros, hemípteros y homópteros).

En definitiva, *P. falcipes* parece ser un depredador con vocación especialista que frente a situaciones rigurosas presenta una estrategia de aumento en la especialización por presas abundantes. Estos resultados son coincidentes con los obtenidos por Basso (1990), el único antecedente del estudio de la dieta en la especie.

Las interacciones entre las dos especies de hílidos que integran este ensamble parecen un poco más complejas y la segregación de sus nichos menos evidentes. En primer lugar su amplitud trófica alta estaría indicando que se trata de especies generalistas, aunque según se muestra en la tabla 12 *S. eringiophila* presenta índices más altos que *H. p. pulchella* (*S.e.*: Shannon = 0.88, Levins = 0.61; *H.p.*: Shannon = 0.76, Levins = 0.37). La ausencia de *S. eringiophila* en la época fría impide discutir la variación de las interacciones tróficas en el gradiente temporal (tabla 16), sin embargo los valores de solapamiento entre la muestra total de *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* y los de la muestra de *H. p. pulchella* de la época cálida y *S. eringiophila*, difieren (Pianka (*S.e.* - *H. p.* total) = 0.61; Pianka (*S.e.* - *H. p.* cálido) = 0.78). Esto podría interpretarse como que la inclusión de datos de alimentación de *H. p. pulchella* de los meses fríos en el análisis de solapamiento induce a inferencias imprecisas, pues la segregación se ve incrementada por la utilización que hace *H. p. pulchella* de recursos que no están disponibles para *S. eringiophila*. De esta interpretación se concluye que es imprescindible incorporar gradientes temporales para este tipo de análisis.

Las características de la variación en el gradiente espacial en las interacciones entre *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* son diferentes a las discutidas entre *H. p. pulchella* y *P. falcipes*. Las dos especies de hílidos mantienen una amplitud trófica bastante constante a lo largo del gradiente ambiental (tabla 14), y los valores de los índices para *H. p. pulchella* son un

poco menores que para ***S. eringiophila*** en todos los microambientes (Pajonal: Shannon (***H.p.***) = 0.76, Levins (***H.p.***) = 0.40; Shannon (***S.e.***) = 0.95, Levins (***S.e.***) = 0.82; Pradera inundable: Shannon (***H.p.***) = 0.78, Levins (***H.p.***) = 0.41; Shannon (***S.e.***) = 0.94, Levins (***S.e.***) = 0.82). Llama la atención la ausencia de ***S. eringiophila*** en el microambiente Terraplén. En el contexto de un gradiente de “rigurosidad” congruente con el gradiente ambiental esta ausencia podría ser una consecuencia de que dicho microambiente exhibe carencias insoslayables para ***S. eringiophila***. Esta especie es muy afín a refugiarse entre la vegetación y el microambiente Terraplén es el que oferta menos refugio de este tipo (la laderas sólo poseen gramíneas de pequeño porte), por lo tanto la ausencia no puede asignarse *a priori* sólo al nicho trófico de la especie, sino que se deberán estudiar otros factores como la arquitectura del hábitat. En cuanto a la variación de las interacciones tróficas entre los dos microambientes en que los hílidos coexisten, los valores de amplitud trófica parecen confirmar el concepto de microambiente menos “riguroso” ya discutido para la Pradera Inundable. En este microambiente ***S. eringiophila*** explota pocos recursos (arañas, himenópteros y lepidópteros) aunque con altas preferencia para todos ellos. Esos mismos recursos son explotados por ***H. p. pulchella*** con preferencias altas, aunque esta especie también integra a su dieta ortópteros, coleópteros y dípteros (tabla 19). En todos los casos ***H. p. pulchella*** y ***S. eringiophila*** presentan una preferencia que indica una selectividad superior a la esperada por azar para todas las presas. Cuando las condiciones son más extremas, como en el microambiente Pajonal, ***S. eringiophila*** responde aumentando el número de ítems consumidos, aunque no la amplitud trófica (tabla 14). Esto indica que el patrón de distribución del número de presas por ítem es más o menos constante. Si tomáramos en cuenta que el microambiente Pradera inundable es el que ofrece menos “rigurosidad”, entonces podemos inferir la tendencia de ***S. eringiophila*** a una dieta con pocos ítems y que la interacción con ***H. p. pulchella*** en el microambiente Pajonal está condicionada a que ***S. eringiophila*** consiga sobrevivir explotando menos recursos. Cabe destacar que aún ***H. p. pulchella***, que parece ser la especie más exitosa de las tres, cuando está presente en el microambiente Pajonal, explota recursos

tróficos como los lepidópteros, cosa que no ocurre en el microambiente Pradera inundable (tabla 19).

Para explicar las segregaciones que ocurren entre *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* no puede soslayarse un análisis de la similitud morfológica entre ambas, el que resulta trivial con *P. falcipes* (tabla 22). Las regresiones entre el peso y el largo en un modelo potencial ($\text{peso} = a * \text{largo}^b$) indican que el exponente para el largo de *H. p. pulchella* es más alto que para *S. eringiophila* (b (*H.p.*) = 2.62; b (*S.e.*) = 2.05), lo que significaría que *H. p. pulchella* es un animal más robusto que *S. eringiophila* (tabla 25). En este tipo de análisis es esperable encontrar exponentes cercanos a 3, debido a que se contrasta una magnitud que aumenta en forma lineal con otra que lo hace en forma potencial (el peso es función directa del volumen). Sin embargo en los anfibios, y en particular en los hílidos, la forma puede hacer que estas relaciones escapen a los valores típicos. Por tratarse de animales deprimidos dorsoventralmente es importante integrar una variable que refleje un poco mejor la forma, y en ese sentido se buscó una regresión que incluyera el ancho mandibular. Al generar un modelo que integró esta variable ($\text{peso} = a * \text{largo}^b * \text{ancho mandibular}^c$), no sólo se consiguieron mayores diferencias para las pendientes (b (*H.p.*) = 2.19; b (*S.e.*) = 1.36), sino que aumentó la varianza explicada por el modelo en ambas especies (tabla 26). En *S. eringiophila* el porcentaje de varianza explicada trepó del 89% al 94%, y en *H. p. pulchella* aumentó desde el 67% al 69%. Por otra parte el exponente de la variable ancho mandibular presentó un valor cercano a 1 en *S. eringiophila* mientras que para *H. p. pulchella* fue de 0.61, indicando que el aumento de peso está más asociado al ancho mandibular en *S. eringiophila* que en *H. p. pulchella*, mientras que la variable largo se comporta en forma inversa.

Estos resultados alentaron la búsqueda de la significación de esas diferencias empíricas, para lo que fueron realizados test de t para cada variable (tabla 28), donde se encontraron diferencias significativas para la variable peso ($t = 2.68$, $p = 0.09$) mientras que las diferencias no fueron significativas para las variables largo ($t = 1.71$, $p = 0.87$) y ancho mandibular ($t = 0.65$, $p = 0.77$).

Estos resultados constituyen una herramienta para postular que a pesar de que *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* pertenecen a la misma familia presentan diferencias significativas en la forma. *S. eringiophila* es un animal menos robusto que *H. p. pulchella*, y quizás esa característica la hace menos apta para mantener un nivel de actividad aceptable, debido a una mayor relación superficie – volumen. Este hecho podría explicar la ausencia de *S. eringiophila* en los meses fríos. A su vez la forma, o una conformación corporal “más comprometida” la hace una especie poco plástica para sobrevivir en microambientes “más rigurosos”.

En conclusión, el ensamble de anfibios estudiado, conformado por *H. p. pulchella*, *P. falcipes* y *S. eringiophila*, parece estructurarse en gran medida, en función a las interacciones tróficas. En ese mosaico *H. p. pulchella* es la especie más exitosa como consecuencia de su hábito generalista y su plasticidad fenotípica, *P. falcipes* logra un éxito relativo a expensas de su capacidad de manejar el consumo de presas en forma diferencial y *S. eringiophila* es la especie que vive más “al límite”, por lo que para ésta superar las “condiciones rigurosas” (meses fríos, microambientes con baja oferta de refugio) es más difícil.

Los resultados encontrados parecen indicar que el solapamiento de la dieta entre las dos especies de hílidos determina en parte el patrón espacio – temporal de *S. eringiophila*. El bajo solapamiento de nicho trófico de *H. p. pulchella* y *S. eringiophila* con *P. falcipes*, independiza en gran medida dicho patrones en este leptodactílido, de las variables tróficas. El potencial predictivo de los resultados de este trabajo se halla basado en el conocimiento no sólo de los ítems que integran la dieta sino también de los que oferta el ambiente. Esto es debido a que el valor explicativo de los índices de preferencia alimentaria es alto, y éstos índices requieren conocer la oferta ambiental.

Con respecto a la utilización de las características de la dieta de las tres especies de anfibios estudiadas como indicador de interacciones competitivas, se evidencia la necesidad que esta caracterización sea complementada con

otro tipo de estudios. La metodología aplicable a estos estudios complementarios debe incorporar la realización de experimentos de campo y laboratorio, que incluyan el confinamiento de ejemplares pertenecientes a especies con alto grado de solapamiento de nicho trófico (como *H. p. pulchella* y *S. eringiophila*).

Las diferencias encontradas en los gradientes espacial y temporal tanto para la amplitud trófica, el solapamiento de nicho trófico y la preferencia alimentaria, como para las variables morfométricas de las tres especies de anfibios constituyen un hallazgo novedoso. Estos resultados reafirman la necesidad de abordar el estudio de la ecología trófica de anfibios en ambientes templados, considerando gradientes espaciales y temporales. En el primer caso, porque tal como fue explicado en el Capítulo 1, algunos autores postularon que muchos solapamientos del nicho ecológico son tales sólo a escala humana (Morris, 1987; Underwood, 1986). Muchas veces los sitios estudiados son considerados como unidades homogéneas, pero las especies estudiadas utilizan microambientes de esos sitios en forma diferencial, generando patrones y procesos distintos en cada microambiente. El estudio del gradiente temporal también fue relevante. Como cabría esperar en especies ectotermas, las variables ambientales (especialmente la temperatura), constituyen un factor con una fuerte incidencia en la ecología de estas especies, pues las relaciones tróficas y morfométricas de los tres anfibios considerados tuvieron variantes importantes entre los períodos frío y cálido.

BIBLIOGRAFÍA CITADA:

Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*. 61 (1): 44-49.

Achaval, F.; A. de Bonis; D. Szteren; V. de Maio; O. Lluch; G. Carrea; A. Aspiroz & V. Tenreiro. 1995. Relevamiento de Tetrápodos en el Establecimiento "El Relincho" (Dpto. San José), Uruguay. *Resúmenes de la XVII Reunión Argentina de Ecología*. 24 – 28 de Abril de 1995. 7. Mar del Plata. Argentina.

Achaval, F. & A. Olmos. 1997. Anfibios y Reptiles del Uruguay. *Serie Fauna* N° 1. Barreiro & Ramos. Montevideo. 128 p.

Achaval, F.; S. Villar; N. Rego; A. de Bonis; F. Pons; N. Delgado; C. Vidal & V. de Maio. 1996. Distribución por ambientes y frecuencia de aparición de tetrápodos de "El Relincho". *Actas de las IV Jornadas de Zoología del Uruguay*: 7.

Alford, R. & M. Crump. 1982. Habitat partitioning among size classes of larval Southern Leopard Frogs, *Rana utricularia*. *Copeia*. 1982 (2): 367-373.

Anderson, A. M.; D. A. Haukos & J. T. Anderson. 1999. Diet composition of three anurans from Playa Wetlands of Northwest Texas. *Copeia*. 1999(2): 515-520.

Andrewartha, H. G. & L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. *University of Chicago Press*. Chicago. 276 p.

Anholt, B. R. & E. E. Werner. 1995. Interactions between food availability and predation mortality mediated by adaptative behavior. *Ecology*. 76: 2230-2234.

Arlettaz, R.; N. Perrin & J. Hausser. 1997. Trophic resources partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology*. 66: 897-911.

Astudillo, G.; E. Ayllón & J. Bosch. 1995. El declive de los anfibios. *Gaia*. 7: 16-22.

Barreto, L. & G. Moreira. 1996. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in central Brazil. *Journal of Herpetology*. 30 (1): 87-92.

Barrientos, J. A. (Ed.). 1988. Bases para un curso práctico de entomología. *Asociación Española de Entomología*. Departamento de Biología Animal. Facultad de Biología. Salamanca. 754 p.

Barrio, A. 1964. Caracteres eto-ecológicos diferenciales entre *Odontophrynus americanus* (Duméril et Bibron) y *O. occidentalis* (Berg) (Anura, Leptodactylidae). *Physis*. XXIV (68): 385-390.

Barrio, A. 1965. Afinidades del canto nupcial de las especies cavícolas del género *Leptodactylus* (Anura - Leptodactylidae). *Physis*. XXV (70): 401-410.

Barrio, A. 1966.a. Descripción del alotipo macho y del canto nupcial de *Trachicephalus siemersii* (Mertens) (Anura. Hylidae). *Physis*. XXVI (71): 225-228.

Barrio, A. 1966.b. Divergencia acústica entre el canto nupcial de *Leptodactylus ocellatus* (Linne) y *L. chaquensis* Ceí (Anura, Leptodactylidae). *Physis*. XXVI (72): 275-277.

Basso, N. 1990. Estrategias adaptativas de una comunidad subtropical de anuros. *Cuadernos de Herpetología*. Asociación Herpetológica Argentina. Serie Monografías. (1): 1-70.

Begon, M. ; J. Harper & C. Townsend. 1995. Ecología: poblaciones, comunidades y ecosistemas. *Editorial Omega*. Barcelona. 886 p.

Berg, C. 1896. Batracios argentinos. Enumeración sistemática, sinonímica y bibliográfica de los batracios de la República Argentina. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*. 5(2): 147-226.

Blaustein, A. R. & D. B. Wake. 1995. Declive de las poblaciones de anfibios. *Investigación y Ciencia*. 225: 8-13.

Boulenger, G. A. 1885. Second list of reptiles and batrachians from the Province Rio Grande do Sul, Brasil, sent to the Natural History Museum by Dr. H. von Ihering. *Annals and Magazine of Natural History (Ser.5)*. 16(92): 85-88.

Bragg, A. N. 1954. Aggregational behavior and feeding reactions in tadpoles of the Savannah Spadefoot. *Herpetologica*. 10: 97-102.

Bragg, A. N. & O. M. King. 1960. Aggregational and associated behavior in tadpoles of the Plains Spadefoot. *The Wasmann Journal of Biology*. 18 (2): 273-289.

Braum, P. C. & C. A. S. Braum. 1974. Fauna da fronteira Brasil - Uruguai. Lista dos anfibios dos departamentos de Artigas, Rivera e Cerro Largo. *Iheringia*. Serie Zoologia. N° 45: 34-49.

Brown, J. 1975. Geographical ecology of desert rodents. En: Cody, M. & J. Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap, Cambridge, Massachusetts. 315-341 p.

Brown, J. & G. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*. 54: 788-797.

Brown, W. & E. Wilson. 1956. Character displacement. *Systematica Zoologica*. 5: 49-64.

Burmeister, H. 1861. Reise durch die La Plata-Staaten mit besonderer Röcksicht auf die physische Beschaffenheit und den Culturzustand der Argentinische Republik. Ausgeführt in den Jahren 1857, 1858, 1859 und 1860. *H.W. Schmidt Halle*. Vol.2. IV + 538 p.

Caldwell, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of the Zoological Society of London*. 240: 75-101.

Camargo, A.; A. Canavero; I. Da Rosa & R. Maneyro. 1999. Uso de hábitat y ecología trófica de una comunidad de anuros. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (Actas V Jornadas de Zoología del Uruguay). Segunda Época. 11:10.

Carbonell, C. S. 1969. Insectos y arácnidos. *Colección Nuestra Tierra*. 15: 72 p.

Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano*. Monografía 2: XII + 609.

Cei, J. M. 1987. Additional notes to "Amphibians of Argentina": an update, 1980 - 1986. *Monitore Zoologico Italiano* (N.S.). 21: 209-272.

Cock, M. J. W. 1978. The assessment of preference. *Journal of Animal Ecology*. 47: 805-816.

Connell, J. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*. 122 (5): 661-696.

Cope, E. D. 1862. Catalogues of the reptiles obtained during the explorations of the Paraná, Paraguay, Vermejo and Uruguay Rivers by Capt. Thos. J. Page, U.S.N.; and of the procured by Lieut N. Michler, U.S. Top. Eng., Commander of the Expedition conducting the survey of the Atrato River. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 14: 346-359.

Da Rosa, I.; A. Canavero; A. Camargo & R. Maneyro. 1999. Análisis de amplitud de nicho trófico y solapamiento en una comunidad de anuros. Libro de Resúmenes del V Congreso Latinoamericano de Herpetología y XIV Reunión de Comunicaciones de la Asociación Hepetológica Argentina. Publicación Extra del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo. 50: 51.

Danielson, B. 1991. Communities in a landscape: the influence of habitat heterogeneity on the interactions between species. *The American Naturalist*. 138 (3): 1105-1120.

de Sá, R & A. Gerhau. 1983. Observaciones sobre la biología de *Phyllomedusa iheringii* Boulenger, 1885, (Anura, Hylidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*. (2ª Época) 1: 44-49.

Di Tada, I. E.; M. M. Salusso & R. A. Martori. 1976. Lista de los batracios de Córdoba (con notas sobre su historia natural). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*. 51 (3-4): 325-362.

Díaz Paniagua, C. 1985. Larval diets related to morphological characters of five anuran species in the Biological Reserve of Doñana (Huelva, Spain). *Amphibia - Reptilia*. 6: 307-322.

Díaz Paniagua, C. 1987. Estudio en cautividad de la actividad alimenticia de las larvas de siete especies de anuros. *Revista Española de Herpetología*. 2: 189-197.

Díaz Paniagua, C. 1988. Temporary segregation in larval amphibian communities in temporary ponds at a locality in SW Spain. *Amphibia - Reptilia*. 9: 15-26.

Díaz Paniagua, C. 1989. Actividad diaria de dos especies de tritones (*Triturus marmoratus* y *Triturus boscai*) durante su período de reproducción en el sur oeste de España. *Revista Española de Herpetología*. 3 (2): 287-293.

Drewry, G. & A. S. Rand. 1983. Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia*. 1983 (4): 941-953.

Driscoll, D. 1998. Counts of Calling Males as Estimates of Population Size in the Endangered Frogs *Geocrinia alba* and *G. vitellina*. *Journal of Herpetology*. 32 (4): 475-481.

Duellman, W. & M. Lizana. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. *Herpetologica*. 50 (1): 51-64.

Duellman, W. & R. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*. 1983 (3): 639-649.

Duellman, W. & L. Trueb. 1994. Biology of Amphibians. *The Johns Hopkins University Press*. 670 p.

Duré, M. 1999. Interrelaciones en los nichos tróficos de dos especies sintópicas de la familia Hylidae (Anura) en un área subtropical de Argentina. *Cuadernos de Herpetología*. 13 (1-2): 11-18.

Echeverría, D. 1992. Microscopía electrónica de barrido del aparato bucal de la larva de *Hyla pulchella* (Anura, Hylidae). *Cuadernos de Herpetología*. 7 (4): 24 - 28.

Echeverría, D. 1996. Microscopía electrónica de barrido del aparato bucal y de la cavidad oral de la larva de *Hyla strigilata eringiophila* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae) con comentarios que facilitan su identificación durante la metamorfosis y poptamorfosis. *Physis*. Secc. B. 54 (126 – 127): 1 - 6.

Filipello, A. M. & F. A. Crespo. 1994. Alimentación en *Melanophryniscus stelzneri* (Anura: Bufonidae). *Cuadernos de Herpetología*. 8 (1): 18 - 24.

Forni, F.; R. Maneyro & M. Santos. 1995. Anfibios y Reptiles. Serie Cuadernos del Potrerillo de Santa Teresa. PROBIDES. 1: 1-16.

Fraser, D. F. 1976. Coexistence of salamanders in the genus *Plethodon*: a variation on the Santa Rosalía theme. *Ecology*. 57: 238 – 251.

Galindo, C. 1987. La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zoológica Mexicana*. Nueva Serie. 19: 1-22.

Gallardo, J. M. 1961a. Observaciones biológicas sobre *Hyla raddiana* Fitz. de la Provincia de Buenos Aires. *Ciencia e Investigación*. 17: 63 – 69.

Gallardo, J. M. 1961b. *Hyla strigilata* Spix e *Hyla squalirostris* A. Lutz en la República Argentina; y algunas observaciones sobre otros anfibios del grupo *Hyla rubra* Daudin. *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. Zoología. 3 (5): 145 – 158.

Gallardo, J. M. 1972. Anfibios de la Provincia de Buenos Aires. Observaciones sobre ecología y zoogeografía. *Ciencia e Investigación*. 28 (1-2): 3-14.

Gallardo, J. M. 1976. Estudio ecológico sobre los anfibios y reptiles de la depresión del Salado, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. Serie Ecología. II (1): 1-26.

Gallardo, J. M. 1987. Anfibios y Reptiles del Partido de Magdalena (Provincia de Buenos Aires). *Artes Gráficas Rioplatense S.A.* Buenos Aires. Argentina. 46 p.

Gallardo, J. M. 1993. Los anfibios de dos ecosistemas argentinos: algunas estrategias en la reproducción y el desarrollo. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*. 8: 33-36.

Gascon, C. 1991. Population and community level analyses of species occurrences in Central Amazonian Rainforest tadpoles. *Ecology*. 72 (5): 1731 - 1746.

Gudynas, E. 1985. Estructura ecológica de la comunidad herpetológica y evaluación del impacto ambiental en un ecosistema periurbano satélite. *Actas de las I Jornadas de Zoología del Uruguay*. Montevideo. 23-24 p.

Gudynas, E. & A. Gerhau. 1981. Notas sobre la distribución y la ecología de *Limnomedusa macroglossa* (Duméril & Bibron, 1841) en Uruguay (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia* (Serie Zoología). 60: 81-99.

Gudynas, E. & J.C. Rudolf. 1987. La herpetofauna de la localidad costera de "Pajas Blancas" (Uruguay): Lista sistemática comentada y estructura ecológica de la comunidad. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*. 46: 173-194.

Guix, J. C. 1993. Hábitat y alimentación de *Bufo paracnemis* en una región semiárida del nordeste de Brasil, durante el período de reproducción. *Revista Española de Herpetología*. 7: 65 – 73.

Günther, A. 1859. Catalogue of the Batrachia Salientia in the collection of the British Museum. London. XIV + 160 p.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*. 131: 1291 – 1297.

Heatwole, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. En: N. J. Scott Jr. (Ed.). *Herpetological communities*. Wildlife Research Report. 13: 1 - 19.

Hensel, R. 1867. Beiträge zur kenntniss der wirbelthiere südbrasilienis. *Wiegmann's Archiv Naturgeschichte*. 33 (1-2): 120-162.

Heyer, R. & M. Bellin. 1973. Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador. *Herpetologica*. 29: 66 – 72.

Heyer, W. R.; A. S. Rand; C. A. Gonçalves da Cruz & O. L. Peixoto. 1988. Decimations, extinctions and colonizations of frog populations in Southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica*. 20(3): 230-235.

Hirai, T. & M. Matsui. 1999. Feeding habits of the Pond Frog, *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan. *Copeia*. 1999 (4): 940-947.

Huey, R. B. & E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of the foraging mode. *Ecology*. 62 (4): 991 – 999.

Hurlbert, S. L. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 59: 67 –77.

Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity measurements in sympatric predatory species. *Ecology*. 54 (4): 885 – 890.

Hutchinson, G. E. 1958. Concluding remarks. Cold Spring Harbr. Symp. *Quantitative Biology* 22: 415-427.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalía, or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*. 93: 145 - 159.

Inger, R. 1969. Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. *The Journal of Animal Ecology*. 38: 123 - 148.

Inger, R. & B. Grinberg. 1966. Ecological and competitive relations among three species of frogs (genus *Rana*). *Ecology*. 47 (5): 746-759.

Ivlev, V. S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. *Yale University Press*. New Haven. Connecticut.

Jacsik, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos*. 37: 397-400.

Jiménez de la Espada, M. 1875. Vertebrados del viaje al Pacífico verificado de 1862 a 1865 por una comisión de naturalistas enviada por el gobierno español. Batracios. Madrid. 208 p.

Jones, K. L. 1982. Prey patterns and trophic niche overlap in four species of Caribbean frogs. En: N. J. Scott Jr. (Ed.). *Herpetological communities*. Wildlife Research Report. 13: 49 - 55.

Keiser, H. & R. W. Henderson. 1994. The conservation status of lesser Antillean frogs. *Herpetological Natural History*. 2(2): 41-56.

Kher, A. & J. Williams. 1990. Larvas de Anuros de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*. Serie Monografías. 2: 1 - 44.

Klappenbach, M. A. 1969. Anfibios. En: Klappenbach, M. A. & B. Orejas-Miranda. *Anfibios y Reptiles*. Nuestra Tierra. 11: 1-32.

Klappenbach, M. A. & J. Langone. 1992. Lista sistemática y sinonímica de los anfibios del Uruguay con notas sobre su distribución geográfica. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*. (2ª Serie). 8: 163-222 p.

Kovács, T. & J. Török. 1997. Determination of minimum sample size to estimate diet diversity in anuran species. *Herpetological Journal*. 7: 43-47.

Krebs, C. 1989. Ecological Methodology. *Harper & Row Publishers, Inc.* New York 656 p.

Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. *Oxford University Press*. London.

Lajmanovich, R. 1995. Relaciones tróficas de bufónidos (Anura: Bufonidae) en ambientes del Río Paraná, Argentina. *Alytes*. 13 (3): 87 - 103.

Lajmanovich, R. 1996. Dinámica trófica de juveniles de ***Leptodactylus ocellatus*** (Anura: Leptodactylidae) en una isla del Río Paraná, Santa Fe, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*. 10 (1-2): 11-23.

Langone, J. 1993. Notas sobre ***Phyllomedusa iheringii*** Boulenger, 1885 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo Nacional de Historia de Montevideo*. 12 (179): 1-7.

Langone, J. 1994. Ranas y Sapos del Uruguay (Reconocimiento y aspectos biológicos). *Intendencia Municipal de Montevideo*. Serie Divulgación. 5: 1-123.

Langone, J. & A. J. Cardoso. 1997. Morfología larval externa de ***Scinax eringiophila*** (Gallardo, 1961) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo Nacional de Historia de Montevideo*. 12 (187): 1-9.

Laurila, A. & T. Aho. 1997. Do female common frogs choose their breeding habitat to avoid predation on tadpoles? *Oikos*. 78: 585-591.

Legrand, C. D. 1959. Comunidades psamófilas de la región de Carrasco (Uruguay). *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*. (2ª Serie). 6 (7): 1-65.

Lizana, M; M. Ciudad & V. Pérez. 1986. Uso de los recursos tróficos en una comunidad ibérica de anfibios. *Revista Española de Herpetología*. 1: 209-271.

López, C. A.; B. L. Blotto & P. M. Cacivio. 1999. Tres nuevos anfibios para la Provincia del Chaco (Anura: Hylidae y Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología*. 13 (1-2): 105 - 106.

Lutz, B. 1973. Brazilian species of *Hyla*. University of Texas Press. Austin. 265 pp.

MacArthur, R. H. & R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 51: 1207 – 1210.

MacArthur, R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*. 101: 377-385.

MacNally, R. C. 1983. Trophic relationships of two sympatric species of *Ranidella* (Anura). *Herpetologica*. 39 (2): 130-140.

Maneyro, R. 1999. La desaparición de los anfibios (Ranas y sapos en la mala). *Posdata*. 232: 54-57.

Maneyro, R.; F. Forni & M. Santos. 1995. Los anfibios del departamento de Rocha. Serie Divulgación Técnica. *PROBIDES* . I: 1-24 p.

Maneyro, R.; F. Forni & M. Santos. 1996. La herpetofauna de la Estación Biológica “Potrerillo de Santa Teresa” (Rocha, Uruguay). *Actas de las IV*

Jornadas de Zoología del Uruguay (Libro de Resúmenes). Sociedad Zoológica del Uruguay.

Maneyro, R. & J. Langone. 1999. Avance sobre el estado de conservación de los anfibios del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (Actas V Jornadas de Zoología del Uruguay). Segunda Época. 11: 28.

Manly, B. F. J.; P. Miller & L. M. Cook. 1972. Analysis of a selective predation experiment. *American Naturalist*. 106: 719 - 736.

May, R. & R. H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 69: 1109-1113.

Mellado, J.; F. Amores; F. F. Parreño & F. Hiraldo. 1975. The structure of a mediterranean lizard community. *Doñana*. 2 (2): 145 – 160.

Morris, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use . *Ecology*. 68 (2): 362-369.

Moulton, C.A.; W. Fleming & B. Nerney. 1997. The use of PVC pipes to capture Hylid frogs. *Herpetological Review*. 27 (4): 186-187.

Odum, E. P. 1986. Fundamentos de ecología. Editorial Interamericana. México. 423 p.

Peacor, S. D. & E. E. Werner. 1997. Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web. *Ecology*. 78 (4): 1146 - 1156.

Peltzer, P. H. & R. J. Lajmanovich. 1999. Análisis del nicho trófico en dos poblaciones de *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae) de Argentina. *Alytes*. 16 (3-4): 84-96.

Pianka, E. R.. 1980. Ecología evolutiva. Editorial Omega. Barcelona. 365 p.

Prigioni, C. & R. R. Garrido. 1989. Algunas observaciones sobre la reproducción de *Melanophryniscus stelzneri montevidensis* (Anura, Bufonidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (Actas de las II Jornadas de Zoología del Uruguay). 5: 13-14.

Prigioni, C. & J. Langone. 1984. Notas sobre la batracofauna de los bañados de Carrasco, Uruguay. I. *Comunicaciones Zoológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*. 11 (149): 1-4.

Schmidt, K. P. 1944. New frogs from Misiones and Uruguay. *Field Museum of Natural History* (Zoological Series). 29(9): 153-160.

Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*. 49: 704 – 726.

Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*. 122 (2): 240-285.

Schoener, T. W. 1989. Should hindgut contents be included in lizards dietary compilations? *Journal of Herpetology*. 23: 455 – 458.

Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Systems Technical Journal*. 27: 379 – 423, 623 - 656.

Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*. 163: 688.

Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies?. *The Journal of Animal Ecology*. 46: 337-365.

Strong, D. R.; L. A. Szyska & D. S. Simberloff. 1979. Test of community – wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*. 33 (3): 897-913.

Teixeira, R. L., J. A. P. Schineider & H. Giovanelli. 1999. Diet of the toad *Bufo granulosis* (Amphibia: Bufonidae) from sandy coastal plains in southeastern Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Serie)*. 10: 29-31.

Toft, C. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*. 45: 131-141.

Toft, C. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*. 15 (2): 139-144.

Toft, C. 1985. Resource partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia*. 1985 (1): 1-21.

Toft, C. & W. Duellman. 1979. Anurans of the lower Río Lullapichis, Amazonia Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica*. 35 (1): 71-77.

Underwood, T. 1986. The analysis of competition by field experiments. En: Kikkawa, J & D. J. Anderson, Eds. *Community ecology*. Pattern and process. Blackwell Scientific Publications. USA. 240-268 p.

Van Sluys, M. & C. F. D. Rocha. 1998. Feeding habits and microhabitat utilization by two syntopic brazilian amazonian frogs (*Hyla minuta* and *Pseudopaludicola* sp. gr. *falcipes*). *Revista Brasileira de Biologia*. 58 (4): 559-562.

Vaz-Ferreira, R. & A. Gerhau. 1975. Comportamiento epimelético de la Rana Común *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae) I. Atención

de la cría y actividades alimentarias y agresivas relacionadas. *Physis*. 34 (88): 1-14.

Vaz-Ferreira, R.; A. Olmos & A. Stagi. 1995. Canibalismo y comportamiento epimelético en *Leptodactylus ocellatus*, “Rana criolla”. *VII Jornadas Científicas de la Sociedad Uruguaya de Biociencias*. 124.

Vitt, L. J.; R. C. Van Loben Sels & R. D. Ohmart. 1981. Ecological relationships among arboreal desert lizards. *Ecology*. 62 (2): 398 – 410.

Werner, E. E. & M. A. McPeck. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology*. 75 (5): 1368-1382.

Wake, D. B. 1991. Declining Amphibian Populations. *Science*. 253: 860.

Zolessi, L. C. de & Y. P. de Abenante. 1989. Biología de la reproducción y metamorfosis de los hexápodos. *Centro de Tecnología Educativa para las Ciencias Naturales*. División Publicaciones. Montevideo. 42 p.

Zug, G. R. & P. B. Zug. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: a natural history resumé of native populations. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 284: 1-58.

APENDICE I.

Tabla I.1. Número de individuos de cada grupo de invertebrados contabilizado en las trampas de caída en los tres microambientes de los tres tajamares durante todo el muestreo.

	Taj.6 Paj.	Taj.7 Paj.	Taj.13 Paj.	Taj.6 Prad.	Taj.7 Prad.	Taj.13 Prad.	Taj.6 Terr.	Taj.7 Terr.	Taj.13 Terr.
Arañas	67	53	47	56	71	72	63	86	71
Escorpiones	0	0	2	0	0	0	0	1	0
Opiliones	0	1	0	0	2	0	1	0	0
Ácaros	70	66	33	85	60	27	62	77	14
Quilópodos	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Diplópodos	0	0	1	49	77	48	0	0	0
Colémbolos	577	511	470	948	569	537	804	1219	583
Ortópteros	2	2	1	5	3	4	1	9	7
Coleópteros	12	31	10	30	17	13	16	22	6
Himenópteros	220	207	220	152	269	180	271	465	263
Dípteros	24	11	13	20	22	36	23	10	10
Isópteros	4	0	1	0	2	0	3	42	0
Lepidópteros	1	2	0	0	0	0	0	2	1
Hemípteros	3	1	5	2	5	1	3	5	4
Homópteros	9	8	20	6	6	3	10	8	5
Dictióptera	0	0	0	1	0	0	2	1	0
Tysanóptera	4	4	6	9	6	0	2	7	1
Larvas	3	6	7	10	4	4	7	3	4
Isópodos	1	2	0	1	1	1	0	3	0
Crustáceos	0	1	1	3	0	4	1	0	1
Anélidos	0	0	0	1	0	1	1	0	0

Tabla I.2. Frecuencias absolutas de todas las presas presentes en cada microambiente y en cada tajamar a lo largo del año.

Mes	T	Mic	A	Op	C	O	Cp	H	D	I	Cr	Ac	Ip	Hi	Ho	T
D	6	P	3	0	10	0	2	35	7	0	0	0	2	2	0	0
D	7	P	3	0	14	0	1	27	1	0	0	0	0	0	0	0
D	13	P	4	0	5	0	0	16	4	0	0	0	0	0	0	0
E	6	P	10	0	15	1	4	45	5	0	0	0	2	0	0	0
E	7	P	8	0	14	0	0	36	1	1	0	0	0	0	0	0
E	13	P	6	0	10	0	4	16	2	0	0	1	0	1	0	0
F	6	P	8	0	17	0	1	9	0	0	0	0	0	0	1	0
F	7	P	7	0	31	0	0	14	0	0	0	0	0	0	1	0
F	13	P	8	0	22	0	1	17	0	0	0	0	0	1	2	0
M	6	P	5	0	11	0	1	14	0	0	0	0	0	0	1	0
M	7	P	2	0	8	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
M	13	P	7	0	15	0	0	13	0	0	0	0	0	0	1	0
Ab	6	P	6	0	6	0	0	15	0	0	0	0	0	0	1	0
Ab	7	P	3	0	7	0	0	9	0	0	0	0	0	0	1	0
Ab	13	P	4	0	57	0	3	21	3	0	0	0	1	0	1	0
My	6	P	6	0	15	0	0	10	1	0	0	0	0	0	0	0
My	7	P	2	0	11	0	1	17	0	1	0	0	0	0	0	0
My	13	P	4	0	7	0	0	12	0	0	0	0	0	0	1	0
Jn	6	P	2	0	49	0	0	6	1	0	0	4	0	0	0	0
Jn	7	P	4	0	80	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Jn	13	P	2	0	50	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Jl	6	P	2	0	19	0	1	5	0	0	0	4	0	1	0	0
Jl	7	P	0	0	20	0	2	13	0	0	0	6	0	0	0	0
Jl	13	P	1	0	130	1	1	17	0	0	0	6	0	2	2	0
Ag	6	P	2	0	141	1	1	12	5	0	0	17	0	0	2	0
Ag	7	P	1	0	99	1	2	13	4	0	1	8	0	0	0	3
Ag	13	P	2	0	56	0	0	11	1	0	1	4	0	0	0	1
S	6	P	5	0	90	0	0	10	2	0	0	12	0	0	0	0
S	7	P	2	0	57	0	23	10	1	0	0	3	0	0	0	0
S	13	P	0	0	13	0	0	11	1	0	0	1	0	0	0	0
O	6	P	7	0	102	0	1	30	1	1	0	17	0	0	2	3
O	7	P	4	0	57	0	1	23	2	0	0	9	0	1	6	1
O	13	P	5	0	52	0	0	33	1	0	0	5	0	0	6	1
N	6	P	11	0	102	0	1	29	2	0	0	16	0	0	2	1
N	7	P	17	1	113	1	1	33	2	0	0	40	0	0	0	0
N	13	P	4	0	53	0	1	49	1	0	0	16	0	1	7	4
D	6	I	5	0	6	0	5	24	1	0	0	0	0	0	0	0
D	7	I	8	0	9	0	3	29	5	0	0	0	0	0	0	0
D	13	I	8	0	12	0	2	44	3	1	0	0	0	0	0	0
E	6	I	6	0	3	0	4	22	0	0	0	1	0	0	0	0
E	7	I	7	0	11	0	3	42	0	1	0	0	1	1	1	0
E	13	I	3	0	5	1	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0

Continuación Tabla I.2

Mes	T	Mic	A	Op	C	O	Cp	H	D	I	Cr	Ac	Ip	Hi	Ho	T
F	6	I	5	0	15	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
F	7	I	4	0	14	0	0	10	0	0	0	0	1	3	1	0
F	13	I	7	0	24	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
M	6	I	2	0	7	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
M	7	I	10	0	9	0	0	9	0	0	0	0	0	0	1	0
M	13	I	6	0	13	0	0	10	0	0	0	0	0	0	1	0
Ab	6	I	3	0	25	0	3	13	0	0	0	0	0	0	0	0
Ab	7	I	4	0	69	0	0	33	4	0	0	0	0	0	1	0
Ab	13	I	16	0	200	1	2	29	22	0	0	0	0	0	0	0
My	6	I	4	0	20	2	0	8	3	0	0	0	0	0	0	0
My	7	I	1	0	15	0	1	5	1	0	0	0	0	0	0	0
My	13	I	3	0	9	0	2	5	3	0	0	0	0	0	0	0
Jn	6	I	0	0	1	0	5	0	0	0	1	0	0	1	0	0
Jn	7	I	1	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Jn	13	I	1	0	0	1	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Jl	6	I	2	0	4	0	1	8	0	0	2	2	0	0	0	0
Jl	7	I	3	0	32	0	1	18	0	0	0	2	0	0	0	0
Jl	13	I	1	0	85	0	0	15	0	0	0	8	0	0	0	0
Ag	6	I	12	0	513	2	9	22	10	1	0	35	0	0	3	6
Ag	7	I	11	0	205	2	1	15	8	0	0	21	0	0	0	5
Ag	13	I	4	0	59	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	0
S	6	I	3	0	46	0	2	6	3	0	0	8	0	0	1	0
S	7	I	1	0	39	0	0	9	2	0	0	9	0	0	0	0
S	13	I	4	0	42	0	0	9	5	0	2	8	0	0	1	0
O	6	I	6	0	175	1	1	20	2	0	0	35	0	0	2	3
O	7	I	6	0	90	0	1	53	1	0	0	25	0	0	2	1
O	13	I	5	0	31	0	1	15	2	0	0	3	0	0	0	0
N	6	I	8	0	133	0	0	17	1	0	0	4	0	1	0	0
N	7	I	15	2	76	0	3	46	1	0	0	3	0	0	0	0
N	13	I	14	0	57	0	2	24	1	0	0	6	0	1	0	0
D	6	T	4	0	38	0	4	34	1	0	0	0	0	1	0	0
D	7	T	3	0	97	0	4	94	0	0	0	0	0	1	0	0
D	13	T	3	0	32	0	0	57	1	0	0	0	0	0	0	0
E	6	T	5	0	19	0	1	23	0	0	0	0	1	0	2	0
E	7	T	14	0	49	1	3	145	1	0	0	2	0	1	0	0
E	13	T	12	0	17	0	0	29	1	0	0	0	0	1	0	0
F	6	T	6	0	33	0	0	22	1	0	0	0	1	0	0	0
F	7	T	8	0	24	3	4	23	0	1	0	0	0	3	0	0
F	13	T	6	0	21	5	1	17	2	0	0	0	0	2	0	0
M	6	T	4	0	11	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
M	7	T	11	0	7	2	0	29	0	0	0	0	0	0	0	0
M	13	T	4	0	14	1	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0
Ab	6	T	1	0	12	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
Ab	7	T	1	0	21	0	0	13	2	1	0	0	0	0	0	0
Ab	13	T	9	0	69	0	0	3	1	0	0	0	0	0	1	0

Continuación Tabla I.2

Mes	T	Mic	A	Op	C	O	Cp	H	D	I	Cr	Ac	Ip	Hi	Ho	T
My	6	T	2	0	29	0	1	10	0	0	0	0	0	1	1	0
My	7	T	1	0	11	0	2	11	0	0	0	0	0	0	0	0
My	13	T	2	0	9	0	0	24	0	0	0	0	0	1	0	0
Jn	6	T	2	0	49	0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0
Jn	7	T	6	0	134	0	0	15	4	0	0	0	0	0	0	0
Jn	13	T	2	0	62	0	1	4	1	0	0	0	0	0	1	0
Jl	6	T	1	0	15	0	0	32	0	0	1	1	0	0	0	0
Jl	7	T	2	0	36	0	1	29	0	1	0	5	0	0	0	0
Jl	13	T	1	0	17	0	0	5	0	0	1	2	0	0	1	0
Ag	6	T	13	0	182	0	0	36	7	0	0	13	0	0	2	1
Ag	7	T	11	0	203	1	0	13	2	0	0	18	0	0	1	3
Ag	13	T	3	0	64	0	0	33	2	0	0	5	0	0	0	0
S	6	T	3	0	131	0	1	17	6	0	0	10	0	0	0	0
S	7	T	6	0	84	0	2	11	0	0	0	7	0	0	0	0
S	13	T	2	0	55	0	0	19	0	0	0	2	0	0	0	0
O	6	T	3	0	94	0	5	35	4	0	0	9	0	0	2	0
O	7	T	6	0	168	0	2	23	1	0	0	14	0	0	5	2
O	13	T	8	0	88	0	0	20	1	0	0	2	0	0	1	1
N	6	T	19	1	191	1	4	42	1	0	0	29	1	1	3	1
N	7	T	17	0	385	2	4	59	0	0	0	31	42	0	2	2
N	13	T	19	0	135	1	4	46	1	0	0	3	0	0	1	0

Referencias: T: Tajamar; Mic: Microambiente; A: Arañas, Op: Opiliones, C: Colémbolos, O: Ortópteros, Cp: Coleópteros, H: Himenópteros, D: Dípteros, I: Isópodos, Cr: Crustáceos, Ac: Ácaros, Ip: Isópteros, Hi: Hemípteros, Ho: Homópteros, T Tysanópteros

Tabla I.3. Tabla de las abundancias relativas estimada a partir de las vocalizaciones de los machos para cada una de las especies del estudio discriminadas por mes.

	<i>H. p. pulchella</i>	<i>P. falcipes</i>	<i>S. eringiophila</i>
Enero	4	3	2
Febrero	3	1	2
Marzo	2	0	0
Abril	3	0	0
Mayo	3	0	0
Junio	0	0	0
Julio	2	0	0
Agosto	2	0	0
Setiembre	1	0	0
Octubre	2	0	0
Noviembre	2	1	0
Diciembre	3	2	1

Tabla I.4. Frecuencias absolutas de la oferta de presas discriminadas por microambientes y grupos.

Micro	Pajonal	Pradera Inundable	Terraplén
Arañas	167	199	220
Escorpiones	2	0	1
Opiliones	1	2	1
Acaros	169	172	153
Quilópodos	0	1	1
Diplópodos	1	174	0
Colémbolos	1558	2054	2606
Ortópteros	5	12	17
Coleópteros	53	60	44
Himenópteros	647	601	999
Dipteros	48	78	43
Isópteros	5	2	45
Lepidopteros	3	0	3
Hemipteros	9	8	12
Homópteros	37	15	23
Dictiópteros	0	1	3
Tysanópteros	14	15	10
Larva	12	16	8
Isópodos	3	3	3
Crustáceos	2	7	2
Anélidos	0	2	1

Tabla I.5. Tabla de frecuencias absolutas de la oferta de presas discriminadas por período y grupo.

Período	Frío	Cálido	Período	Frío	Cálido
Arañas	191	395	Isópteros	1	51
Escorpiones	0	3	Lepidópteros	1	5
Opiliones	0	4	Hemípteros	6	23
Acaros	223	271	Homópteros	23	52
Quilópodos	0	2	Dictiópteros	0	4
Diplópodos	174	1	Tysanópteros	19	20
Colémbolos	3455	2763	Larva	19	17
Ortópteros	14	20	Isópodos	4	5
Coleópteros	78	79	Crustáceos	11	0
Himenópteros	666	1581	Anélidos	3	0
Dípteros	107	62			

Tabla I.6. Valores de diversidad acumulada según los índices de Shannon – Wiener y Simpson para las tres especies estudiadas.

<i>Hyla p. pulchela</i> (n = 70)								
Nº	H	S	Nº	H	S	Nº	H	S
1	0,650	0,278	25	2,451	0,751	49	2,898	0,831
2	0,863	0,408	26	2,477	0,758	50	2,894	0,831
3	1,484	0,541	27	2,557	0,768	51	2,888	0,830
4	0,942	0,286	28	2,575	0,771	52	2,867	0,828
5	1,058	0,311	29	2,593	0,776	53	2,862	0,827
6	1,166	0,333	30	2,622	0,782	54	2,880	0,826
7	1,245	0,359	31	2,625	0,785	55	2,888	0,827
8	1,724	0,524	32	2,626	0,788	56	2,886	0,827
9	1,851	0,573	33	2,646	0,791	57	2,881	0,826
10	1,874	0,584	34	2,687	0,797	58	2,879	0,826
11	1,925	0,603	35	2,700	0,800	59	2,876	0,825
12	2,042	0,639	36	2,712	0,803	60	2,855	0,824
13	2,092	0,649	37	2,720	0,804	61	2,854	0,823
14	2,132	0,664	38	2,715	0,804	62	2,842	0,822
15	2,230	0,686	39	2,732	0,808	63	2,821	0,819
16	2,261	0,700	40	2,768	0,810	64	2,814	0,818
17	2,248	0,701	41	2,854	0,820	65	2,811	0,817
18	2,313	0,708	42	2,855	0,820	66	2,821	0,819
19	2,354	0,714	43	2,887	0,825	67	2,837	0,818
20	2,371	0,716	44	2,919	0,831	68	2,828	0,817
21	2,375	0,721	45	2,926	0,834	69	2,825	0,816
22	2,388	0,729	46	2,921	0,833	70	2,839	0,817
23	2,418	0,734	47	2,910	0,833			
24	2,418	0,735	48	2,904	0,832			
<i>Pseudopaludicola falcipes</i> (n = 25)						<i>Scinax eringiophila</i> (n = 10)		
Nº	H	S	Nº	H	S	Nº	H	S
1	0,811	0,375	14	2,231	0,700	1	1,000	0,500
2	1,436	0,593	15	2,217	0,698	2	1,585	0,667
3	1,760	0,675	16	2,077	0,640	3	1,792	0,667
4	2,006	0,714	17	1,691	0,502	4	2,128	0,735
5	2,070	0,739	18	1,793	0,539	5	2,626	0,819
6	2,314	0,776	19	1,812	0,543	6	2,788	0,837
7	2,276	0,769	20	1,846	0,550	7	2,753	0,833
8	2,488	0,803	21	1,871	0,561	8	2,685	0,820
9	2,572	0,818	22	1,738	0,514	9	2,685	0,820
10	2,516	0,808	23	1,747	0,518	10	2,685	0,820
11	2,274	0,737	24	1,734	0,515			
12	2,306	0,724	25	1,760	0,524			
13	2,247	0,704						

Referencias:H, Índice de Shannon-Wiener; S, Índice de Simpson.