PEDECIBA-BIOLOGÍA

SUB-ÁREA ZOOLOGÍA

TESIS DE MAESTRÍA

Patrones espacio-temporales de vocalización en un ensamble de anuros (Amphibia: Anura) de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía (Montevideo-Uruguay)

Lic. Gastón Varela

Orientador: Dr. José Carlos Guerrero

Co-orientador: Dr. Raúl Maneyro

Tesis de Maestría:

Patrones espacio-temporales de vocalización del ensamble de anuros (Amphibia: Anura) de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía (Montevideo-Uruguay)

PEDECIBA/BIOLOGÍA/ZOOLOGÍA

Autor: Lic. Gastón Varela (gastonvarela13@gmail.com)

Orientador: Dr. José Carlos Guerrero (Laboratorio de Desarrollo Sustentable y Gestión Ambiental del Territorio, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias-UdelaR)

Co-orientador: Dr. Raúl Maneyro (Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias-UdelaR)

Tribunal de Tesis: Dr. Alejandro Brazeiro, Dra. Susana González, Dr. José Langone.

Dedicada a mis padres y a mi novia…

TABLA DE CONTENIDOS

Agradecimientos 6

Resumen 9

Abstract 10

INTRODUCCIÓN GENERAL

- Fauna de anfibios del Uruguay: Contexto general y amenazas 11
- Importancia de los humedales 13
- Los Humedales del Santa Lucía como componentes del Sistema Nacional de Áreas Protegidas 14
- Presentación y estructura de la Tesis 15
- Bibliografía 17

CAPÍTULO 1: Los anfibios de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía (Montevideo-Uruguay)

- Introducción 19
- Materiales y Métodos
  - Área de Estudio 21
  - Muestreos de campo y estimadores de riqueza 22
  - Obtención de datos de colecciones científicas 23
- Resultados y Discusión 24
- Bibliografía 39

CAPÍTULO 2: Patrones temporales de vocalización del ensamble de anfibios del Área Protegida Humedales del Santa Lucía

- Introducción 42
- Materiales y Métodos
  - Muestreos de campo 46
  - Análisis de datos 47

- Resultados
  Descripción de los patrones temporales 49
  Asociación con factores abióticos 51
- Discusión
  Descripción de los patrones temporales 52
  Asociación con factores abióticos 55
- Bibliografía 65

CAPÍTULO 3: Patrones espaciales de vocalización del ensamble de anfibios del Área Protegida Humedales del Santa Lucía

- Introducción 69
- Materiales y Métodos
  Muestreos de campo 75
  Análisis de datos 76
- Resultados
  Patrones de riqueza a diferentes escalas espaciales 78
  Heterogeneidad ambiental 79
  Variables intrínsecas a los cuerpos de agua 80
- Discusión
  Patrones de coexistencia espacial 81
  Análisis de la heterogeneidad ambiental 83
  Variables intrínsecas a los cuerpos de agua 86
- Bibliografía 95

PERSPECTIVAS 102

Agradecimientos

No es tan fácil como parece escribir esta sección, principalmente porque son muchas las personas que tengo para agradecer, pero aunque parezca loco, quiero darme el lujo y hasta el atrevimiento quizás de agradecerme primero que nada a mi mismo…por ganarle la pelea a quien muchas veces fue mi peor enemigo, yo mismo.. Solo una persona (que nombraré al final de esta sección) y yo sabemos todo lo que implicó esta tesis.

En primer lugar quiero agradecer a mis orientadores, Dr. Raúl Maneyro y Dr. José Carlos Guerrero por darme la oportunidad de seguir aprendiendo y creciendo profesionalmente, por sus continuas sugerencias para mejorar el trabajo, y lo que es más importante aún, por alentarme a seguir adelante cuando yo pensaba que se venía la noche sin la beca de maestría. No me olvido de esa parte y les agradezco muchísimo a ambos!

Al PEDECIBA por el apoyo financiero para los gastos de las salidas de campo.

También quiero agradecer al Dr. Alejandro Brazeiro, a la Dra. Susana González y al Dr. José Langone, no solo por aceptar formar parte del tribunal de esta Tesis, sino también por los valiosos aportes que llevaron a mejorar el producto final.

A mis compañeros del Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados, muy especialmente a mi amigo Ernesto Elgue, quien me acompañó prácticamente a todas las salidas de campo, disfrutando la torta de fiambre de la Zunny y anécdotas del Rena.. Gracias Eco!

A los dueños de los predios privados a los que tuve que entrar a altas horas de la noche a muestrear en una zona de Montevideo que no es fácil desde el punto de vista social: Carlos, Matías y Eugenia…. Muchas gracias a los tres!

A Walter Norbis por la ayuda con los análisis estadísticos.

A mi gran amigo Juan Andrés Martínez (“el colo”) quien a la distancia me apuntaló muchísimo con cuestiones estadísticas y dándome ánimo en momentos en los que las cosas no salían. Gracias colorao!

A Martín (“tincho”) Olivelli, otro amigo que estuvo muy presente en las salidas de campo, otro que se deleitaba con la torta de fiambre de mi vieja.

A otros amigos y compañeros que también me acompañaron en algunos muestreos: Carlitos Calimares, Gonzalo Nión, Franquita Stábile, Camilo Pinzón, Camilo Pérez, Hugo Coitiño, Schaianni Bortolini.

A mis amigos/as de siempre, algunos de los cuales veo poco pero siempre están ahí para dar para adelante: Colo, Coco, Eco, Danilo, Pesty, Florencia Doño, María Ruiz (con quien nos dimos mucho ánimo mutuamente en este último tirón).

A mi familia!!, tíos, primos, hermanos, sobrinos, muy especialmente a mis viejos. A mi madre por el apoyo incondicional de siempre, por sus tortas de fiambre que le dieron tremendo sabor a los muestreos y por el incesante aliento durante toda la tesis. A mi viejo! “El Rena”, quién me acompañó a absolutamente todas las salidas de campo y hasta se aprendió el nombre científico de la ranita trepadora! Gracias viejos! Los amo mucho. Y finalmente quiero agradecer muy especialmente a la persona que considero mi compañera de vida, Eloísa Soto. Gracias por acompañarme siempre, en todo, por ser mi cable a tierra. Es muy difícil describir con palabras lo que me ayudaste en este

proceso. Simplemente GRACIAS por ser como sos, por levantarme en aquel jodido momento en que quería largar todo, te acordás?.. Mirá ahora, prueba superada, tesis liquidada.

A todos Uds, INFINITAS GRACIAS de corazón!

RESUMEN

El estudio de los patrones de vocalización de los ensambles de anuros y de las variables más influyentes sobre tales patrones, resulta de vital importancia ya que permite conocer las condiciones propicias para la reproducción de las especies. En este contexto, la información obtenida a partir de inventarios y monitoreos es central para fortalecer aspectos de conservación. El objetivo general de esta tesis es aportar información acerca de los patrones espacio-temporales de actividad del ensamble de anuros de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía, así como también actualizar el inventario de especies del área. Para ello se realizaron muestreos sistemáticos mensuales entre abril del 2013 y marzo del 2014. En el capítulo 1, se estableció el inventario de anfibios anuros del área a través de muestreos nocturnos en los sitios de vocalización. Así mismo se evaluó la completitud y fiabilidad del mismo a través de estimadores de riqueza. Se encontraron 13 especies de anfibios anuros pertenecientes a cinco familias nativas de Uruguay: Bufonidae, Odontophrynidae, Hylidae, Leptodacylidae y Microhylidae. En el capítulo 2, se analizó la influencia de variables abióticas sobre los patrones de vocalización a escala de ensamble. El análisis de Regresión Múltiple a escala mensual vs Variables abióticas, indicó que la actividad de vocalización del ensamble de anuros estudiado estuvo fuertemente asociada al Fotoperiodo (r^2= 0.74, p=0.0003). Al igual que lo encontrado en otros trabajos, se identificó un claro patrón estacional con un pico de actividad durante los meses más cálidos, como sería esperable para un ensamble de una región templada. En el capítulo 3, se describieron los patrones de ocupación espacial de las especies pertenecientes al ensamble de anuros estudiado y se comparó este patrón a dos escalas de análisis (ambiental y microambiental). A su vez, se determinó el efecto de la heterogeneidad ambiental de los cuerpos de agua sobre la diversidad de especies en actividad de vocalización, y se analizó la influencia del pH y la temperatura del agua sobre los patrones de canto del ensamble. Se encontró un claro patrón de anidamiento significativo en el ensamble estudiado (T=5,2°C). En cuanto al análisis de la heterogeneidad ambiental, los resultados de las regresiones lineales de la riqueza de especies no fueron significativos ni para el tamaño de los charcos (r^2=0.04, p=0.90), ni para el número de microambientes (r^2=0.17, p=0.40), así como tampoco para el hidroperíodo (r^2=0.31, p=0.24). Sin embargo se encontró una asociación (aunque no muy fuerte) entre el número de meses en que una especie estaba activa y el número de microambientes en los cuales esa especie fue encontrada (r^2= 0.40, p=0.019). Se discuten los posibles factores causales subyacentes a los patrones observados tanto a escala temporal (capítulo 2), como espacial (capítulo 3). Ya que aún no se ha definido el Plan de Manejo del Área Protegida con Recursos Manejados Humedales del Santa Lucía, el conocimiento acerca de los patrones de actividad de vocalización y de las variables más influyentes sobre dichos patrones derivados de esta tesis, podrían ser clave para proponer estrategias de conservación *in situ* adecuadas y eficientes.

ABSTRACT

The study of vocalization patterns of anuran assemblages and the variables that most influence such patterns is of vital importance since it allows to know which conditions are favorable for the reproduction of the species in this group. In this context, information obtained from inventories and monitoring programs is very important for protected areas in order to strengthen conservation aspects. The aim of this thesis is to provide information about spatio-temporal patterns of annurans assemblage of the southern zone of Santa Lucia Wetlands Protected Area, as well as to update the species inventory of the area. To accomplish this, monthly field trips were carried out between April 2013 and March 2014. In the first chapter, the inventory of anuran amphibians of the area was established through nocturnal sampling at vocalization sites. At the same time, the integrity and reliability of the inventory was evaluated through species richness estimators. At the study site, 13 anuran species were recorded, belonging to five families native to Uruguay: Bufonidae, Odontophrynidae, Hylidae, Leptodacylidae and Microhylidae. In the second chapter, the influence of abiotic variables on assemblages vocalization patterns was analyzed. The multiple regression analysis on monthly scale vs abiotic variables, indicated that the vocalization activity of the studied anurans was strongly associated with photoperiod (r^2 = 0.74, p = 0.0003). In accordance with other studies, a clear seasonal pattern was identified with peak activity during warmer months, as would be expected for an assemblage of a temperate region. In the third chapter the patterns of spatial occupation of the species belonging to the anuran assemblage were described and this pattern was analyzed and compared at a double scale (environmental and microenvironment). In turn, the effect of environmental heterogeneity of water bodies on species vocalization activity was determined and the influence of pH and water temperature on the vocalization patterns was analyzed. A clear nesting pattern was found in the studied assemblage (T=5,2°C). In terms of the analysis of environmental heterogeneity, the results of linear regressions of species richness are not significant for both size (r^2 = 0.04, p = 0.90) and number of microenvironments (r^2 = 0.17, p = 0.40), as well as for hydroperiod (r^2 = 0.31, p = 0.24). However, an association (although not very strong) was found between the number of months that species were active and the number of microenvironments in which that species were found (r^2 = 0.40, p = 0.019). Possible causal factors underlying the patterns observed on the temporal (chapter 2) and spatial scales (chapter 3) are discussed. Since the Management Plan of the Santa Lucia Wetlands Protected Area has not yet been defined, knowledge of vocalization activity patterns and the most influential variables affecting these patterns derived from this thesis, could be key information to propose suitable and efficient *in situ* conservation strategies.

INTRODUCCIÓN GENERAL:

Fauna de anfibios del Uruguay: Contexto general y amenazas

El término “anfibio” significa doble (*Amphi*) vida (*Bios*) y hace referencia al ciclo de vida bifásico (parte en agua y parte en tierra), que presentan muchos de los miembros de este grupo (Stebbins & Cohen, 1995). Son componentes significativos de la biota dada su abundancia y significado funcional en la mayoría de los hábitats terrestres y dulceacuícolas de las regiones tropicales, subtropicales y templadas (Heyer *et al*., 1994). Desde el punto de vista taxonómico, los anfibios son todos los animales que pertenecen a la clase Amphibia, los cuales se agrupan en tres órdenes vivientes: Anura (ranas y sapos), Urodela (salamandras, tritones, axolotes) y Gymnophiona (integrado por anfibios ápodos conocidos como cecilias). Comprenden un grupo cosmopolita y altamente diverso en la región Neotropical (Curi *et al*., 2014). En el Uruguay, hay representantes silvestres de los órdenes Anura y Gymnophiona (Maneyro & Carreira, 2012). Dadas sus características fisiológicas (permeabilidad de la piel) y ecológicas (ciclos de vida bifásicos), los anfibios son potenciales indicadores de la salud del ambiente. Sin embargo, se encuentran entre los grupos taxonómicos que han experimentado una de las declinaciones más acentuadas a nivel global durante la última parte del siglo XX (Stuart *et al*., 2004; Beebee & Griffiths, 2005). La Lista Roja de Especies Amenazadas de UICN, como inventario mundial, permite alertar al respecto del estado de la biodiversidad mundial; sus aplicaciones a nivel nacional permiten a los tomadores de decisiones considerar las mejores opciones para la conservación de las especies (UICN, 2016). La Lista muestra 63.837 especies de vertebrados evaluadas, de las cuales 19.817 están amenazadas por la

extinción, incluyendo el 41% de los anfibios. En nuestro continente esta situación es preocupante ya que alberga el 50% de la diversidad mundial de anfibios (de Sá, 2005). Entre las principales amenazas que se han identificado se encuentran las siguientes: cambio en el uso del suelo, introducción de especies exóticas, presencia de contaminantes ambientales, cambio climático global y enfermedades infecciosas emergentes (Stuart *et al.,* 2008; Collins & Crump, 2009).

En el Uruguay existen 49 especies de anuros, una de ellas es endémica (*Melanophryniscus langonei*), lo que puede considerarse una riqueza elevada teniendo en cuenta la superficie terrestre del país. Sin embargo, Carreira & Maneyro (2015) establecen que de las 49 especies de anfibios evaluadas, 12 se encuentran en alguna categoría de amenaza (tres están “En Peligro Crítico”, ocho “En Peligro”, y una es “Vulnerable”). Las causas asociadas a los problemas de conservación de los anfibios en Uruguay cambian en función de la especie y de los lugares geográficos, siendo una de las causas más relevantes el aumento de la frontera urbana en las regiones costeras, principalmente en los departamentos de Montevideo, Canelones y Maldonado (Maneyro & Carreira, 2012).

Poco es lo que se sabe acerca de los aspectos ecológicos de los anfibios autóctonos, siendo la falta de información uno de los mayores obstáculos para la mitigación de las amenazas que afronta este grupo zoológico en nuestro país (Langone *et al.,* 2004; Beebee & Griffiths, 2005). Por lo tanto, conocer no solo el listado de las especies de anfibios presentes en una determinada zona, sino también sus patrones espacio-temporales de actividad, es un aspecto clave a

investigar para poder brindar información que sea de utilidad para la conservación de este grupo de especies (Heyer *et al*., 1994).

Importancia de los Humedales, Uruguay y Ramsar.

Los Humedales son ecosistemas donde la inundación temporal o permanente es el factor determinante del tipo de comunidades biológicas (Ramsar, 2013; SNAP, 2015). Se encuentran entre los ecosistemas más productivos del mundo ya que son sitios muy importantes desde el punto de vista de la diversidad biológica y fuentes de agua y productividad primaria (Ramsar, 2013). A nivel ecosistémico son áreas vitales debido a la variedad de servicios ambientales que brindan; ayudan a mejorar la calidad del agua (efecto filtro), mitigan el efecto de las inundaciones (efecto esponja) y el cambio climático, son fundamentales para la recarga de acuíferos y reducen la acción erosiva del agua (SNAP, 2015).

La Convención RAMSAR (de la cual Uruguay es parte) es un tratado intergubernamental que tiene por principal cometido la conservación y uso sustentable de los humedales en todos sus aspectos (Ramsar, 2013).

Según la definición específica de la Convención RAMSAR, los humedales son: “extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de aguas, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros”.

La Convención entró en vigor en Uruguay el 22 de setiembre de 1984 y nuestro país cuenta al día de hoy con tres sitios Ramsar oficialmente declarados (Bañados del Este y Franja Costera, Esteros de Farrapos e Islas del Río

Uruguay, y la Laguna de Rocha) abarcando una superficie de 435.837 hectáreas. (Ramsar, 2015)

Los Humedales del Santa Lucía como componentes del Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

El Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) de Uruguay se ha transformado en una herramienta fundamental para conciliar el cuidado del medio ambiente (en particular de la diversidad de paisajes, ecosistemas, especies y elementos culturales) con el desarrollo económico y social del país (MVOTMA, 2016). La superficie terrestre bajo protección del SNAP, con 14 áreas ingresadas, es hoy de 279.516 hectáreas, incluyendo las superficies terrestre y marina, alcanzando al 0,878% del territorio. A pesar de la baja cobertura de superficie (menos del 1%), en el territorio nacional, el porcentaje de paisajes representados supera el 70% del total del país, y el porcentaje de ecosistemas y especies prioritarias para la conservación amenazadas, representados supera el 30% del total (MVOTMA, 2016).

El Área Protegida Humedales del Santa Lucía está confinada a la denominada cuenca baja del Rio Santa Lucia, cercana a la desembocadura del río homónimo sobre el Río de la Plata, abarcando una superficie total de 86.517 hectáreas compartidas entre los Departamentos de Canelones, San José y Montevideo (MVOTMA, 2016). Esta cuenca es considerada de importancia estratégica para la sociedad uruguaya ya que es la principal fuente hídrica que provee de agua potable al 60% de la población del país (Schelotto *et al*., 2015).

PRESENTACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente Tesis de Maestría titulada “Patrones espacio-temporales de vocalización del ensamble de anuros (Amphibia: Anura) de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía” tiene como objetivo general describir los patrones de actividad en un ensamble situado en la parte austral del Área Protegida, la cual está inmersa en una matriz altamente urbanizada.

Esta Tesis busca responder la siguiente pregunta central: **¿Cuáles son los principales determinantes de los patrones de vocalización del ensamble de anfibios estudiado tomando en cuenta las escalas temporal y espacial?**

En el capítulo 1 de la tesis, se describe el inventario de anfibios anuros a partir de los muestreos de campo nocturnos y se contrasta con el listado elaborado a partir de los datos históricos de colecciones científicas y bibliografía para el área de estudio. También se establecen las especies prioritarias para el área, o potencialmente prioritarias en los casos en que sólo se cuenta con registros de colección.

El capítulo 2 se enfoca en el estudio de la actividad de vocalización a escala temporal del ensamble en su conjunto. Se analizan algunas de las variables abióticas potencialmente asociadas con la riqueza de especies vocalizantes a los largo del año (escala mensual).

Por último, en el capítulo 3, se analiza la variabilidad espacial de la riqueza acumulada (en los 12 meses) de especies a escala ambiental (cuerpos de agua) y microambiental. Los patrones espaciales son analizados de acuerdo a

la hipótesis de heterogeneidad ambiental (mayor heterogeneidad ambiental trae aparejada una mayor riqueza de especies vocalizantes). Se analiza la diversidad de especies en cada charco así como la influencia de distintos descriptores de la heterogeneidad ambiental sobre los patrones de actividad.

Finalmente, en la sección **PERSPECTIVAS**, se resumen las principales conclusiones de este estudio y se detallan las principales actividades que darían continuidad a esta investigación a partir de los resultados obtenidos en cada capítulo.

Los resultados derivados de esta Tesis podrían contribuir en la implementación de estrategias concretas de conservación a tener en cuenta para el futuro Plan de Manejo del área protegida.

Bibliografía:

Achkar, M.; Domínguez, A. & Pesce, F. 2004. Diagnóstico Socioambiental Participativo en Uruguay. Programa Uruguay Sustentable. REDES-AT. Ed. Tomate Verde. Montevideo.

Aldabe, J.; Mejía, P., & Morena, V. 2009. Propuesta de Proyecto de Selección y Delimitación del área de Humedales del Santa Lucía para su ingreso al SNAP. Informe técnico

Bebee, T.J.C. & Griffiths, R.A. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology?. *Biological Conservation*, 125: 271-285.

Carreira, S. & Maneyro, R. 2015. Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la herpetofauna de Uruguay sobre la base de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Dirección Nacional de Medio Ambiente, Montevideo.

Collins, J.P. & Crump, M.L. 2009. Extinction in our times. Global amphibian decline. Oxford University Press.

Curi, L.M.; Céspedez, J.A. & Álvarez, B.B. 2014. Composición, distribución espacial y actividad de vocalización de un ensamble de anuros dentro de la región fitogeográfica del Chaco Oriental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 1197-1205.

De Sá, R. O. 2005. Crisis global de Biodiversidad: importancia de la diversidad genética y la extinción de anfibios. *Agrociencia*, 9: 513-522.

Heyer, W.R.; Donelly, M.A.; Mc Diarmid, R.W.; Hayek, C. & Foster, S. (1994). Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica. Métodos estandarizados para anfibios. Editorial Universidad de la Patagonia. Chubut – Argentina

Langone, J.A.; Maneyro, R. & Arrieta. D. 2004. Present knowledge of the status of amphibian conservation in Uruguay. En: Wilkinson, J.W.(Ed.). Collected DAPTF (Declining Amphibian Populations Task Force) Working Group Reports: Ten Years On. Chapter 3: The Neotropical Region (Latin America & the Caribbean). Department of Biological Sciences, The Open University. Milton Kaynes, UK. pp. 83-87.

Maneyro, R. & Carreira, S. 2012. Guía de Anfibios del Uruguay. Ediciones de la fuga, Montevideo. 207pp.

RAMSAR, 2013. Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), 6ª ed., Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland (Suiza).

Schelotto, S.; Freitas, J; Gilmet, H; Taks, J & Soba, A (eds.). 2015. Atlas de la cuenca del río Santa Lucía de la Dirección Nacional de Ordenamiento Territorial. Ministerio de Vivienda, Ordenamiento territorial y Medio Ambiente. Montevideo. 164 p.

Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Separata informativa. SNAP-DINAMA-MVOTMA. Mayo 2015. 16 pp.

Stebbins, R. C. & Cohen, N. W. 1995. A natural history of Amphibians. Princeton University Press, New Jersey.

Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. & Waller, R. W. 2004. Status and trends of Amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.

Stuart, S. N., Hoffmann, M., Chanson, J. S., Cox, N. A., Berridge, R. J., Ramani, P. & Young, B. E. 2008. Threatened Amphibians of the World. Lynx Edicions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.

UICN 2016. Red List of Threatened Species. Disponible en: www.iucnredlist.org. Último acceso: 17 de setiembre de 2016.

CAP.1: Los anfibios del Parque Natural Humedales del Santa Lucía (Montevideo-Uruguay).

Introducción:

La información obtenida a partir de trabajos de inventario, es imprescindible a la hora de desarrollar planes de manejo efectivos en las áreas protegidas (Scott, 1994). Los inventarios elaborados a partir de colecciones científicas y bibliografía son útiles en los casos en que hay vacíos de información, pero pueden presentar el problema de la falta de estandarización en la metodología de muestreo, lo que puede derivar en conclusiones erróneas acerca de la composición de la comunidad en estudio (Moreno, 2001). Por lo tanto, cuando es factible, la realización de un trabajo de campo con adecuado diseño de muestreo, es posible estimar la riqueza total de un área con mayor precisión, así como también evaluar la fiabilidad del inventario (Bardier & Maneyro, 2015).

A la fecha, la información sobre las poblaciones de anfibios de los Humedales del Santa Lucía y su zona de influencia es escasa contándose únicamente con escasos registros históricos de colecciones (Núñez *et al*., 2004). En una localidad cercana (Aguas Corrientes, Departamento de Canelones), Langone (1999), registró 13 especies de anfibios. Por otra parte, Gudynas & Rudolf (1987) elaboraron una lista sistemática de anfibios y reptiles en la localidad de Pajas Blancas (Departamento de Montevideo) donde reportaron 17 especies de anfibios anuros. Por este motivo, y sumado a la importancia de la reciente incorporación de los Humedales del Santa Lucía al Sistema Nacional de Áreas Protegidas, se considera necesario llevar a cabo una actualización del inventario de especies de la zona para poder establecer prioridades de conservación a futuro.

Los objetivos de este trabajo son:

1) Establecer el inventario de anfibios anuros del Parque Natural Humedales del Santa Lucía (Montevideo) a través del muestreo sistemático en sitios de vocalización.

2) Evaluar la completitud y fiabilidad del mismo, y compararlo con la información histórica procedente de registros de colección para el área de estudio.

3) Identificar las especies que pueden ser prioritarias para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

Materiales y Métodos:

Área de estudio:

El estudio se llevó a cabo en seis charcos (ver Tabla 1) situados en la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía, al noroeste del Departamento de Montevideo (Figuras 1 y 2). Esta zona ingresó al Sistema Nacional de Áreas Protegidas en febrero de 2015 bajo la categoría Área Protegida con Recursos Manejados (MVOTMA, 2016). El área está confinada a la denominada cuenca baja del Rio Santa Lucía, cercana a la desembocadura del río homónimo sobre el Río de la Plata, abarcando parte de los Departamentos de Canelones, San José y Montevideo (Schelotto *et al*., 2015). Estos humedales se destacan por su carácter salobre e incluyen ambientes tales como bañados, costas y montes indígenas con gran biodiversidad, constituyendo un ecosistema único en el centro-sur del país (Defeo *et. al*., 2009). La zona donde se encuentran los cuerpos de agua monitoreados en este estudio presenta una vegetación característica, dominada por especies típicas de humedales como la cola de zorro (*Cortaderia selloana*); junco común (*Schenoplectus californicus*), junco negro (*Juncus acutus*), totora (*Typha sp*), espartina (*Spartina densiflora*), algunas especies arbóreas nativas, como el ceibo (*Erythrina crista-galli*), molle (*Schinus longifolius*), tala (*Celtis tala*), sauce criollo (*Salix humboldtiana*) y exóticas (*Acacia longifolia*), *Eucaliptus sp*. (Aldabe *et al*., 2009). También encontramos vegetación flotante en algunos charcos (*Lemna sp*, *Pistia striatotes*) y vegetación herbácea (*Eupatorium sp*, *Baccharis sp*). La zona donde se localiza el área de estudio abarca 720 hectáreas, lo cual representa menos del 1% del total del Área Protegida Humedales del Santa Lucía (HSL) y aproximadamente un 9% del total dentro del Departamento de

Montevideo. Es un área con clima subtemplado húmedo, con una temperatura media anual de 16,5°C, aproximadamente 990 mm de precipitación, y una humedad relativa ambiente del 79% (Intendencia Municipal de Montevideo, 2016).

Muestreos de campo y estimadores de riqueza:

Se realizaron muestreos nocturnos mensuales en seis cuerpos de agua con diferentes hidroperíodos durante el período comprendido entre abril 2013-abril 2014. Dichos muestreos se realizaron entre las 20:00h y 00:00 h permaneciendo 20 minutos en cada cuerpo de agua registrando las especies de anuros a través de las vocalizaciones nupciales de los machos (Scott, 1994).

Se elaboraron curvas de acumulación de especies y se calcularon los estimadores de riqueza no paramétricos ICE y CHAO 2, con el fin de evaluar la completitud del inventario generado a partir de los muestreos acústicos (Moreno, 2001). Se utilizó el Programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2009). CHAO 2 estima la riqueza basado en la fórmula: S est = S obs + (L2/2M), donde L es el número de especies que ocurren solo en una muestra (especies “únicas”) y M es el número de especies que ocurren exactamente en dos muestras (especies “dobles” o “duplicadas”) (Escalante, 2003). El momento en el cual comienza el comportamiento asintótico de la curva así como el punto en el cual se intersectan las curvas de especies únicas y duplicadas, estaría indicando la completitud del inventario (Moreno, 2001).

Obtención de los datos de las colecciones científicas:

Por otra parte, se consultó la base de datos de la colección zoológica de la Facultad de Ciencias a los efectos de establecer los registros históricos de las especies de anfibios de la zona del Parque Natural Humedales del Santa Lucía. También se consideraron los registros del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) publicados por Núñez *et al*. (2004).

Por último, se comparó el listado de registros históricos con las especies encontradas durante el período de muestreo. Ambos listados se analizaron en busca de especies consideradas prioritarias para la conservación en el Uruguay por el SNAP (Arrieta *et al*., 2013). De esta manera se identificaron las especies prioritarias para la conservación en el área de estudio (cuando fueron encontradas en el campo), o potencialmente prioritarias (cuando sólo fueron encontradas en registros históricos). En cuanto al alcance del relevamiento de los datos de colección y bibliografía (Núñez *et al*., 2004), se tomaron en cuenta los ejemplares colectados en las siguientes localidades: pista de regatas, pueblo Santiago Vázquez, Parque Municipal y Barra del Santa Lucía (del lado del Departamento de Montevideo). Los datos procedentes de la Barra del Santa Lucía del lado de San José no se tuvieron en cuenta a la hora de analizar los registros de colección.

Se colectaron especímenes testigo de todas las especies registradas en el trabajo de campo los cuales fueron depositados en la Colección científica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República.

Resultados y Discusión:

Especies registradas durante el trabajo de campo:

De acuerdo a los registros históricos de colecciones científicas, se puede afirmar que la composición de especies es la esperada para el área de estudio, a excepción de la ausencia de algunos taxa, como *Pseudis minuta* y *Pseudopaludicola falcipes*. Durante los muestreos acústicos en los sitios de reproducción, se encontraron 13 especies de anfibios anuros (lo que representa casi el 27% de las 48 especies autóctonas del Uruguay). Las especies registradas pertenecen a cinco familias nativas de Uruguay: Bufonidae, Odontophrynidae, Hylidae, Leptodacylidae y Microhylidae. Entre los individuos del género *Rhinella*, se constató la presencia de varios ejemplares con caracteres morfológicos intermedios (sobre todo en la disposición de las crestas craneales) entre las especies *R. dorbignyi* y *R. fernandezae*. En el campo se encontraron ejemplares asignables a *R. fernandezae* pero ninguno que fuese claramente atribuible a *R. dorbignyi*. Según Pereyra *et al*., 2015, hacen falta estudios genéticos más profundos para determinar el status taxonómico de ambos taxa.

La riqueza encontrada coincide con lo hallado por Langone (1999) en su trabajo de relevamiento de anfibios en la localidad de Aguas Corrientes en el Departamento de Canelones, a 30 kilómetros al norte del área de estudio, quien encontró también 13 especies aunque no exactamente las mismas que en este estudio. Otra referencia cercana al área de estudio es el trabajo de Gudynas & Rudolf (1987), quienes encontraron un total de 17 especies de anfibios anuros en la localidad de Pajas Blancas (a 9 kilómetros del pueblo

Santiago Vázquez). Además de las especies que aparecieron en nuestros muestreos nocturnos, se registraron allí cuatro especies más: *Physalaemus henselli*, *Pseudopaludicola falcipes*, *Pseudis minuta* y *Melanophryniscus montevidensis*. Las tres primeras aparecen en registros de colección para el área de estudio, mientras que *M. montevidensis* presenta un registro en la Barra del Santa Lucía pero del lado de Departamento de San José (Núñez *et al*., 2004). Se encontraron en el área de estudio tres especies de las cuales no hay registros de colección, a pesar de ser comunes en todo el país: *Dendropsophus sanborni*, *Physalaemus gracilis* y *Leptodactylus gracilis*. De las dos últimas especies, la zona más cercana con registros de colección es Punta Espinillo, que dista a unos 15 km al oeste del área de estudio.

Todas las especies registradas en el trabajo de campo presentan una distribución geográfica amplia tanto a escala regional como nacional, y no se encuentran incluidas en ninguna categoría de Amenaza a nivel nacional (Carreira & Maneyro, 2015).

Completitud y fiabilidad del inventario:

La curva de acumulación de especies durante los muestreos nocturnos indica que el inventario fue completado en el décimo mes del muestreo (enero 2014), ya que es donde se observa el comportamiento asintótico de la curva (Figura 3). Los estimadores no paramétricos de riqueza ICE y Chao 2 indican una riqueza esperada de 14 y 13 especies respectivamente, lo cual da la pauta que el inventario es representativo (Colwell & Coddington, 1994; Moreno, 2001). Sin embargo, los datos pertenecientes a registros históricos alcanzan una riqueza de 18 especies. Esto podría atribuirse a que los registros históricos de

colección proceden de un área mucho más amplia que el área en donde se realizaron los muestreos de este trabajo.

Registros históricos de colección:

En relación a los registros históricos, estos muestran que hay seis especies que habían sido registradas para el área (o sitios cercanos) que no fueron encontradas en los muestreos nocturnos: *Pseudis minuta*, *Physalaemus fernandezae*, *Physalaemus henselii*, *Pleurodema bibroni*, *Pseudopaludicola falcipes* y *Ceratophrys ornata*.

Se detallan a continuación algunos comentarios con respecto a estas especies:

Pseudis minuta (Rana boyadora grande): Fue considerada una especie potencialmente prioritaria para el área aunque no figura en el listado de especies prioritarias para el SNAP según Arrieta *et al*., (2013). Es una especie de amplia distribución en todo el territorio uruguayo que puede incluso estar presente en ambientes antropizados tanto rurales como periurbanos, asociada a cuerpos de agua permanentes con vegetación flotante o enraizada (Maneyro & Carreira, 2012). Tampoco fue encontrada por Langone (1999) en Aguas Corrientes. Es por esto que merece especial atención la situación poblacional de esta especie para el área así como evaluar la calidad de los cuerpos de agua de la zona de estudio. Agostini & Barrowes (2015) en su estudio sobre los patrones de infección del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* en la Provincia de Buenos Aires, encontraron un mayor nivel de infección en especies de hábitos acuáticos *(Pseudis minuta* y *Leptodactylus latrans*) y en zonas no cultivadas.

Physalaemus fernandezae (Ranita de Fernández): A escala global, esta especie se considera como Preocupación Menor (LC), sin embargo a nivel nacional se encuentra categorizada En Peligro (EN) (Carreira & Maneyro, 2015). El último registro en el país data de 1962 y se supone que puede estar existiendo una disminución en sus poblaciones (Maneyro & Carreira, 2012). Campañas de colecta de los últimos 10 años en una de las localidades en las que se conocen registros históricos (Santiago Vázquez, Departamento de Montevideo), no arrojaron resultados positivos (Arrieta *et al.,* 2013). Esta especie fue considerada potencialmente prioritaria para el área ya que figura entre las especies prioritarias para el SNAP (Arrieta *et al.,* 2013).

Physalaemus henselii (Ranita de Hensel): Es de las pocas especies de la anurofauna uruguaya que se reproduce en otoño e invierno (Maneyro *et al*., 2008). Se encuentra en gran parte del territorio uruguayo en praderas inundables, bañados y pajonales. A pesar de que estos ambientes son los predominantes en la zona de estudio, la especie no fue encontrada durante el trabajo de campo por lo cual fue considerada potencialmente prioritaria para el área. Si bien en la actualidad no es considerada como una especie prioritaria, posee poblaciones que han desaparecido sin causa aparente (Arrieta *et al.,* 2013). Algunas de estas poblaciones eran simpátridas con poblaciones de *Pleurodema bibroni*, coincidiendo en varios casos sus desapariciones con la de esta especie (Kolenc *et al.,* 2009).

Pleurodema bibroni (Ranita de Bibron): Esta especie es prioritaria para el SNAP y además depende de la creación de áreas protegidas para su conservación ya que a escala nacional es una especie categorizada como Casi Amenazada (NT) pues se ha verificado una disminución en el área ocupada por la especie en el Uruguay (Carreira & Maneyro, 2015). En el pasado, esta especie fue probablemente común en la faja costera. Varios naturalistas del Siglo XIX la observaron y colectaron pero luego de la década de 1970 comenzaron a disminuir progresivamente sus registros; en la actualidad se observa en pocas localidades históricas (Kolenc *et al*., 2012). En una población uruguaya del Departamento de Rocha, se encontraron individuos adultos infectados por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bardier *et al.,* 2011). Esta es una de las principales causas del fenómeno de declinación de las poblaciones de anfibios a escala global junto con la pérdida y fragmentación de hábitat (Stuart *et al*., 2004). Es una especie asociada a la vegetación de gramíneas o pajonales próximos a cuerpos de agua. A pesar de esto no fue encontrada en los muestreos por lo cual se consideró como potencialmente prioritaria para el área.

Pseudopaludicola falcipes (Macaquito): Al Igual que ocurre con *Pseudis minuta*, esta especie tiene una amplia distribución en todo el territorio uruguayo, ocupando una amplia variedad de ambientes como praderas inundables con vegetación de gramíneas, pajonales de escaso porte, bañados y en hábitats con moderada antropización. Incluso es frecuente que los machos vocalicen en horas del día formando coros muy conspicuos (Maneyro & Carreira, 2012). Es considerada una especie de Preocupación Menor (LC) a escala nacional

(Carreira & Maneyro, 2015). Es importante destacar que si bien esta especie no apareció en el área de estudio durante el período de muestreo, se escucharon vocalizar unos pocos individuos en un pequeño bañado cercano al Arroyo San Gregorio en el mes de octubre de 2016, así como también en el mes de enero de 2017 (obs.pers.).

Ceratophrys ornata (Escuerzo grande): Es la única especie de la familia Ceratophryidae en Uruguay, citado para pocas localidades de los Departamentos de San José y Rocha. Está categorizado como Vulnerable en Uruguay (VU) (Carreira & Maneyro, 2015). En Laguna de Castillos, Departamento de Rocha había sido citada anteriormente en base a un ejemplar colectado en el año 1959 (García, 1972). Esfuerzos de muestreo durante 7 años en esta localidad dieron resultado negativo, por lo cual se cree que ya no exista allí (Gambarotta *et al*., 1999). Otra de las localidades (Delta del Tigre, Departamento de San José) donde fue observada por última vez en 1971 (García, 1972), soporta actualmente un acelerado proceso de urbanización dada su cercanía (20 Km) a la capital uruguaya, Montevideo.

Conclusiones finales y Perspectivas:

Con respecto a las especies registradas en el trabajo de campo, la única que figura en el listado de especies prioritarias para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) es *Leptodactylus latrans*, aunque no depende de la creación de áreas protegidas para su conservación (Carreira & Maneyro, 2012; Arrieta *et al*., 2013). Si bien esta especie no presenta problemas de conservación y se encuentra distribuida en todo el territorio nacional, su carne tiene valor comercial ya que se presenta como una opción a la de especies exóticas invasoras como la rana toro (*Lithobates catesbeianus*) (Arrieta *et al*., 2013).

En cuanto a los registros históricos de colección, vale destacar la ausencia de la rana boyadora (*Pseudis minuta*) ya que no fue avistada ni escuchada durante los muestreos, siendo una especie muy común en todo el país. Sin embargo, en la zona de Delta del Tigre, a unos 8 km del área de estudio, están presentes en la actualidad tanto *Pseudopaludicola falcipes* como *Pseudis minuta* (Borteiro, com.pers). Sería recomendable relevar más charcos en la zona oeste de Montevideo, así como ampliar el área de monitoreo hacia los departamentos de San José y Canelones para revisar la ocurrencia de estas especies en zonas aledañas al área de estudio ya que podría estar ocurriendo una declinación poblacional localizada en la zona de los Humedales del Santa Lucía. Por esta razón se consideró a estas especies como potencialmente prioritarias para el área, ya que se puede afirmar que no se encuentran actualmente en ninguno de los charcos relevados durante este estudio. Esto podría relacionarse a algunos problemas ambientales que vienen sucediendo en los últimos años en la cuenca baja del Río Santa Lucía, los cuales actúan

provocando la pérdida en la calidad del agua (Achkar *et al*., 2004). Sin lugar a dudas, todos estos factores, sumados al aumento de la urbanización en zonas linderas al área de estudio, podrían estar teniendo una influencia negativa sobre las poblaciones de anfibios del Parque Natural Humedales del Santa Lucía. Esta afectación no es homogénea para todas las especies, lo cual podría deberse entre otros factores, a los distintos grados de tolerancia fisiológica a la degradación ambiental que presentan las especies registradas. Por otra parte, quizás las poblaciones de algunas especies de la zona nunca fueron muy grandes y simplemente declinaron hasta desaparecer. Todo esto demuestra que se necesita un mayor esfuerzo de investigación así como también acciones rápidas y concretas que garanticen la conservación a largo plazo de los anfibios uruguayos.

ANEXO 1:

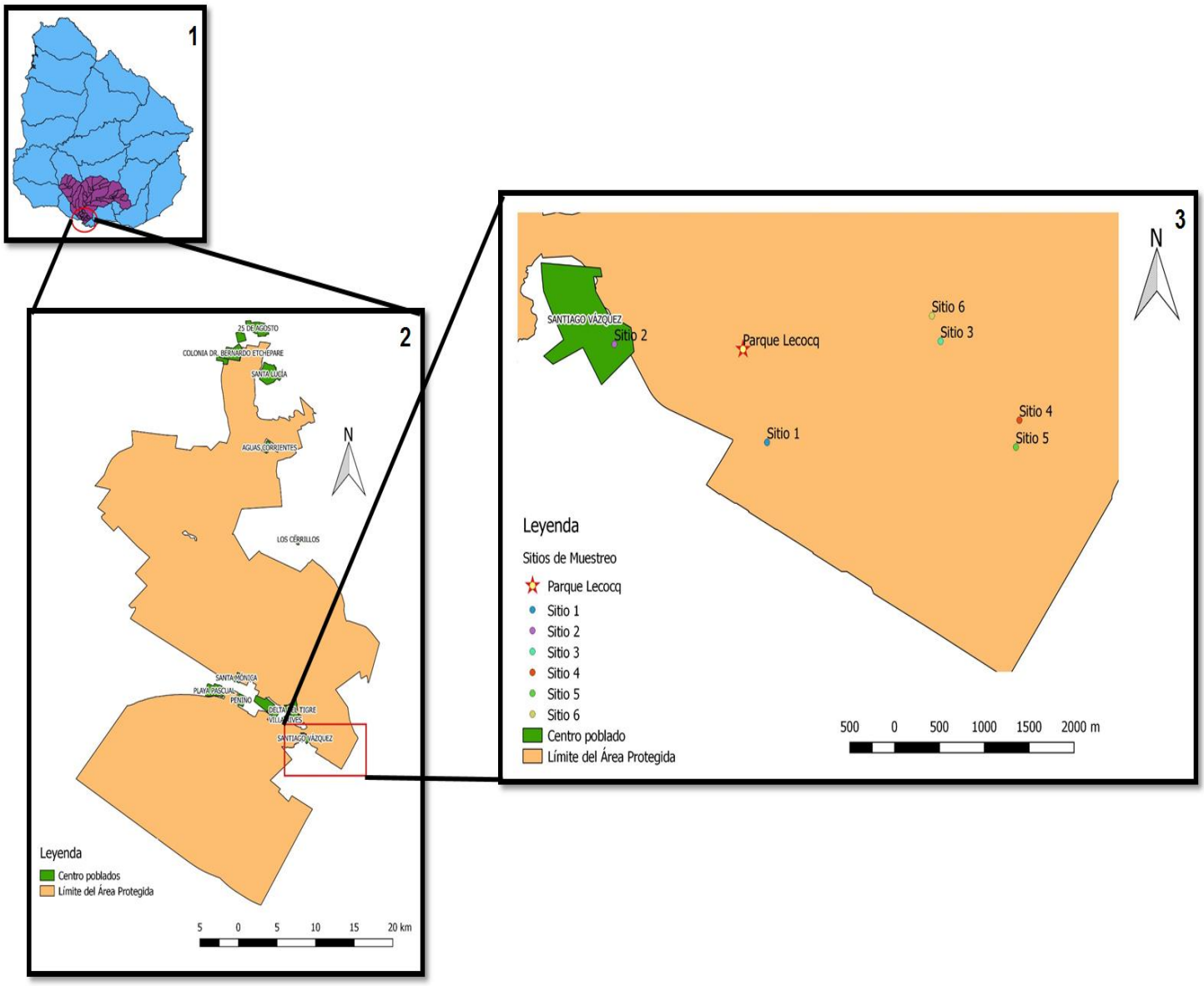


Figura 1: Área de estudio, donde se representan los sitios de muestreo en alrededores del Parque Lecocq, dentro del Parque Natural Humedales del Santa Lucía. 1- Cuenca del Río Santa Lucía. 2- Área Protegida Humedales del Santa Lucía. 3- Área de estudio dentro del Parque Natural Humedales del Santa Lucía con los seis sitios de muestreo.

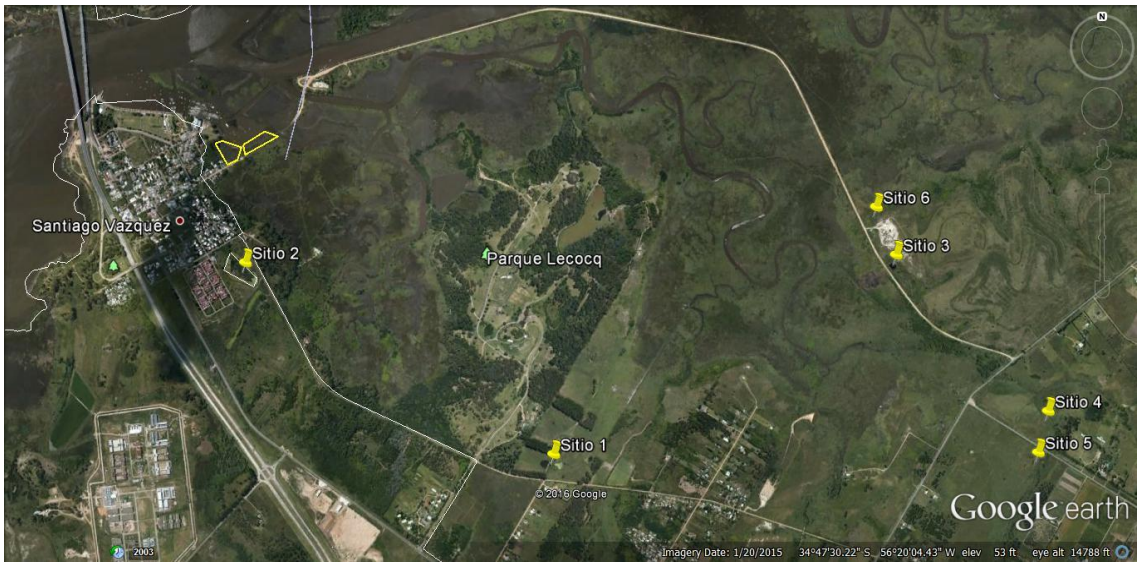


Figura 2: Imagen satelital del área de estudio donde se resaltan los seis sitios de muestreo durante el trabajo de campo.

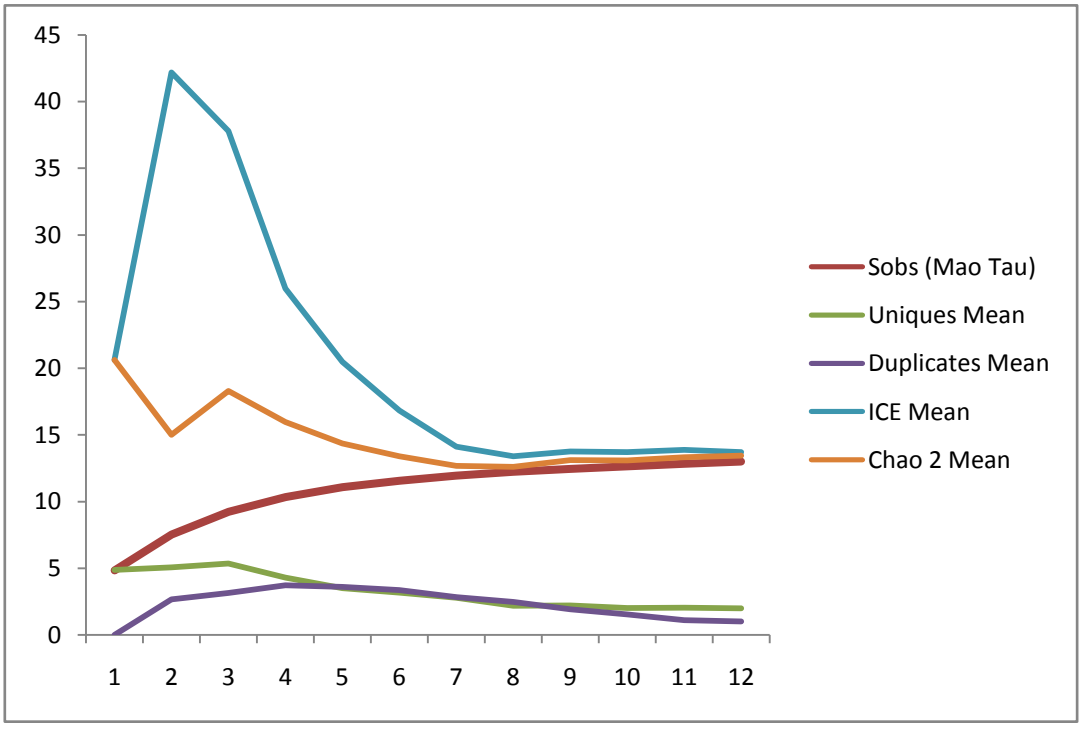


Figura 3: Curva de acumulación de especies en función de los muestreos. S obs: Riqueza observada. ICE y CHAO 2 son los estimadores no paramétricos empleados en este estudio.

Tabla 1: Caracterización de los cuerpos de agua (CDA). Aclaraciones de los microambientes: EA: Espejo de agua, VF: Vegetación flotante (Pistia sp, Lemna sp, etc), HPP: Herbáceas de pequeño porte, PI: Pradera inundable, AR: Arbóreo/arbusivo, J:Junco común (S. californicus), T: Totora (Typha sp), D: Duraznillo (Solanum sp), C: Caraguatá (Eryngium sp), P: Pajonal (Cortaderia selloana).

CDA	Coordenadas	Hidroperíodo	Área (m2)	Microambientes
1 (Taj)	S 34° 48' 0.74" W 56° 19' 54.12"	Permanente H=1	1400	5 (EA, VF, HPP, PI, AR)
2 (Cov)	S 34° 47' 32.87" W 56° 20' 49.77"	Permanente H=1	16500	8 (EA, VF, J, T, HPP, P, AR, PI)
3 (Lag Nutrias)	S 34° 47' 31.74" W 56° 18' 52.32"	Permanente H=1	878	6 (EA, VF, HPP, T, P, D)
4 (C. Carlos)	S 34° 47' 54.49" W 56° 18' 24.87"	Temporal corta duración H=0,42	783	4 (EA, HPP, PI, C)
5 (C. Euge)	S 34° 48' 0.50" W 56° 18' 26.68"	Temporal larga duración H=0,67	8098	8 (EA, VF, HPP, C, P, D, AR, PI)
6 (P. Inundable)	S 34° 47' 24.76" W 56° 18' 55.88"	Semipermanente H=0,92	1450	8 (EA, VF, HPP, J, D, C, P, PI)

Tabla 2: Riqueza acumulada (diversidad alfa acumulada) en cada uno de los cuerpos de agua y las especies que estuvieron presentes durante el periodo del estudio. CDA: nombre de cada cuerpo de agua. P= permanentes, T= temporales.

CDA	Alfa acumulada en cada CDA	Especies presentes en cada CDA
1 P	7	*H. pulchellus, P. gracilis, S. granulatus, L. latinasus, L. mystacinus, D. sanborni, L. latrans*
2 P	7	*H. pulchellus, P. gracilis, D. sanborni, L. gracilis, S. granulatus, S. squalirostris, L. latrans.*
3 P	6	*H. pulchellus, S. squalirostris, P. gracilis, S. granulatus, L. latrans, D. sanborni*
4 T	9	*H. pulchellus, S. granulatus, S. squalirostris, P. gracilis, L. gracilis, L. latinasus, L. mystacinus, L. latrans, R. arenarum.*
5 T	13	*Odontophrynus americanus, H. pulchellus, R aff granulosa, S. squalirostris, P. gracilis, L. gracilis, L. latinasus, L. mystacinus, R. arenarum, L. latrans, E. bicolor, D. sanborni, S. granulatus*
6 T	10	*H. pulchellus, S. squalirostris, P. gracilis, S. granulatus, L. gracilis, L. mystacinus, L. latinasus, L. latrans, E. bicolor, D. sanborni.*

Tabla 3: Información general sobre las especies de anuros encontradas en el Parque Natural Humedales del Santa Lucía. MN: Presencia de la especie durante los muestreos nocturnos. RHC: Presencia de la especie en registros históricos de colección para el área de estudio según Núñez *et al*., 2004. EC: Estatus de conservación (Carreira & Maneyro, 2015): LC: Preocupación menor; VU: Vulnerable; EN: En Peligro; CR: En Peligro Crítico. PRIOR (SNAP): Especies prioritarias que necesitan de áreas protegidas para su conservación (Arrieta *et al*., 2013). PRIOR (HSL): Especies consideradas prioritarias para el Parque Natural Humedales del Santa Lucía. Se marcan con asterisco aquellas especies consideradas potencialmente prioritarias por no haberse encontrado durante los muestreos nocturnos.

Especie	MN	RHC	EC	PRIOR (SNAP)	PRIOR (HSL)
Familia Bufonidae					
Rhinella arenarum (Hensel 1867)	SI	SI	LC	NO	NO
R.aff. *granulosa* (Gallardo 1957)	SI	SI	LC	NO	NO
Familia Ceratophryidae					
Ceratophrys ornata (Bell, 1843)	NO	SI	CR	SI	SI*
Familia Odontophrynidae					
Odontophrynus americanus (Duméril & Bibron, 1841)	SI	SI	LC	NO	NO
Familia Hylidae					
Dendropsophus sanborni (Schmidt, 1944)	SI	NO	LC	NO	NO
Hypsiboas pulchellus (Duméril & Bibron, 1841)	SI	SI	LC	NO	NO
Pseudis minuta (Gunther, 1859)	NO	SI	LC	NO	SI
Scinax granulatus (Peters, 1871)	SI	SI	LC	NO	NO
Scinax squalirostris (A. Luts, 1925)	SI	SI	LC	NO	NO
Familia Leptodactylidae					
Physalaemus gracilis (Boulenger, 1883)	SI	NO	LC	NO	NO
Physalaemus fernandezae (Muller, 1926)	NO	SI	EN	SI	SI *
Physalaemus henselii (Peters,1872)	NO	SI	LC	NO	SI *
Pleurodema bibroni Tschudi, 1838	NO	SI	VU	SI	SI *
Pseudopaludicola falcipes (Hensel 1867)	NO	SI	LC	NO	SI *
Leptodactylus gracilis (Duméril & Bibron, 1841)	SI	NO	LC	NO	NO
Leptodactylus latinasus Jiménez de la Espada, 1875	SI	SI	LC	NO	NO
Leptodactylus latrans (Steffen, 1815)	SI	SI	LC	NO	SI
Leptodactylus mystacinus (Burmeister, 1861)	SI	SI	LC	NO	NO
Familia Microhylidae					
Elachistocleis bicolor (Guérin Méneville, 1838)	SI	SI	LC	NO	NO

ANEXO 2:

Fotografías de las especies registradas durante el trabajo de campo en el Parque Natural Humedales del Santa Lucía.

Figura A:

1-*Rhinella fernandezae*, 2- *Rhinella arenarum*, 3-*Odontophrynus americanus,* 4- *Elachistocleis bicolor.* Fotografías tomadas por Gastón Varela (excepto foto n°4 tomada por Ernesto Elgue).

Figura B:

5- *Hypsiboas pulchellus,* 6- *Scinax granulatus,* 7- *Scinax squalirostris,* 8-*Dendropsophus sanborni,* 9-*Physalaemus gracilis.* Fotografías tomadas por Gastón Varela.

Figura C:

10- *Leptodactylus latinasus*, 11- *Leptodactylus gracilis,* 12- *Leptodactylus latrans,* 13- *Leptodacylus mystacinus*. Fotografías tomadas por Gastón Varela.

BIBLIOGRAFÍA:

Agostini, M.G. & Barrowes, P.A. 2015. Infection patterns of the chytrid fungus, *Batrachochytrium dendrobatidis*, on anuran assemblages in agro-ecosystems from Buenos Aires Province, Argentina. *Phyllomedusa,* 14 (2): 113-126.

Aldabe, J.; Mejía, P., & Morena, V. 2009. Propuesta de Proyecto de Selección y Delimitación del área Humedales del Santa Lucía para su ingreso al Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Informe técnico.

Arrieta, D.; Borteiro, C.; Kolenc, F. & Langone, J.A. 2013. Anfibios. Pp 113-127, en: Soutullo, A.; Clavijo, C. & Martínez-Lanfranco, J.A. (eds). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp.

Bardier, C.; Ghirardi, R.; Levy, M. & Maneyro, R. 2011. First case of Chytridiomycosis in an adult specimen of a native anuran from Uruguay. *Herpetological Review*, 42 (1): 65-66.

Bardier, C. & Maneyro, R. 2015. Inventory and conservation priorities for amphibian species from Cerro Verde (Rocha, Uruguay) and surroundings. *CheckList* , 11(2): 1 - 8.

Carreira. S. & Maneyro. R. 2015. Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la herpetofauna de Uruguay sobre la base de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Dirección Nacional de Medio Ambiente. Montevideo.

Colwell, R.K. 2009. EstimateS, Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide). Descargado de: http://viceroy.eeb.unconn.edu/EstimateS.

Colwell, R.K., & Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, 345 (1311): 101-118.

Escalante, T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos: ciencia y cultura* 52:53–56.

Gambarotta, J. C., A. Saralegui & E. M. Gonzalez. 1999. Vertebrados tetrápodos del Refugio de Fauna Laguna de Castillos, Departamento de Rocha. *Relevamientos de Biodiversidad*, 3: 1-31.

García, J. E. 1972. Ampliación de la distribución geográfica de *Ceratophrys ornata* (Anura, Ceratophryidae) y algunas observaciones etoecológicas. *Physis*, 31(82): 656-658.

Gudynas, E. & Rudolf, J.C. (1987): La Herpetofauna de la localidad costera de "Pajas Blancas" (Uruguay): Lista sistemática comentada y estructura ecológica de la comunidad. *Cominicações do Museo da Ciências da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul*. 46: 173-194.

Intendencia Municipal de Montevideo. 2016. Disponible en: http://www.montevideo.gub.uy/ambiente/humedales.htm. Consultado el 10 de febrero de 2016.

Kolenc, F.; Borteiro, C.; Baldo, D.; Ferraro, D.P. & Prigioni, C. (2009): The tadpoles and advertisement calls of *Pleurodema bibroni* with notes on their geographic distribution. *Zootaxa*, 1969: 1-35.

Kolenc, F.; Borteiro, C.; González, E.M., Barraso, D. & Prigioni, C. (2012): Recent findings of the declining frog *Pleurodema bibroni* Tschudi, 1838 (Anura: Leiuperidae) in Uruguay. *Herpetology Notes*. 5: 181-183.

Langone, J.A. 1999. Anfibios de Aguas Corrientes, Departamento de Canelones, Uruguay (Amphibia). *Relevamientos de Biodiversidad*, 4:1-6.

Maneyro, R. & Carreira, S. 2012. Guía de Anfibios del Uruguay. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 207pp.

Maneyro, R.; Núñez, D.; Borteiro, C.; Tedros, M. & Kolenc, F. 2008. Advertisement call and female sexual cycle in Uruguayan populations of *Physalaemus henselli* (Peters, 1872) (Anura: Leptodactylidae). *Iheringia (Sér. Zool)*, 98: 210-214.

Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T- Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza. 84 pp.

Núñez, D.; Maneyro, R.; Langone, J.A. & de Sá, R.O. 2004. Distribución geográfica de la fauna de anfibios del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 134: 1-69.

Pereyra, M.O; Baldo, D; Blotto, B.L; Iglesias, P.P; Thomé, M.T.C; Haddad, C.F.B; Barrio-Amorós, C; Ibáñez, R & Faivovich, J. 2015. Phylogenetic relationship of toads of the *Rhinella granulosa* group (Anura: Bufonidae): A molecular perspective with comments on hybridization and introgression. *Cladistics*, 1: 1-18.

Schelotto, S.; Freitas, J; Gilmet, H; Taks, J & Soba, A (eds.). 2015. Atlas de la cuenca del río Santa Lucía de la Dirección Nacional de Ordenamiento Territorial. Ministerio de Vivienda, Ordenamiento territorial y Medio Ambiente. Montevideo. 164 p.

Scott, N.J. & Woodward, B.D. 1994. Inventory and monitoring. En: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.A. & Foster, M.S.(Eds). Measuring and monitoring biological diversity – Standard methods for amphibians. Washington, Smithsonian Institution. 118-125 pp.

Stuart, S.N.; Chanson, J.S.; Cox, N.A.; Young, B.E.; Rodrigues, A.S.L.; Fischman, D.L. & Waller, R.W. 2004. Status and trends of Amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.

CAP 2: Patrones temporales de vocalización del ensamble de anfibios del Área Protegida Humedales del Santa Lucía.

Introducción:

La ecología de comunidades ha estado dedicada en gran medida a describir patrones de composición, distribución de especies y a dilucidar los procesos y mecanismos subyacentes que los causan (Morin, 1999). El estudio de los patrones de actividad reproductiva de los ensambles de anuros y de las variables más influyentes que podrían explicar tales patrones, resulta de vital importancia ya que permite conocer las condiciones ambientales propicias para la reproducción en este grupo (Duellman & Trueb, 1994; Wells, 2007). En este contexto, el registro de la actividad reproductiva a través de las vocalizaciones, permite conocer la fenología del ensamble y puede ser utilizado como una herramienta efectiva de monitoreo de las poblaciones de anfibios (Heyer *et al*., 1994). En la mayoría de los anuros, el evento reproductivo está mediado por señales principalmente acústicas emitidas por los machos para cortejar a las hembras, son las denominadas vocalizaciones nupciales (Bardier *et al*., 2014; Curi *et al*., 2014). Este comportamiento, además de ser objeto de estudio desde el punto de vista etológico, es una herramienta sumamente útil de detección y monitoreo de estos organismos en los ecosistemas naturales (Wells, 2007).

El orden Anura constituye el grupo mejor representado en Uruguay dentro de la clase Amphibia (Maneyro & Carreira, 2012). Dado que son animales poecilotermos ectotermos, la influencia de las variables climáticas resulta ser un factor determinante sobre la fluctuación anual del número de especies que vocalizan en un determinado sitio (Duellman & Trueb, 1994). Entre estas

variables, la temperatura parece tener un rol central como factor explicativo de esa fuente de variación (Canavero *et al.,* 2008). Sin embargo, estudios recientes proponen que, en los ecosistemas templados, los patrones de actividad a escala de ensamble se pueden acoplar en forma significativa a variables con marcada ciclicidad, entre las que el fotoperiodo ha sido señalado como el principal factor explicativo (Both *et al*., 2008). Ya que el fotoperiodo se encuentra directamente relacionado con la época del año, esta variable permitiría a los anfibios sondear las condiciones más favorables para la reproducción y acoplar la misma a ciclos endógenos (Canavero & Arim, 2009). Por otra parte, los anfibios anuros exhiben una interesante variabilidad de estrategias reproductivas que pueden ser clasificadas en: explosiva (la actividad reproductiva ocurre masivamente luego de fuertes lluvias), o prolongada (la actividad reproductiva se mantiene por períodos más largos de tiempo). Sin embargo, la mayoría de las especies presentan estrategias reproductivas intermedias entre las dos descriptas (Wells, 1977). Las especies seleccionan cuerpos de agua con distintas características, posiblemente debido a los distintos requerimientos reproductivos, como el tiempo de desarrollo larvario o sus diferentes tolerancias a predadores (Wellborn *et al.,* 1996). Algunas especies de anfibios aprovechan los charcos temporales para que sus larvas se desarrollen bajo poca influencia de depredadores acuáticos, ya que es bastante difícil que estos charcos alberguen poblaciones significativas de peces u otros potenciales depredadores. La utilización de charcos temporales puede traer aparejado determinados riesgos, como la desecación del cuerpo de agua antes de que las larvas culminen su metamorfosis, perdiéndose la energía invertida en la reproducción (Maneyro & Carreira, 2012). Por lo tanto,

los cuerpos de agua temporales suelen albergar especies de reproducción explosiva mientras que en cuerpos de agua permanentes es más factible encontrar especies de reproducción prolongada (Wells, 1977).

La pregunta que busca responder este capítulo es: Cuales son las variables abióticas que determinan la variabilidad de la riqueza acumulada de especies por mes a escala de ensamble de los anfibios del Área Protegida Humedales del Santa Lucía?

Se pondrá a prueba la siguiente hipótesis:

Ya que la cantidad de horas luz (fotoperíodo) es un factor determinante que permite a los anfibios rastrear la ventana temporal en la cual se dan las condiciones óptimas para el evento reproductivo de estos organismos, y siendo que las distintas especies utilizan diferentes charcos (desde el punto de vista de la permanencia de agua) según sus estrategias reproductivas, se plantea como hipótesis: El fotoperíodo y la temporalidad de los charcos son variables determinantes de los patrones de vocalización del ensamble de anuros estudiado.

De esta hipótesis se desprende la siguiente predicción:

La actividad del ensamble es cíclica, por lo tanto, se encontrarán más especies en los meses cálidos, de mayor fotoperíodo, mientras que a nivel de charcos, aquellos que sean temporales presentarán una mayor diversidad de especies vocalizantes que los charcos permanentes.

El objetivo general de este capítulo es describir los patrones temporales de vocalización del ensamble de anfibios de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía (Montevideo) y determinar los factores subyacentes o explicativos de dichos patrones.

Se plantean como objetivos específicos:

1) Evaluar la similitud entre las fenologías temporales (período de actividad) de las especies del ensamble.

2) Analizar la influencia de variables abióticas (fotoperiodo, precipitación acumulada, humedad relativa) sobre la variabilidad temporal de la riqueza de especies acumulada por mes.

Materiales y Métodos:

Muestreos de campo:

Se muestrearon seis cuerpos de agua con diferentes características (tamaño, cobertura vegetal, microambientes) en el período de tiempo comprendido entre abril 2013 y abril 2014. De acuerdo a la permanencia de agua (temporalidad) durante el período del estudio, tres de los charcos se comportaron como temporales y tres como permanentes (Tabla 2 – Capitulo 1). Dentro de los charcos temporales, se clasificaron de la siguiente manera: de corta duración (los cuales presentaron agua en menos de seis muestreos mensuales), de larga duración (más de seis meses con agua) y semipermanentes (al menos diez muestreos con agua). Se realizaron muestreos mensuales nocturnos (entre las 20:00hs y las 00:00hs), en los cuales se registró la riqueza de especies y abundancia de machos vocalizantes en cada cuerpo de agua según el protocolo de Moulton *et al*., (1996). Se registró también la temperatura del aire, pH y temperatura del agua durante las jornadas de muestreo. Las variables climáticas humedad relativa (%), temperatura media (°C) y precipitación acumulada (mm) (Figura 1), fueron obtenidas a través del banco de datos agrometeorológicos del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) (datos disponibles en: (http://www.inia.uy/gras/Clima/Banco-datos-agroclimatico).

Análisis de datos:

Análisis de las Fenologías por especie:

Se evaluó la similitud entre las especies en función de los meses en que éstas vocalizaron durante el período de estudio, utilizando para esto, un análisis de agrupamiento usando el algoritmo UPGMA (Unweighted Pair-Group Method of Arithmetic Averages) basado en el índice de Similitud de Bray-Curtis, tomando las abundancias relativas de las especies. Se calculó el coeficiente de correlación cofenética (r), que mide la pérdida de información en la matriz de similitud representada por el análisis de agrupamiento (Romesburg, 2004). Este análisis permite cierta arbitrariedad en la elección de los grupos ya que los coeficientes de distancia y similitud quedan a elección del investigador. Por lo tanto, en este estudio se tomó un coeficiente de similitud mayor a 0.60 para formar los distintos grupos. Este análisis se llevó a cabo utilizando el paquete estadístico PAST 2.02 (Hammer *et al.,* 2001).

Efecto de las variables abióticas:

Se analizó la actividad de vocalización a escala mensual de la totalidad del ensamble (riqueza acumulada mensualmente entre todos los cuerpos de agua) y su relación con variables abióticas. Para ello se ajustaron regresiones lineales múltiples tomando la riqueza de especies en cada mes como variable dependiente y factores abióticos como variables independientes (explicativas). Previamente, como algunas de las variables independientes podrían estar correlacionadas entre sí (p.e: Fotoperiodo y Temperatura media), se construyó una matriz de correlaciones entre las variables abióticas para eliminar el posible efecto de la colinealidad entre las variables analizadas. Para identificar

la asociación entre la riqueza de especies vocalizantes y las variables abióticas, se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP), uno para los charcos temporales y otro para los permanentes en conjunto para visualizar la influencia de las variables explicativas sobre charcos con diferentes hidroperíodos. Por último, se consideró la variable Temporalidad (permanencia de agua) para clasificar los charcos de muestreo en dos grupos (Temporales/Permanentes), sin ser considerada para los análisis estadísticos en este capítulo, ya que el hidroperíodo se consideró como variable específica de cada charco.

Resultados:

Descripción de los patrones temporales

Se encontró un total de 13 especies en actividad de vocalización, pertenecientes a las familias Bufonidae, Odontophrynidae, Hylidae, Leptodactylidae y Microhylidae. La fenología de cada especie se muestra en la Tabla 1. El único mes que no presentó ninguna especie en actividad de vocalización fue Junio, mientras que en los meses de enero y febrero de 2014, se registraron 12 especies vocalizantes (Figura 2). *Hypsiboas pulchellus* fue la especie más activa a escala mensual, siendo escuchada en todos los muestreos nocturnos salvo en Junio de 2013. En el mes de abril de 2013 se observó una gran cantidad de machos de esta especie mostrando un comportamiento agresivo entre ellos, así como una gran cantidad de amplexos. *Odontophrynus americanus* fue escuchada únicamente en el mes de abril de 2013. Los cuerpos de agua (CDA) con mayor riqueza de especies vocalizantes fueron 5 y 6 (ambos CDA temporales de larga duración), con 13 y 10 especies respectivamente, mientras que el 3 (CDA permanente) presentó 6 especies vocalizantes a lo largo del estudio (Tabla 2 – Capitulo 1). El Análisis de Componentes Principales a escala mensual mostró que las especies del ensamble están mayoritariamente asociadas a los meses de primavera y verano (Figura 3).

El dendrograma resultante para las fenologías más similares tuvo una muy buena capacidad de representación ya que r= 0.95 (Figura 4). Con este análisis pudieron identificarse cuatro grupos de comportamiento: Grupo I) Especies con vocalización estacional asociadas a la época cálida (desde setiembre 2013 a

febrero de 2014): *D. sanborni*, *L .latrans*, *S. granulatus*, *Ph. gracilis, L. gracilis* y *L. latinasus*. Grupo II). Especies de reproducción explosiva con vocalizaciones discontinuas asociadas a precipitaciones con abundancias relativas altas: *R. aff. granulosa*, *S. squalirostris* y *R. arenarum*. En febrero de 2014 se registró un evento de mortandad masiva por atropellamiento de vehículos de la especie *R. aff. granulosa* el cual podría estar relacionado al alto índice de precipitaciones que ocurrieron en ese mes ya que los sitios de reproducción se encontraban notoriamente inundados (obs.pers). En este mismo mes se encontraron gran parte de juveniles de esta especie por fuera del horario de los muestreos. Grupo III) Especies de reproducción explosiva con vocalizaciones discontinuas asociadas a precipitaciones con abundancias relativas bajas: *E. bicolor* y *L. mystacinus*. Grupo IV) Especies que vocalizan durante todo el año conformado únicamente por *H. pulchellus*. La especie *Odontophrynus americanus* no pudo ser clasificada dentro de ninguna de las agrupaciones ya que fue registrada en actividad de vocalización únicamente en Abril de 2013.

Asociación con factores abióticos:

La matriz de correlaciones mostró una fuerte asociación entre la temperatura media y el fotoperiodo (r= 0.91, p≤0.05) (Tabla 2). El modelo de Regresión Múltiple (Tabla 3) a escala mensual *vs* Variables abióticas (Humedad relativa media, Precipitación acumulada, Fotoperíodo), mostró una buena capacidad explicativa (r^2 ajustado= 0.82; p= 0.0002). La actividad de vocalización del ensamble de anuros estudiado estuvo fuertemente asociada al Fotoperiodo (r^2= 0.74, p=0.0003), lo cual apoya nuestra hipótesis de trabajo (Figura 5). Sin embargo, cuando se analizan de forma separada los ensambles de charcos permanentes y temporales se constata que en los cuerpos de agua permanentes el fotoperíodo es la variable más asociada a los patrones de vocalización de las especies, mientras que en cuerpos de agua temporales, lo es la precipitación acumulada (r^2= 0.62, p≤0.05).

Este resultado puede corroborarse también mediante el Análisis de Componentes Principales a escala de ensamble total, el cual muestra que la variable más asociada a la riqueza de especies vocalizantes es el fotoperiodo (Figura 3).

Discusión:

Descripción de patrones temporales

La actividad de vocalización constituye el mecanismo primario de comunicación en anuros y está relacionada a la actividad reproductiva (Curi *et al*., 2014). Sin embargo, según Scott & Woodward (1994), el canto no está necesariamente relacionado con el evento reproductivo. Al igual que lo encontrado por Moreira *et al*., (2007), en la dinámica del ensamble, se identificó un patrón estacional con un pico de actividad durante los meses más cálidos, como sería esperable para un ensamble de una región templada (Maltchick *et al*., 2008; López *et al*., 2011). Durante el período de estudio, se constató que las distintas especies que conforman el ensamble de anuros del Parque Natural Humedales del Santa Lucía, presentaron diversos patrones de vocalización. La actividad de vocalización de las especies que integran el grupo I se asoció a los meses de mayor fotoperíodo (con un promedio de 13,32 horas). Esto coincide con lo encontrado por dos Santos *et al*., (2008) que observó un aumento en la actividad de vocalización en los meses más calientes del año en las especies *D. sanborni*, *L. gracilis*, *S. granulatus* y *L. latinasus*. Para esta última especie, Martori *et al*., (2005) observó que el período reproductivo comenzó a principios de la primavera y se prolongó hasta finales del verano, lo cual coincide con nuestro estudio. Con respecto a la especie *P. gracilis* (que también integró el Grupo I), Camargo *et al*., (2005) encontraron que presenta un patrón reproductivo prolongado en Uruguay, con picos de actividad de vocalización en primavera y verano. Este patrón coincide con lo encontrado en nuestro trabajo donde la especie vocalizó entre los meses de setiembre y febrero. Conte & Machado (2005) encontraron el mismo patrón de vocalización en los meses de

mayor temperatura (noviembre-febrero) para la especie *L. latrans*. Sin embargo, López *et al*., (2011) hallaron que esta especie mostró un patrón de actividad más prolongado que en nuestro estudio (setiembre a marzo), mientras que dos Santos *et al*., (2008) observaron a esta especie vocalizando en los meses de invierno y primavera.

En cuanto al Grupo II, estuvo conformado por especies que se comportaron como reproductoras explosivas con altas abundancias de machos en actividad de vocalización; en contraste a esto, algunos trabajos anteriores describen a *S. squalirostris* como una especie de reproducción prolongada (Peltzer & Lajmanovich, 2007; López *et al*., 2011). Según Toledo *et al*., (2003) el patrón reproductivo de algunas especies podría estar relacionado a factores intrínsecos del área de estudio. Con respecto a *R. aff. granulosa*, Martori *et al*., (2005) señala que la reproducción de esta especie ocurre asociada a lluvias torrenciales ocasionales de primavera y verano, lo cual coincide con lo constatado en nuestro estudio. La otra especie que conformó este grupo es *R. arenarum*, la cual fue categorizada como explosiva asociada a precipitaciones al igual que lo encontrado por Peltzer & Lajmanovich (2007).

Varios estudios han caracterizado a anfibios del género *Elachistocleis* como especies de reproducción explosiva (Toledo *et al*., 2003; Maltchik *et al*., 2008). Además, en el estudio realizado por Martori *et al*., (2005) se encontró una correlación significativa entre la actividad reproductiva de esta especie con la temperatura y con la precipitación, lo cual coincide con lo encontrado en nuestro estudio, en donde encontramos que esta especie presentó actividad de vocalización en enero y febrero, meses en los cuales se registraron los mayores valores de precipitación acumulada. Varios estudios corroboraron que

L. mystacinus es una especie que tiene una marcada tendencia estacional cuya actividad de vocalización se concentra en los meses más calientes del año (Toledo *et al*., 2003; Ávila & Ferreira, 2004; dos Santos *et al*., 2008; Bardier *et al*., 2014), lo cual coincide con nuestro estudio en donde presentó actividad de vocalización entre octubre y febrero.

Nuestro estudio presentó una única especie que vocalizó en todos los meses del año, *H. pulchellus*, al igual que lo encontrado por dos Santos *et al*., (2008) y Antoniazzi *et al*., (2013). En este último trabajo se estudió la alimentación de esta especie durante los meses más fríos. Peltzer & Lajmanovich (2007) sugieren que la alimentación continua de *H. pulchellus* en los meses fríos, es una forma de mantener el elevado gasto energético implicado en el evento reproductivo.

Por último, hay que mencionar que la especie *Odontophrynus americanus* no pudo ser clasificada dentro de ninguna de las agrupaciones ya que fue registrada en actividad de vocalización únicamente en Abril de 2013. Según dos Santos *et al*., (2008), la temporada de vocalización de los machos podría estar subestimada debido a las bajas abundancias con las que aparecen. Esta especie se reproduce siempre después de fuertes lluvias y es considerada de reproducción explosiva, mostrando los mayores picos de actividad en horas de la noche (Maneyro & Carreira, 2012). Esto se condice con lo encontrado en nuestro trabajo ya que se registró una intensa actividad de vocalización en uno de los charcos temporales en horas de la noche (23:00 horas) dos días posteriores a una fuerte lluvia.

Sin embargo, esta clasificación categórica de reproductores explosivos, prolongados y continuos, refleja solo en parte la diversidad existente ya que

pueden observarse tanto comportamientos intermedios como variaciones interpoblacionales en la temporalidad esperada para algunas especies (Bertoluci & Rodrigues, 2002; Saenz *et al.,* 2006). Barbosa (2014) discute el concepto de plasticidad fenotípica en el modo reproductivo de anfibios anuros, y la define como la capacidad de un organismo de exhibir un rango de variantes fenotípicas o comportamentales (como puede ser el período de vocalización de una determinada especie) en respuesta a cambios ambientales. En este contexto, Peltzer & Lajmanovich (2007) señalan que la flexibilidad temporal que presentan algunas especies (*R. arenarum*, *H. pulchellus* y *E. ovalis*) en cuanto al período reproductivo es una adaptación a la impredictibilidad en el nivel de agua de charcos temporales, los cuales muestran variación en el hidroperíodo (Brasileiro *et al*., 2005).

Asociación con factores abióticos:

Los anfibios son animales ectotermos y por lo tanto es esperable que las variables climáticas provoquen cambios en sus patrones de actividad de vocalización (Duellman & Trueb, 1994). Al igual que Conte & Machado (2005), el período de actividad de vocalización del ensamble siguió un patrón estacional en el cual la mayoría de las especies vocalizaron en los meses más calientes del año. Este mismo patrón fue observado para la anurofauna de otras regiones en el sudeste de Brasil (Heyer *et al*., 1990; Pombal Jr, 1997; Bertoluci, 1998; Bernarde & Kokobum, 1999; Conte & Rossa-Feres, 2006). Dentro de estos estudios, sólo Bertoluci (1998) encontró correlación entre el número de machos en actividad de vocalización con la temperatura media mensual, mientras que Bernarde & Kokobum (1999) encontraron correlaciones

entre el número de especies vocalizantes con la pluviosidad. Por otra parte, dos Santos *et al*., (2008), en un estudio realizado en Santa María (Rio Grande do Sul, Brasil) encontraron una correlación positiva entre la riqueza de especies con la precipitación acumulada mensual y de la abundancia de machos vocalizantes con la temperatura media. Según Canavero *et al* (2008), en regiones con una marcada estacionalidad, la actividad de vocalización de los ensambles de anuros presenta un ritmo circanual y/o una respuesta cíclica al cambio en las condiciones relacionado con las estaciones. Sin embargo, la ciclicidad no está relacionada solamente con los factores abióticos, sino también con los ritmos endógenos de las especies (Jørgensen, 1992).

Como fue planteado en la hipótesis del presente estudio, pudo constatarse que el ensamble total de anuros del Parque Natural Humedales del Santa Lucía posee una actividad moldeada por las oscilaciones cíclicas de escala estacional al responder al fotoperiodo (Figura 5). Canavero & Arim (2009) postulan que en regiones templadas, tanto la riqueza de especies en actividad reproductiva como las condiciones climáticas, varían en función de la estación del año. Sin embargo, este patrón cíclico (estacional), sólo pudo detectarse cuando fue tomada la totalidad del ensamble y no cuando se analizaron separadamente el conjunto de charcos permanentes y temporales. Las especies con estrategias reproductivas similares, suelen estar asociadas a cuerpos de agua con cierto hidroperíodo y generalmente responden a una combinación específica de variables abióticas (Saenz *et al.,* 2006; Wells, 2007; Sánchez *et al.,* 2009). En nuestro estudio, las especies de reproducción explosiva, están asociadas a cuerpos de agua temporales y responden preferente a las precipitaciones (*R. arenarum*, *R. aff. granulosa*, *O.*

americanus), mientras que las especies con estrategia de reproducción prolongada, suelen estar asociadas a cuerpos de agua permanentes y responden preferentemente a variables con marcada ciclicidad como la temperatura y el fotoperiodo. En este contexto, Canavero & Arim (2009) también señalan al fotoperíodo como el principal factor determinante de la variación estacional en los patrones de vocalización de los anfibios en regiones templadas, argumentando que pueden rastrear esa variación en la duración de los días mediante la segregación de la hormona melatonina, usando esta señal para acompasar los procesos fisiológicos y los patrones de actividad a lo largo del año. En conclusión, el ensamble estudiado tiene un patrón de actividad con una marcada ciclicidad anual, seguramente impuesta por el fotoperíodo.

ANEXOS

FIGURAS:

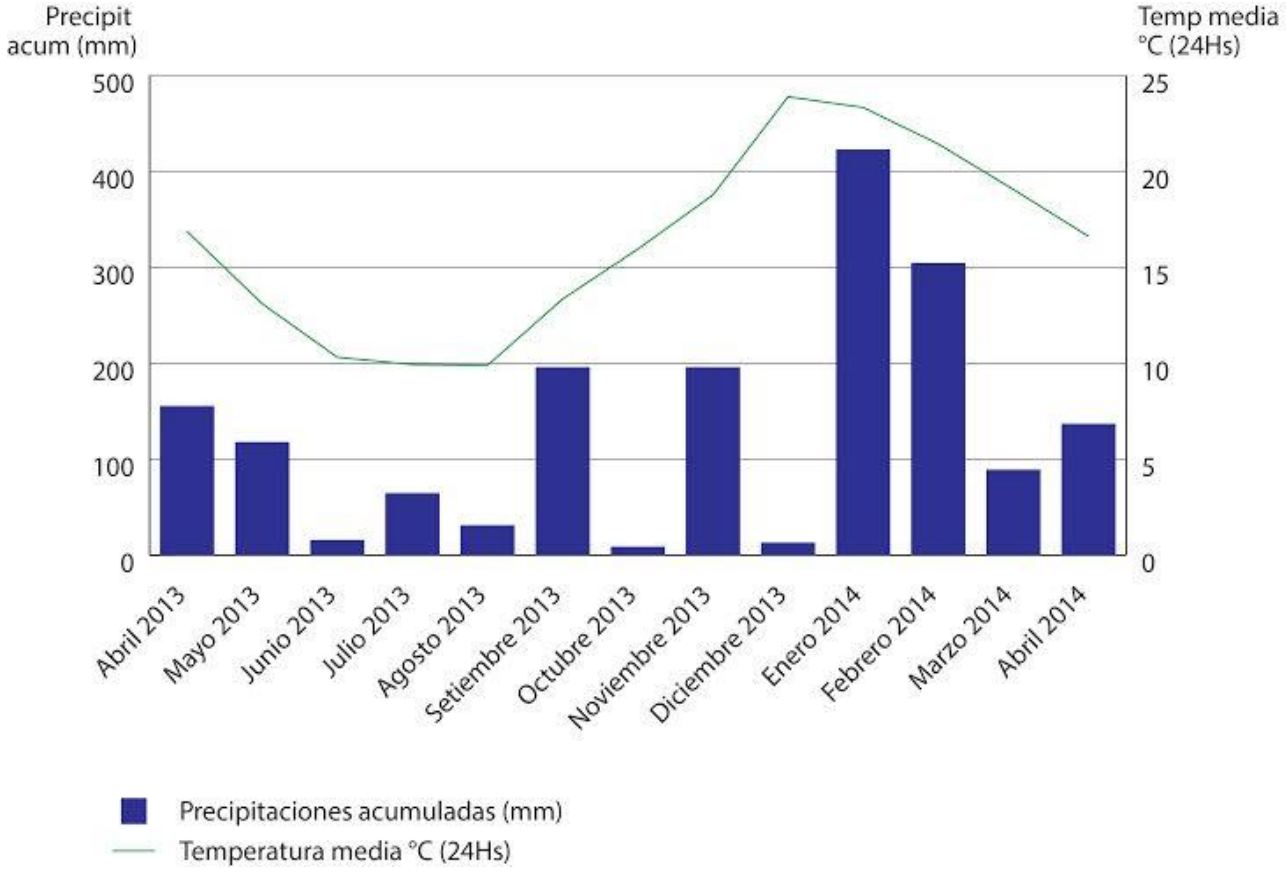


Figura1: Temperatura y Precipitación medias durante el período de estudio. Se observan los mayores valores de Precipitación acumulada en los meses de verano (enero y febrero) mientras que diciembre se muestra como el mes con mayor valor de temperatura y a su vez el más seco.

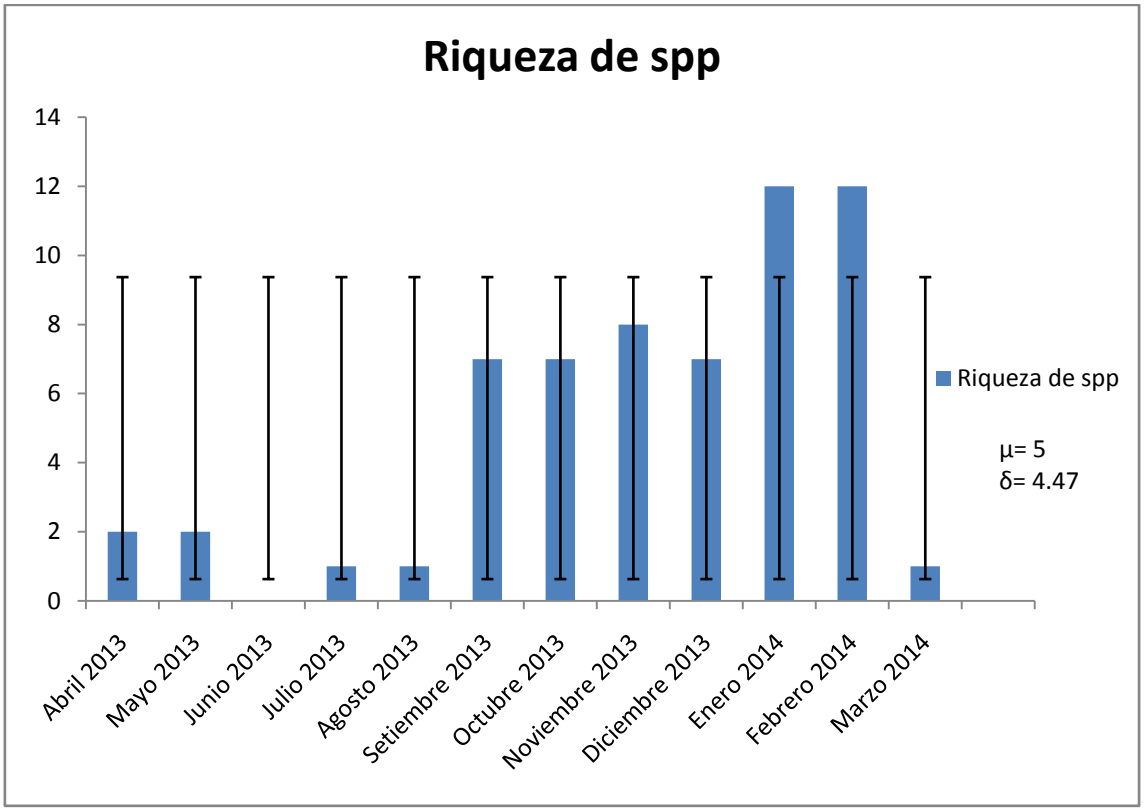
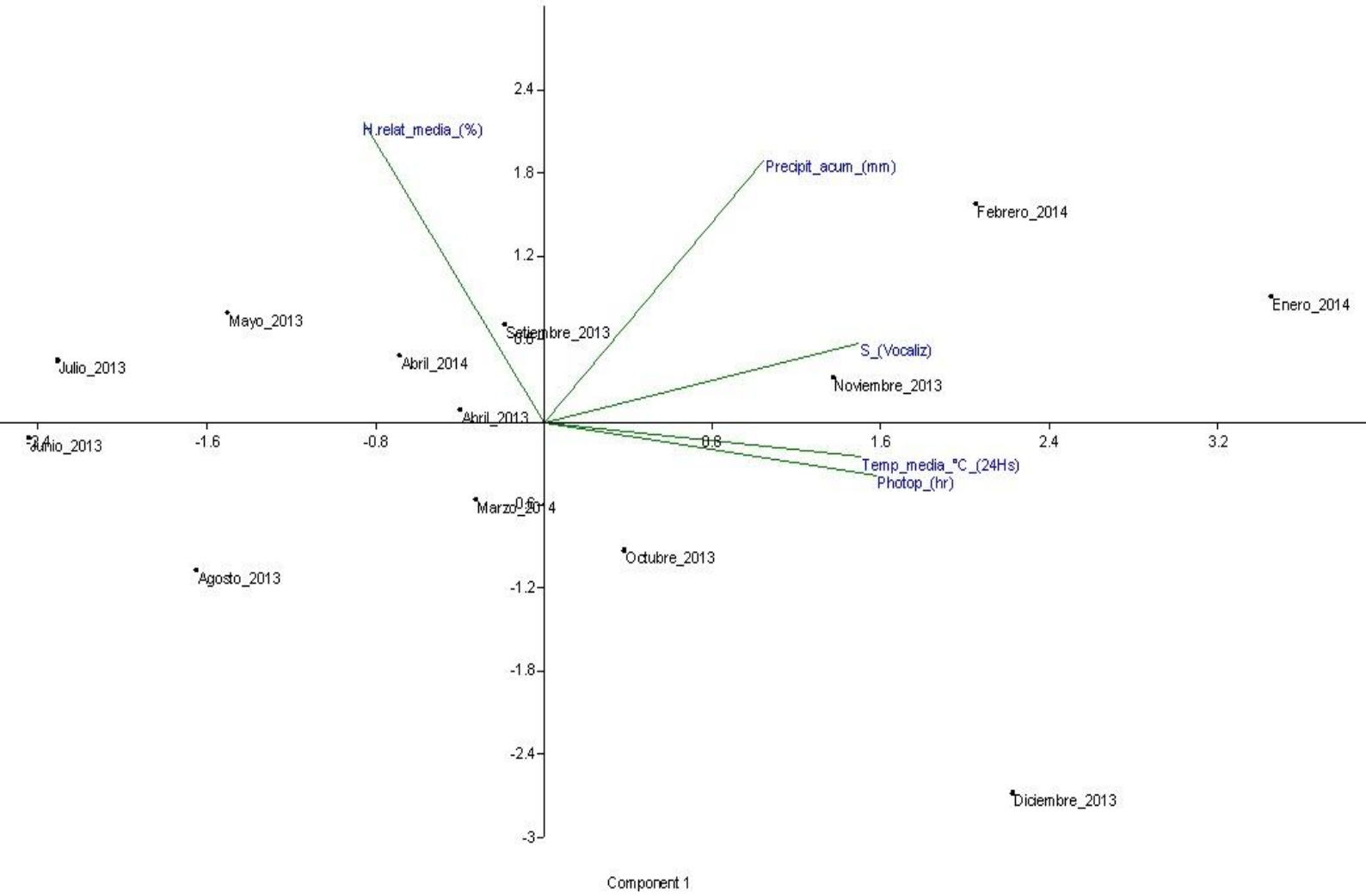


Figura 2: Variabilidad de la riqueza acumulada de especies por mes, donde se observa los mayores valores en los meses de Enero y Febrero 2014 alejándose de la media por más de un desvío estándar



PC	Eigenvalue	% variance
1	3.3173	**66.346**
2	1.22549	**24.51**
3	0.235367	4.7073
4	0.203146	4.0629
5	0.0186989	0.37398

Figura 3: Análisis de componentes principales a nivel de ensamble donde se observa la fuerte asociación entre el fotoperiodo y la temperatura media. Se marcan con negrita los porcentajes de varianza explicada de los dos primeros ejes.

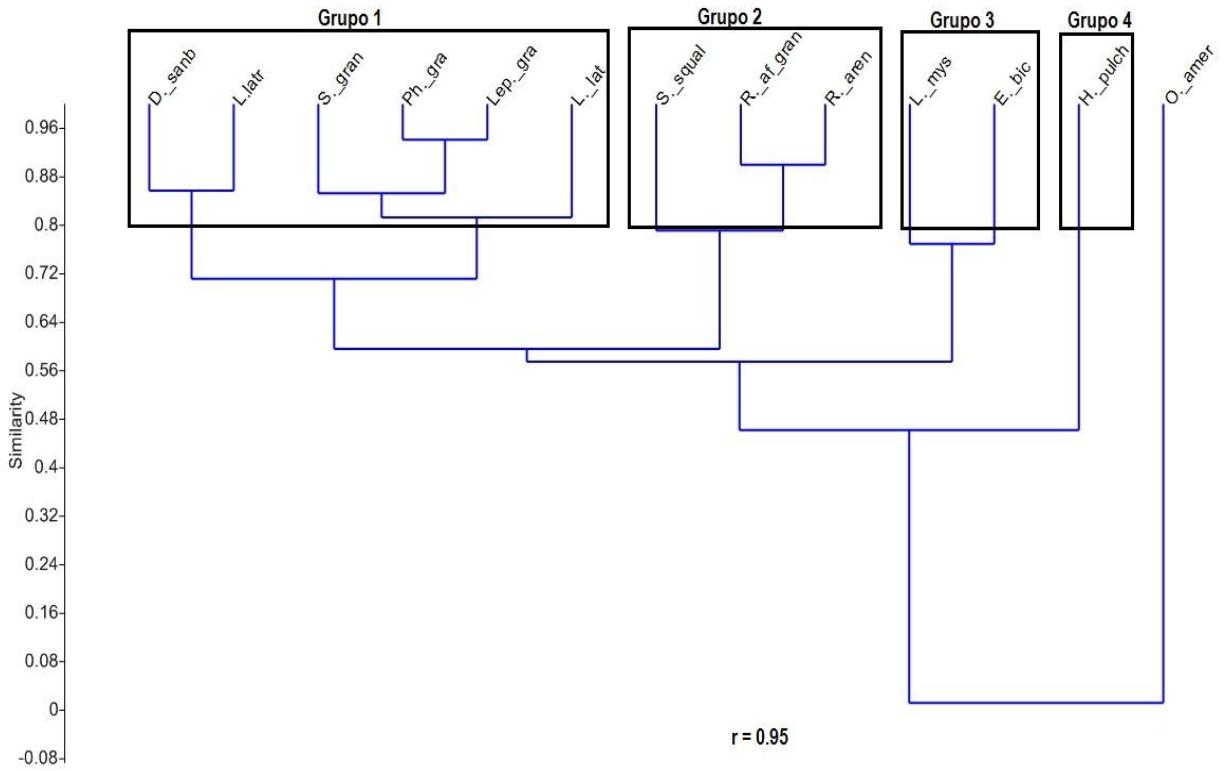


Figura 4: Dendrograma de clasificación de las especies del ensamble del Parque Natural Humedales del Santa Lucía según el índice de similitud de Bray Curtis. Se resaltan con un marco los cuatro grupos de especies identificados de acuerdo a la similitud que presentaron en los períodos de vocalización.

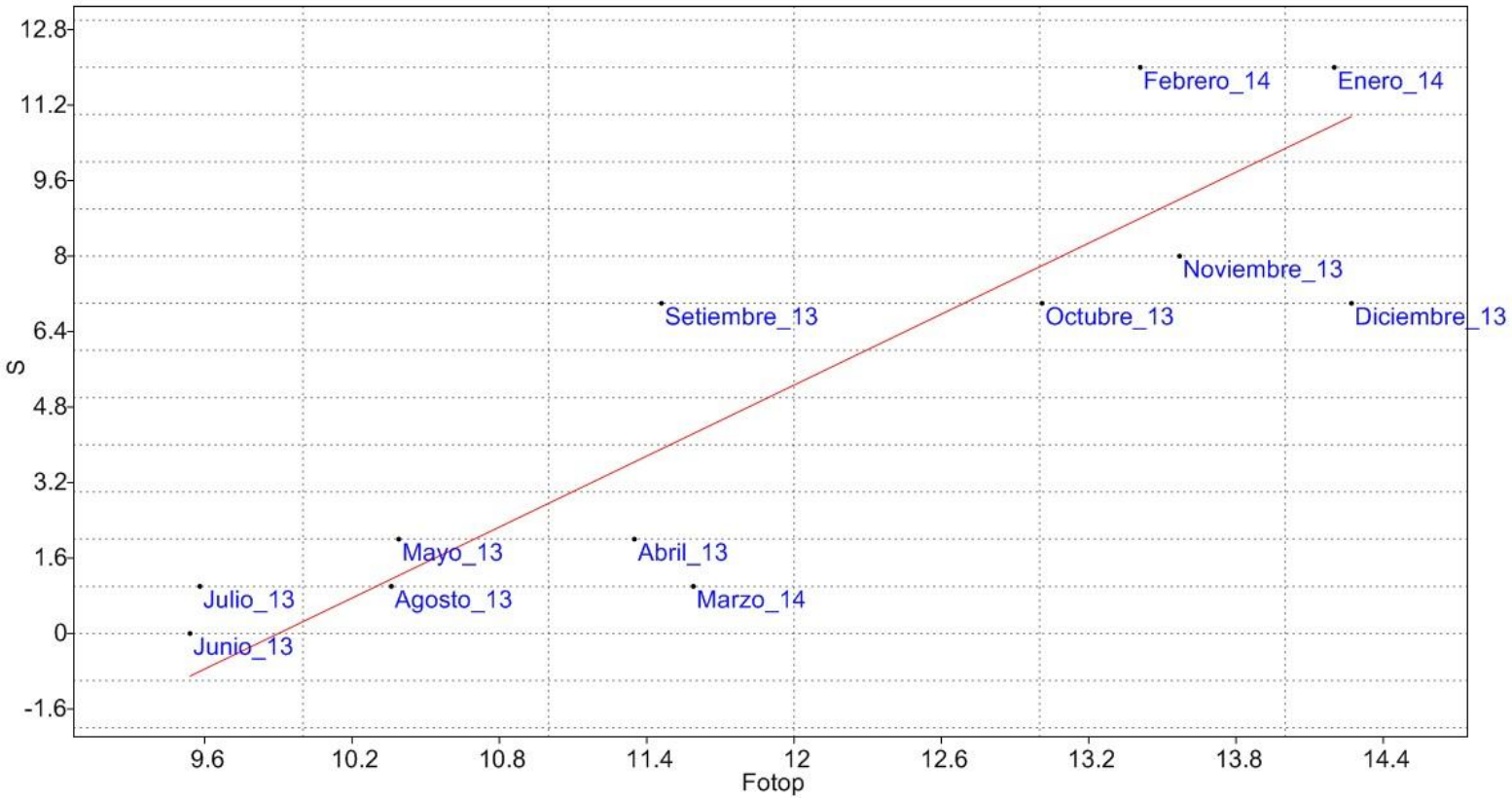


Figura 5: Relación entre riqueza de especies y fotoperiodo a nivel de ensamble. (r=0,86; r^2= 0,74; p≤0.05). Se observa una mayor riqueza de especies en los meses con fotoperiodo más largo.

TABLAS:

Tabla 1: Ocurrencia mensual de cada especie. Los casilleros sombreados indican los meses en que cada especie fue registrada en actividad de vocalización

MESES	Apr13	May13	Jun13	Jul13	Aug13	Set 13	Oct13	Nov13	Dic13	Ene14	Feb14	Mar14	Apr14
R.arenarum						■				■	■		
R.aff.granulosa						■				■	■		
O.americanus	■												
D.sanborni								■	■	■	■		
H.pulchellus	■	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
S.granulatus						■	■	■	■	■	■		
S.squalirostris		■				■	■			■	■		■
Ph.gracilis						■	■	■	■	■	■		
L.gracilis						■	■	■	■	■	■		
L.latinasus							■	■	■	■	■		
L.latrans								■	■	■	■		
L.mystacinus							■	■		■	■		
E.ovalis										■	■		
Riq de spp (S)	**2**	**2**	**0**	**1**	**1**	**7**	**7**	**8**	**7**	**12**	**12**	**1**	**2**

Tabla 2: Correlación entre las variables abióticas analizadas (H. relat (%), Precipit. Acumulada (mm), Temp. Media °C (24h), Fotoperiodo (h)). Los valores que quedan por debajo de la diagonal representan los coeficientes de correlación (r) entre las variables. Los valores superiores a la diagonal indican las probabilidades (p). Se resalta en amarillo las correlaciones significativas ($p \leq 0.05$)

	H.relat_media_(%)	Precipit_acum_(mm)	Photop_(hr)	Temp_media_°C_(24Hs)
H.relat_media_(%)		0.63355	0.034394	0.072382
Precipit_acum_(mm)	0.14624		0.09546	0.067997
Photop_(hr)	-0.58841	0.48183		1.46E-05
Temp_media_°C_(24Hs)	-0.51395	0.52084	0.91142	

Tabla 3: Modelo de Regresión múltiple en el cual la variable dependiente es la riqueza de especies (S) y las variables explicativas son la humedad relativa media (%), precipitación acumulada (mm) y Fotoperíodo (horas luz).

Dependent variable: S_(Vocaliz)

N: 13

Multiple R: 0.93131

Multiple R2: 0.86734

Multiple R2 adj: 0.82312

ANOVA

F: 19.614

p: 0.00027554

	Coeff.	Std.err.	t	p	R^2
Constant	-30.865	16.01	-1.9278	0.085971	
H.relat_media_	0.13288	0.15426	0.86141	0.41137	0.076889
Precipit_acum_	0.010005	0.0060268	1.6601	0.13127	0.5013
Photop_(hr)	2.0849	0.54235	3.8442	0.0039413	0.74531

Bibliografía:

Achkar, M.; Domínguez, A. & Pesce, F. 2004. Diagnóstico Socioambiental Participativo en Uruguay. Programa Uruguay Sustentable. REDES-AT. Ed. Tomate Verde. Montevideo.

Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia*, 71: 583-592.

Antoniazzi, C.E; López, J.A; Duré, M & Falico, D.A. 2013. Feeding of two amphibian species (Anura : Hylidae) during the low temperatures season and its relationship with energy storage in Santa Fé, Argentina. *Biología Tropical*, 61 (2): 875-886.

Ávila, R.W. & Ferreira, V.L. 2004. Riqueza e densidade de vocalizações de anuros (Amphibia) em uma área urbana de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21 (4): 887–892.

Barbosa, F.R. 2014. Retomando el concepto de plasticidad fenotípica en el estudio de los modos reproductivos de anfibios anuros. *Boletín Sociedad Zoológica del Uruguay*, 23 (1): 16-29.

Bardier, C.; Canavero, A. & Maneyro. R. 2014. Temporal and Spacial Activity Patterns of Three Species in Leptodactylus fuscus Group (Amphibia, Leptodactylidae). *South American Journal of Herpetology*, 9 (2): 106-113.

Bernarde, P.S; Kokobum, M; Machado, R.S & Anjos, L. 1999. Uso de hábitats naturais e antropicos pelos anuros em uma localidade no Estado de Rondonia, Brasil (Amphibia:Anura). *Acta Amazonica*, 29: 555-562.

Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic rainforest anurans. *Journal of Hepetology*, 32: 607-611.

Bertoluci, J. & Rodrigues, M.T. 2002. Utilizacão de hábitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenoce de anuros (Amphibia) da mata atlántica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoología*. 42 (11): 287-297.

Both, C.; Kaefer, I.L., Santos, T.G. & Cechin, S.Z. 2008. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History*, 42: 205–222.

Brasileiro, C.; Sawaya, R.J.; Kiefer, M.C & Martins, M. 2005. Amphibians of an open Cerrado fragment in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 5 (2): 1-17.

Camargo, A; Naya, D.E; Canavero, A; da Rosa, I & Maneyro, R. 2005. Seasonal activity and the body size-fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura: Leptodactylidae) from Uruguay. *Ann. Zool. Fennici*, 42: 513-521.

Canavero, A & Arim, M. 2009. Clues supporting photoperiod as the main determinant of seasonal variation in amphibian activity. *Journal of Natural History*, 43: 2975–2984.

Canavero, A., Arim, M., Naya. D.E., Camargo. A., Da Rosa. I. & Maneyro, R. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology*, 4(1): 29–41.

Conte, C.E. & Machado, R.A. 2005. Riqueza de espécies y distribuicão espacial y temporal en comunidade de anuros (Amphibia:Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoología*, 22 (4): 940-948.

Conte, C.E. & Rossa-Feres, D.C. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia: Anura) em Sao José do Pinhais, Paraná, Brasil*. Revista Brasileira de Zoología*, 23 (1): 162-175.

Curi, L.M; Céspedez, J.A & Álvarez, B.B. 2014. Composición, distribución espacial y actividad de vocalización de un ensamble de anuros dentro de la región fitogeográfica del Chaco Oriental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 1197-1205.

dos Santos, T.G; Kopp, K; Spies, M.R; Trevisan, R & Cechin, S.Z. 2008. Distribução temporal e espacial de anuros em area de Pampa, Santa María, RS. *Iheringia (Sér. Zool)*, 98 (2): 244-253.

Duellman, W.E. & Trueb. L. 1994. Biology of Amphibians. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 670pp.

Hammer, O; Harper, D & Ryan, P (2001) PAST: Paleontological statistics software for education and data analysis. Paleontología Electrónica 4: 1-9.

Heyer, W. R., A.S. Rand, C.A.G. Cruz, O. L. Peixoto, and C. E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, 31: 231-410.

Heyer, W.R., M.A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. S. Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Jørgensen. C.B. 1992. Growth and reproduction. En: M. E. Feder y W. W. Burggren (eds.). Environmental Physiology of the Amphibians, pp. 439-466. University of Chicago Press, Chicago y London.

Lopez, J.A, Scarabotti, P.A & Ghirardi, R. 2011. Seasonal patterns of abundance and recruitment in an amphibian assemblage from the Paraná river floodplain. *Interciencia*, 36 (7): 538-543

Maneyro, R. & Carreira, S. 2012. Guía de Anfibios del Uruguay. Ediciones de la Fuga. Montevideo. 207pp.

Maltchik, L., Peixoto, C.D, Sternert, C., Moreira, L. & Machado, I.F. 2008. Dynamics of the terrestrial amphibian assemblage in a flooded riparian forest fragment in a Neotropical region in the south of Brazil. *Brazilian Journal of Biology,* 68 (2): 763-769

Martori, R., Aun, L., Birri, A., Gimenéz, C. & Heredia, E. 2005. Reproducción comparada de tres especies de anuros sintópicos de una localidad del sudeste de Córdoba. *Cuadernos de Herpetología,* 18 (2): 43-59

Moreira, L.F.B., Machado, I.F., Gomes Moraes Lace, A.R. & Maltchik, L. 2007. Calling period and reproductive modes in an anuran community of a temporary pond in Southern Brazil. South *American Journal of Herpetology*, 2 (2): 129-135.

Morin, P.J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science, Inc. Malden.

Moulton, C.A.; Fleming, W.J. & Nerney, B.R. 1996. The use of PVC pipes to capture hylid frogs. *Herpetological Reviews*, 27: 186-187

Pombal Jr., J. P. 1997. Distribução espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57: 583-594.

Romesburg, C. 2004. Cluster Analyses for Researches. (1st Ed). North Carolina. Lulu Press, 330 pp.

Saenz, D., Fitzgerald, A., Baum, K.A & Conner, R.N. 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: The importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs*, 20: 64–82.

Toledo, L.F., Zina, J. & Haddad, C.F. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de anuros do Município de Rio Claro, São Paulo, Brazil. *Holos Environment,* 3 (2): 136-149

Wellborn, G.A.; Skelly, D.K. & Werner, E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual review of Ecology and Systematics*, 27: 337-363.

Wells, K.D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666-693.

Wells, K.D. 2007. The ecology and behavior of Amphibians. The University of Chicago Press.

CAP. 3: Patrones espaciales de vocalización del ensamble de anfibios del Área Protegida Humedales del Santa Lucía.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la distribución temporal y espacial de los organismos es fundamental para el entendimiento de los patrones comunitarios en relación con el ambiente (Conte & Machado, 2005). La fauna de anuros de la región Neotropical es la más diversa del mundo (Stuart *et al*., 2008) y tal riqueza se relaciona a la alta diversidad de paisajes, ecosistemas y hábitats, así como a factores históricos (Duellman & Trueb 1994). Debido a que la heterogeneidad ambiental es uno de los determinantes de la riqueza de especies también a escala local, las áreas con alta diversidad de hábitats suelen tener ensambles más ricos (Cardoso *et al*. 1989, Rossa-Feres & Jim 2001, Afonso & Eterovick 2007, Bastazini *et al*. 2007). Asimismo, las relaciones filogenéticas entre especies pueden condicionar su ocupación espacial generando patrones de atracción o repulsión (Webb *et al*. 2002). Entre los anfibios se ha observado que especies que están relacionadas filogenéticamente, parecen tener menor nivel de solapamiento a escala microespacial (Cardoso *et al*. 1989). Cuando las especies taxonómicamente cercanas se superponen en las dimensiones temporal y espacial, el único mecanismo de aislamiento precigótico es el canto de anuncio. Sin embargo, en algunos casos, este mecanismo no evita los amplexos interespecíficos o incluso, la hibridación (Pombal 1997, Toledo *et al*. 2003). La forma en que las especies de un determinado ensamble coexisten en el espacio se expresa en un patrón de distribución, pero los mecanismos ecológicos subyacentes a la coexistencia son variados y comparativamente

poco considerados. En este contexto, uno de los objetivos de las reglas de ensamble, es encontrar la vinculación entre los patrones de coexistencia y los procesos subyacentes que los causan (Carranza *et al*., 2010).

Patrones de coexistencia

Los patrones de organización espacial más ampliamente reportados en comunidades, son el anidamiento y la co-ocurrencia negativa de especies (Ulrich & Gotelli, 2007). Una comunidad anidada es aquella en la cual los sitios con menor riqueza específica tienden a estar habitados por subconjuntos de las especies presentes en los sitios más ricos (Atmar & Patterson, 1993). Según estos mismos autores, los patrones de distribución de especies en ambientes fragmentados suelen presentar pronunciados patrones de anidamiento. En este contexto, Rau *et al*. (2015) sugieren que el ordenamiento de especies en subconjuntos anidados en un paisaje fragmentado, podría estar reflejando una extinción diferencial de especies a escala local.

La co-ocurrencia negativa sucede cuando ciertas especies tienden a estar segregadas, no ocurriendo en los mismos ambientes, dando lugar a un patrón de distribución espacial con forma de tablero de ajedrez (Diamond, 1975). Algunas combinaciones de especies tienden a ocurrir juntas con una frecuencia mayor a la esperada por azar, mientras otras combinaciones o pares de especies presentan una frecuencia de co-ocurrencia menor a la esperada. Co-ocurrencia negativa y anidamiento han sido planteados inicialmente como patrones de organización excluyentes o alternativos. Sin embargo, ha sido probado que una matriz con co-ocurrencia negativa de especies, puede estar

también altamente anidada, dependiendo de los procesos biológicos involucrados (Ulrich & Gotelli, 2007).

Heterogeneidad ambiental

Los anfibios son animales particularmente sensibles a los procesos de transformación y fragmentación de hábitat debido a la necesidad de agua en su ciclo vital, lo cual puede derivar en un alto solapamiento espacio-temporal en el uso de sitios de vocalización (Ávila & Ferreira, 2004). Según Hodl (1977), la utilización de sitios de vocalización diferentes es un eficaz mecanismo de aislamiento reproductivo ya que contribuye en la segregación espacial del canto de las especies. Estos mecanismos relacionados a la estructura física del canto, permiten la coexistencia de distintas especies de anuros en el mismo hábitat. En este contexto, los patrones reproductivos a nivel espacial en ensambles neotropicales de anfibios anuros han sido analizados en reiterados trabajos (Arzabe *et al*., 1998; Eterovick & Sazima, 2000; Bastazini *et al*., 2007; Vasconcelos *et al*., 2009). Se ha reconocido por numerosos autores que la heterogeneidad ambiental es uno de los principales determinantes de la riqueza específica a escala local, y por lo tanto, áreas con mayor diversidad de hábitats presentarían ensambles más diversos (Cardoso *et a*l., 1989; Alfonso & Eterovick, 2007; Bastazini *et al*., 2007). Existen antecedentes de trabajos en los que se han analizado los patrones de riqueza y composición de especies en relación a determinados descriptores de la heterogeneidad ambiental de los cuerpos de agua (hidroperíodo, cobertura vegetal, número de microambientes en el interior del cuerpo de agua, tamaño del cuerpo de agua) (Santos *et al*.,

2007; Vasconcelos *et al*., 2009; Moreira *et al*., 2010). El hidroperiodo ha sido señalado repetidas veces como el descriptor de mayor peso en estudios realizados en regiones templadas, afectando tanto a la riqueza como a la composición de especies de los ensambles (Parris & Mc Carthy, 1999; Snodgrass *et al*., 2000; Santos *et al*., 2007; Moreira *et al*., 2010). Por otro lado, la influencia de las interacciones bióticas fuertemente negativas, como la depredación o la competencia, restringe el rango de ocurrencia de aquellas especies que toleran la desecación, pudiendo sobrevivir en cuerpos de agua con temporalidad extendida solo aquellas especies que toleran estas interacciones fuertemente negativas (Wellborn *et al*., 1996). Por todo lo expuesto, sería esperable que las especies que conforman el ensamble de anfibios del Parque Natural Humedales del Santa Lucía, hagan un uso diferencial del hábitat que permita minimizar las interacciones interespecificas. A su vez, sería predecible que existiera un conjunto de descriptores de la heterogeneidad ambiental que actúen como predictores de las diferencias entre ensambles pertenecientes a diferentes cuerpos de agua.

Variables intrínsecas a los cuerpos de agua (pH y temperatura)

Los cambios en el pH del medio donde se reproducen y desarrollan la mayoría de los anfibios han sido considerados como un posible factor determinante para el proceso de declinación global de las poblaciones de anfibios (Freda**,** 1986, Bionda *et al.,* 2013). Cambios en el pH de las aguas pueden ser generados por diversas sustancias agrícolas, industriales y domésticas. Estos cambios de pH afectarían la homeostasis y podrían provocar la muerte de los organismos

(Lahlou, 1980; Jobling, 1995). Son numerosos los trabajos en los cuales se ha estudiado el efecto del pH sobre la mortalidad de los anfibios (Pierce, 1985; Freda, 1986; Fominykh**,** 2008).

Por otra parte, la temperatura del agua ha sido apuntada como uno de los principales determinantes para la presencia de larvas en un ambiente (Duarte *et al,* 2007). La relación de dependencia de la actividad de vocalización con la temperatura del agua fue relatada para anuros de clima templado y considerada importante, tanto para la actividad de los renacuajos como para los adultos (Ossen & Wassersug, 2002; Beux dos Santos, 2016).

La pregunta que busca responder este capítulo es: Cómo varía la riqueza y composición de especies a escala ambiental y microambiental en función de los descriptores de la heterogeneidad ambiental de los cuerpos de agua?

Se plantean las siguientes hipótesis:

1) La organización espacial del ensamble presentará una estructura anidada, la cual se explica por la poca diferencia en el hidroperíodo de los charcos.
2) La heterogeneidad ambiental será un factor determinante de la actividad de vocalización del ensamble de anuros estudiado. Dado el efecto del hidroperíodo sobre las larvas, sería esperable que, de existir asociación entre un conjunto de descriptores y los patrones de vocalización, el hidroperíodo podría explicar en gran medida dichos patrones.

Predicciones:

1) Al tener pocos sitios de muestreo y con leves diferencias en cuanto al gradiente de permanencia de agua, los ensambles en charcos efímeros (pocos meses con agua) y permanentes estarán anidados en aquellos charcos temporales que presenten un hidroperíodo óptimo para el desarrollo de las larvas y a su vez para que no se desarrollen predadores.
2) Los charcos con un hidroperíodo intermedio presentarán un mayor número de especies en actividad de vocalización.

OBJETIVOS

El objetivo general de este capítulo es describir los patrones de actividad del ensamble de anuros de la zona austral del Área Protegida Humedales del Santa Lucía a diferentes escalas espaciales (ambiental y microambiental), así como establecer los factores subyacentes a dichos patrones.

Se plantean como objetivos específicos:

1. Determinar el efecto de la heterogeneidad ambiental de los cuerpos de agua sobre la diversidad de especies en actividad de vocalización.

2. Analizar la influencia de las variables pH y temperatura del agua sobre los patrones de canto del ensamble, así como establecer el rango óptimo de temperatura del agua y pH en cada charco teniendo en cuenta el número máximo de especies vocalizantes en cada uno de los charcos.

Metodología

Muestreos de campo:

El trabajo de campo fue llevado a cabo entre los meses de abril de 2013 y abril de 2014. Se relevaron mensualmente seis cuerpos de agua (tres permanentes y tres temporales con distintos hidroperíodos) ubicados en el entorno del Parque Natural Humedales del Santa Lucía entre las 20:00 y las 00:00 hs aproximadamente. Estos charcos mantuvieron entre si una distancia máxima de 3,70 km y una mínima de 0,19 km (Figura 1 – Capitulo 1). En los cuerpos de agua mencionados, se midieron tres variables como descriptores de la heterogeneidad ambiental, el hidroperíodo (medido como la frecuencia en cuanto a la permanencia de agua en los charcos), el número de microambientes asociados a cada cuerpo de agua, y el área del charco (Tabla 1 - capitulo 1).

Se identificaron los siguientes 10 microambientes: espejo de agua, vegetación flotante (*Azolla sp, Salvinia sp, Pistia striatotes*), junco común (*S. californicus*), totora (*Typha sp*), duraznillo (*Solanum sp*), caraguatá (*Eryngium sp*), herbáceas de pequeño porte (*Baccharis sp*, *Eupatorium sp*, ciperáceas, etc), pajonal (*Cortaderia selloana*), arbóreo-arbustivo y pradera inundable; tomándose registro de las especies vocalizantes en cada uno de ellos (Tabla 1). El área de cada charco se calculó en el Programa Google Earth por única vez en el mes de setiembre de 2013 (ya que todos los charcos estaban con agua) como el diámetro mayor por el diámetro menor. Por último, se midieron los valores de pH y temperatura de agua en cada uno de los muestreos.

Análisis de datos:

Como primer paso se comprobó el tipo de distribución que presentaron las variables independientes (n° de microambientes, área del charco, hidroperíodo) para luego estudiar la posible correlación entre ellas para evitar el efecto de colinealidad. Se realizaron regresiones lineales simples (ya que n=6 es muy pequeño para una regresión múltiple) para explorar si la riqueza de especies (variable dependiente) podía estar correlacionada con alguno de los descriptores de la heterogeneidad ambiental. El significado de tales relaciones a cada escala se exploró usando análisis de anidamiento y co-ocurrencia (Ulrich, 2006). Este análisis es utilizado para elucidar si las especies están anidadas y/o co-ocurren en un ensamble dado a alguna de las escalas de análisis (Atmar & Patterson 1993, Gotelli & Mc Cabe 2002), es decir, si lo que hay es un grupo de especies que ocupan todos los sitios mientras que otro grupo se reparte a lo largo de sitios específicos (patrón anidado) o si existe un intercambio de especies a lo largo del gradiente de sitios (patrón de no co-ocurrencia o de "tablero de ajedrez") (Almeida-Neto *et al*. 2007, Ulrich & Gotelli, 2007). Para estos análisis fue calculada la Temperatura de anidamiento T ("nestedness temperature") descripta por Atmar & Patterson (1993) y el valor de coocurrencia CS (Stone y Roberts, 1990). Estos análisis estadísticos fueron realizados con los paquetes "coocurr" y "vegan", utilizando el software R versión 3.3.1 (R Development Core Team, 2016). Estos valores de anidamiento y coocurrencia reflejan potenciales patrones de estructuración no randómicos en los ensambles y han sido utilizados clásicamente en el análisis de la dimensión espacial (Atmar y Patterson, 1993; Gotelli y McCabe, 2002). Dichos valores se calculan a partir de una matriz de presencia-ausencia. El valor T es

una suma normalizada de cuadrados de distancias relativas de ausencias y presencias por encima y por debajo de la isoclina respectivamente (Ulrich *et al*., 2009). En cuanto a la Temperatura de anidamiento (T), ya se encuentra normalizada en un rango entre 0 a 100° (Ulrich *et al*., 2009). Un ensamble es considerado como perfectamente anidado si el valor del T es de 0° mientras que a 100°, se consideran ensambles completamente al azar (Atmar & Patterson, 1993). En cuanto al índice Z-CS los valores por encima de 2 explican una segregación significativa (que el patrón de ocupación segregado de las especies en los sitios no es explicado por el azar), sin embargo cuando los valores se encuentran por debajo de -2 se considera que no hay segregación. Los valores intermedios ($-2 < Z\text{-}CS < 2$) se consideran no significativos (a un $\alpha = 0.05$), y por lo tanto no pueden extraerse conclusiones con soporte estadístico. Por último, se estudió mediante regresiones lineales la asociación entre la actividad de vocalización y las variables medidas en el campo (pH y temperatura del agua) para cada uno de los charcos monitoreados. Asociado a esto, se estableció el rango óptimo de temperatura del agua y del pH para el ensamble de anfibios del área. Esto se realizó teniendo en cuenta el máximo número de especies vocalizando simultáneamente por charco.

Resultados

Patrones de riqueza a diferentes escalas espaciales:

Los cuerpos de agua más diversos fueron los temporales, con una riqueza que osciló entre 9 y 13 especies. Cuatro de las especies registradas durante el período de muestreo aparecieron en todos los charcos: *H. pulchellus, S. granulatus, P. gracilis y L. latrans.* Los microambientes con mayor riqueza de especies fueron la pradera inundable (S=11) y espejo de agua (S=8). Las especies que presentaron la ocupación microambiental más alta fueron: *D. sanborni* (nueve microambientes), *H. pulchellus* y *S. granulatus* (ambas ocuparon los 10 microambientes), y *S. squalirostris* (cinco microambientes) (Figura 4).

Patrones de coexistencia: Anidamiento y Co-ocurrencia

De los resultados de los análisis de co-ocurrencia (Figura 1), no se pueden extraer conclusiones definitivas acerca de la estructura del ensamble en la escala que se trabajó (mensual), ya que el resultado no es significativo (Z-CS = -1.64). Por otra parte en cuanto al patrón de anidamiento estudiado mediante el índice T (Figura 2), se puede afirmar que existe un anidamiento significativo en el ensamble estudiado (T=5,2°, $p \leq 0.05$).

Análisis de la heterogeneidad ambiental

No se encontró correlación significativa entre ninguna de las variables tomadas como descriptores de la heterogeneidad ambiental (Tabla 3)

Los resultados de las regresiones lineales de la riqueza de especies no fueron significativos ni para el tamaño (r^2=0.04, p=0.90), ni para el número de

microambientes (r^2=0.17, p=0.40), así como tampoco para el hidroperíodo (r^2=0.31, p=0.24). Sin embargo, se aprecia una relación unimodal y significativa entre la riqueza de especies en actividad de vocalización con el hidroperíodo de los charcos, con mayor riqueza de especies a niveles intermedios de permanencia de agua (r^2= 0.97, p=0.004) (Figura 3). Estos resultados pueden interpretarse a la luz de la hipótesis de perturbación intermedia, ya que el charco temporal de larga duración (CH5) fue el que presentó mayor riqueza de especies a lo largo del período de este estudio.

Variables intrínsecas a los cuerpos de agua (pH y temperatura del agua)

Los valores extremos del pH variaron entre 6,10 (charco 3) y 8,7 (charco 4), mientras que el rango de temperatura del agua varió entre 8°C (charco 5) y 27,1°C (charco 3). Los rangos de estas variables en los que se encontró un máximo de especies vocalizantes en forma simultánea fueron:
pH= 6,91±0,56 y temperatura del agua= 24,05±3,95°C (Tabla 4).

Según las regresiones realizadas, tomando los valores promedios durante el período de estudio de la temperatura del agua y del pH en cada charco, la riqueza de especies no presentó asociación con la temperatura del agua (r^2=0.52, p=0.10) ni con el pH (r^2=0.004, p=0.89). Sin embargo, si se toma charco a charco los resultados fueron diferentes. La temperatura del agua explicó más del 50 % de la variabilidad de la riqueza de especies en los cuerpos de agua permanentes, alcanzando el máximo poder explicativo en el Charco 2 (r^2=0.77, p=0.0001). Los análisis de regresión mostraron que el pH no parece tener asociación con la riqueza de especies vocalizantes en los charcos

(Tabla 5). Sin embargo, en uno de los muestreos de verano (febrero 2014), solo cantaron dos especies en el Charco 3 (*H. pulchellus* y *D. sanborni*), el cual presentó un pH=8.01, uno de los valores más altos durante el estudio. Vale destacar que en este mes se constató la mayor riqueza de especies vocalizantes por charco. El Charco 5 fue el más diverso, y presentó un valor de pH neutro (7.08) al momento que vocalizaron 11 especies, siendo este valor el máximo de especies en actividad simultáneamente.

Discusión

Patrones de coexistencia

En el presente estudio se constata un claro patrón de anidamiento del ensamble, como fue establecido en nuestra hipótesis, ya que las especies presentes en cuerpos de agua con menor riqueza, están anidadas en el charco 5 (temporal) el cual presentó todas las especies pertenecientes al ensamble. La existencia de un patrón anidado podría estar indicando que algunas especies presentan mayor amplitud de nicho que otras, estando presentes en más charcos que las de menor amplitud (Ulrich *et al*., 2009). Estudios previos acerca los patrones de actividad espaciales y temporales, han revelado que las especies pueden coexistir con altos niveles de solapamiento (Pombal, 1997), aunque en la mayoría de los casos se han encontrado patrones de segregación actuando a diferentes escalas (Bernarde & dos Anjos, 1999; Bernarde & Machado, 2000; Eterovick & Sazima, 2000; Bertoluci & Rodrigues, 2002b). En general, las especies que coexisten en forma sintópica, exhiben patrones de segregación a escalas espaciales menores (Arzabe, 1999). Según Atmar & Patterson (1993), los patrones de coexistencia de especies en hábitats fragmentados, suelen manifestar pronunciados patrones de anidamiento. Estos autores describen el concepto de especies idiosincráticas, definiéndolas como aquellas especies que introducen “ruido”, es decir, contribuyen a aumentar la temperatura de anidamiento de la matriz alejándola de un patrón de anidamiento perfecto en el cual la T=0. A su vez, proponen algunos mecanismos ecológicos subyacentes que podrían explicar la existencia de estas especies, como la inmigración, exclusión competitiva, o especies muy asociadas a algún sitio o microambiente específico (sitio idiosincrático). De

acuerdo a esto, se puede decir que este estudio presentó cuatro especies idiosincráticas (*E. bicolor, O. americanus, R. arenarum* y *R. aff. granulosa*) ya que aparecieron en actividad de vocalización en uno o dos charcos únicamente. Esto genera muchas ausencias (valor 0) en la matriz aumentando así su temperatura de anidamiento.

Canavero *et al*. (2009) plantean que a latitudes más altas, las comunidades tienden a presentar mayor grado de anidamiento al tiempo que un aumento de co-ocurrencias negativas. Ulrich & Gotelli (2007) plantean que aunque esto parece un patrón contradictorio, simplemente indica que los grupos anidados de especies pueden ser segregados internamente. Como se planteó previamente esto se condice solo en parte con lo encontrado en nuestro estudio, ya que se encontró un claro patrón aleatorio (random) de co-ocurrencia de especies.

Como sugieren Rau *et al*. (2015), el ordenamiento de especies en subconjuntos anidados, podría estar reflejando una extinción diferencial de especies a escala local. Esto podría explicar la ausencia de determinadas especies en el área de estudio durante el trabajo de campo que presentan registros históricos de colección (*Pseudopaludicola falcipes, Pseudis minutus*).

Heterogeneidad ambiental

La heterogeneidad del hábitat está determinada por la estructura física del ambiente y afecta la disponibilidad de nichos así como también la forma en la cual los recursos son explotados (Lawton, 1983). Como resultado de esto los ambientes más heterogéneos proveen recursos suficientes para soportar un mayor número de especies (Bazzaz, 1975; Tews *et al*., 2004).

A diferencia de otros estudios, en el presente trabajo no fueron encontradas asociaciones significativas de la riqueza ni con el tamaño (Parris & McCarthy 1999) ni con el número de microambientes (Cardoso *et al*. 1989, Bernarde *et al*. 1999). La naturaleza de estos resultados podría ser consecuencia de la escala de análisis (Bernarde & Kokubum 1999), y por lo tanto, sería esperable que tales relaciones fuesen más evidentes al considerar áreas más grandes y escalas de mayor tamaño (por ejemplo a escala de paisaje). Por otro lado, la falta de asociación entre el tamaño de los charcos y la riqueza de especies, se ha postulado como una consecuencia de la baja diversidad de oferta ambiental (Pombal 1997). En este estudio la oferta microambiental dentro de cada ambiente no presenta asociación significativa con el tamaño de los ambientes ($r^2 = 0.004$, $p = 0.90$), por lo que esta explicación no es aplicable.

El hidroperíodo fue uno de los descriptores con mayor poder explicativo sobre los patrones de riqueza del área, resultado que concuerda con una de las predicciones planteadas en este estudio. La relación unimodal entre la riqueza de especies vocalizantes y el hidroperíodo de los cuerpos de agua, indica que existe una mayor riqueza en aquellos charcos con un hidroperíodo intermedio (temporales de larga duración). Esto podría explicar la mayor riqueza de especies encontrada en el charco 5 con 13 especies y un H=0.67. Esta relación ya había sido observada en varios trabajos y podría asociarse con la hipótesis de perturbación intermedia (Vasconcelos *et al*., 2009; Beux dos Santos, 2016). Según esta hipótesis, definida por Connel (1978), una perturbación (disturbio) facilitaría el establecimiento de nuevas especies aumentando la diversidad, mientras que perturbaciones excesivas serían intolerantes para algunas especies reduciendo de esta forma la diversidad local (Sheil & Burslem, 2013).

De esta forma, el efecto del hidroperíodo puede ser analizado a la luz de la hipótesis de perturbación intermedia, haciendo que los cuerpos de agua con un nivel intermedio de disturbio sean los ambientes más propicios para una mayor diversidad (Wells, 2007). Una posible explicación a las diferencias de composición entre charcos con diferentes hidroperíodos, está en la incidencia de los factores bióticos y abióticos mencionados por Wellborn *et al*., (1996) para los ecosistemas lénticos de agua dulce. Por un lado, en ambientes temporales la desecación periódica impone restricciones sobre el comportamiento, desarrollo e historia de vida de las especies, pudiendo persistir en ellos, solo aquellas especies tolerantes a la desecación. Por otro lado, la incidencia de interacciones bióticas fuertemente negativas, como la predación o la competencia, restringe la ocurrencia de aquellas especies que toleran la desecación, sobreviviendo en ambientes permanentes sólo aquellas especies que toleran dichas interacciones (Wellborn *et al*., 1996). Dado que las larvas de anfibios suelen ser predadas por peces e invertebrados, este modelo causal planteado por Wellborn *et al* (1996) suele actuar directamente sobre los patrones de diversidad de los ensambles larvarios (Both *et al*., 2009), lo que a su vez repercute sobre los patrones espaciales de actividad de los ensambles de adultos, que también reflejan variaciones en el gradiente de hidroperíodo (Parris & Mc Carthy, 1999; Santos *et al*., 2007; Vasconcelos *et al*., 2009; Moreira *et al*., 2010). De hecho Both *et al* (2009) encontraron una correspondencia entre la estrategia reproductiva de las especies y la composición de los ensambles larvarios: los charcos temporales poseen ensambles de especies con estrategia reproductiva explosiva, mientras que los cuerpos de agua permanentes presentan especies de reproducción prolongada

y continua. En este contexto, la inestabilidad de los cuerpos de agua puede determinar un ajuste en el tiempo de desarrollo larval (Altig & McDiarmid, 1999; Morey & Reznick, 2004). De esta forma, las especies con mayor tiempo de desarrollo larval, generalmente habitan cuerpos de agua permanentes, mientras que las especies de ambientes temporales, adoptan estrategias reproductivas y de desarrollo diferenciadas de aquellas que habitan ambientes permanentes (Morey & Reznick, 2000; Brady & Griffiths, 2000; Morey & Reznick, 2004; Richter-Boix *et al*., 2006).

Ocupación a dos escalas

A nivel ambiental (cuerpos de agua) los charcos temporales presentaron mayor riqueza específica que los permanentes, mientras que a escala microambiental, la pradera inundable fue el microambiente con mayor número de especies (Figura 4). Este microambiente está muy asociado a la presencia de tres especies del género *Leptodactylus* (*L. latinasus*, *L. gracilis*, *L. mystacinus*). La reproducción en estas especies está fuertemente relacionada con el régimen hídrico (Duellman & Trueb 1994), ya que estos anfibios construyen nidos de espuma en cámaras subterráneas que necesitan ser anegadas para permitir la salida de las larvas exotróficas (Modo 11 según Haddad & Prado, 2005). Del mismo modo, las especies con reproducción continua o prolongada (en el sentido de Wells 1977), presentaron mayores tolerancias microambientales. Además de las limitaciones comportamentales, es interesante analizar las asociaciones entre el microhabitat de vocalización y otras restricciones filogenéticas (Zimmerman & Simberloff 1996). Los hílidos (*D. sanborni*, *H.*

pulchellus, *S. granulatus* y *S. squalirostris*) están asociados preferentemente a charcos permanentes, pajonales y áreas arbustivas. Este tipo de afinidades entre grupos de especies con la arquitectura de la vegetación han sido reportadas en estudios previos (Bastazini *et al*. 2007), pero en el presente estudio, tales afinidades parecen tener un componente filogenético. Sin embargo, es difícil determinar las relaciones causa-efecto. Estudios realizados sobre comunidades de anuros han constatado que el sitio de vocalización es un factor importante en la segregación de especies, y está relacionado con la morfología y tamaño de la especie (Cardoso *et al*., 1989) Por ejemplo, la mayor parte de los hílidos está relacionada a zonas de pajonales y la presencia de discos adhesivos es un carácter exclusivo de los representantes de esta familia (por lo tanto, este grupo supraespecífico, es el único que puede usar la dimensión vertical de los ambientes de pajonal). Estos repartos entre grupos de especies (hílidos, leptodactílidos) relacionado con las estrategias reproductivas han sido observados en diversas localidades (Gascon 1991, Zimmerman & Simberloff 1996, Bertoluci & Rodrigues 2002).

Por último, resulta importante aclarar que la dimensión espacial no puede ser comprendida completamente, sin una visión de la variabilidad temporal, y los cambios a lo largo de estas dimensiones no son independientes.

Variables intrínsecas a los cuerpos de agua

Los factores ambientales pueden afectar de forma diferentes a las especies que habitan en un mismo lugar (Duellman & Trueb, 1986; Gottsberger & Gruber, 2004). Recientemente factores como la disponibilidad y temperatura

del agua fueron señalados como causantes de modificaciones en los patrones de actividad diaria y estacional de anuros (Wells, 2007; Hillman *et al.,* 2009, Akmentis *et al.,* 2014). Las bajas temperaturas del agua, imponen limitaciones fisiológicas debido a la reducción de la tasa metabólica de los anfibios anuros (Lillywhite, 1974; Oliveira *et al*., 2013; Ximénez & Tozetti, 2015). Esto podría explicar la baja actividad del ensamble en los meses más fríos (junio-julio-agosto), en los cuales solo vocalizó una especie, *H. pulchellus*. La mayor riqueza de especies en charcos temporales podría ser explicada también por la temperatura del agua, ya que existe una preferencia de las especies por estos sitios de menor profundidad, y que por lo tanto se calientan más rápido, lo cual favorece el metabolismo y disminuye el tiempo requerido para la metamorfosis (Heyer *et al*., 1975; Brady & Griffiths, 2000; Snodgrass *et al.,* 2000; Lane *et al*., 2004).

Diferentes especies parecen ser más sensibles que otras ante los cambios generados por el pH, e incluso entre diferentes estadios del desarrollo (Green & Peloquin, 2008). Estudios previos han demostrado que los valores extremos del pH ocasionan una alta mortalidad de anfibios (Pierce, 1985; Freda *et al*., 1986; Fominykh, 2008). En el presente estudio no se registraron valores extremos lo cual explica la ausencia de relación entre esta variable y la riqueza de especies. Sin embargo en uno de los muestreos de verano en el charco 3 con un pH=8.01, solo cantaron *H. pulchellus y D. sanborni*. Lo que puede ser explicado con lo demostrado por Burton *et al.,* (2009) y Lajmanovich *et al.*, (2010), quienes demostraron que las respuestas a los cambios de pH son especie-específicas.

En conclusión, se puede decir que, de las variables fisicoquímicas de los charcos de muestreo, la que tuvo mayor influencia sobre la actividad de vocalización de las especies del ensamble estudiado fue la temperatura del agua.

ANEXOS

FIGURAS

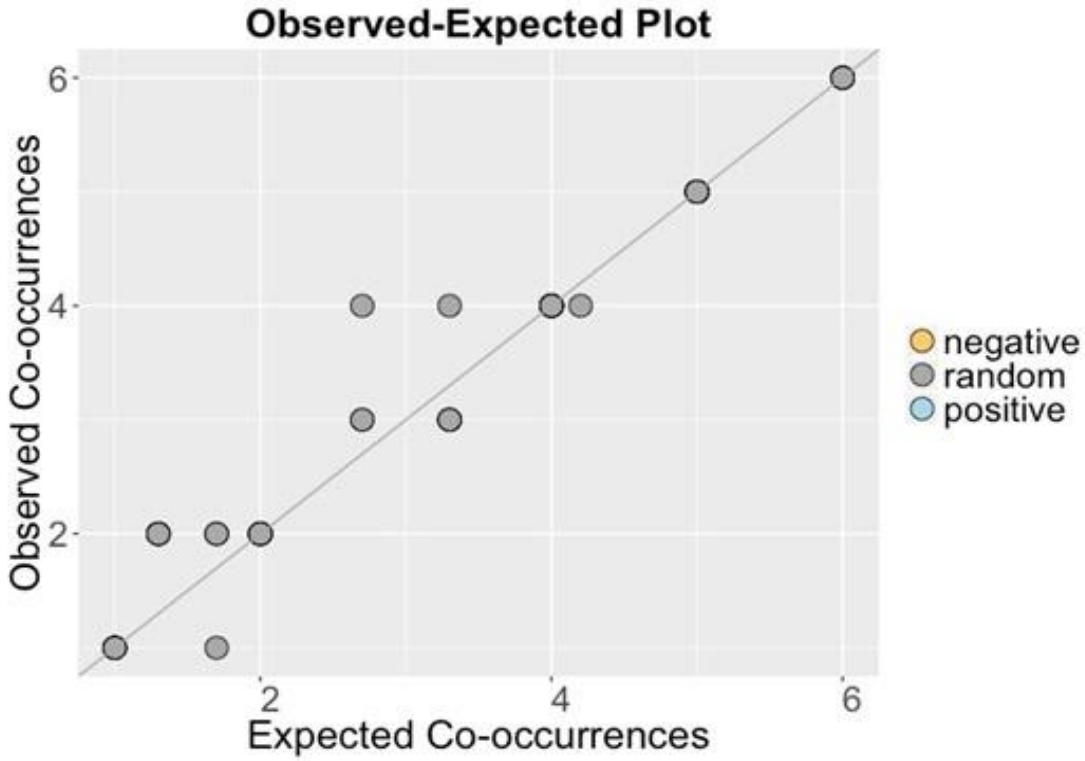


Figura 1: Representación de la co-ocurrencia de las especies del ensamble de anuros del Parque Natural Humedales del Santa Lucía donde se observa un patrón claramente aleatorio.

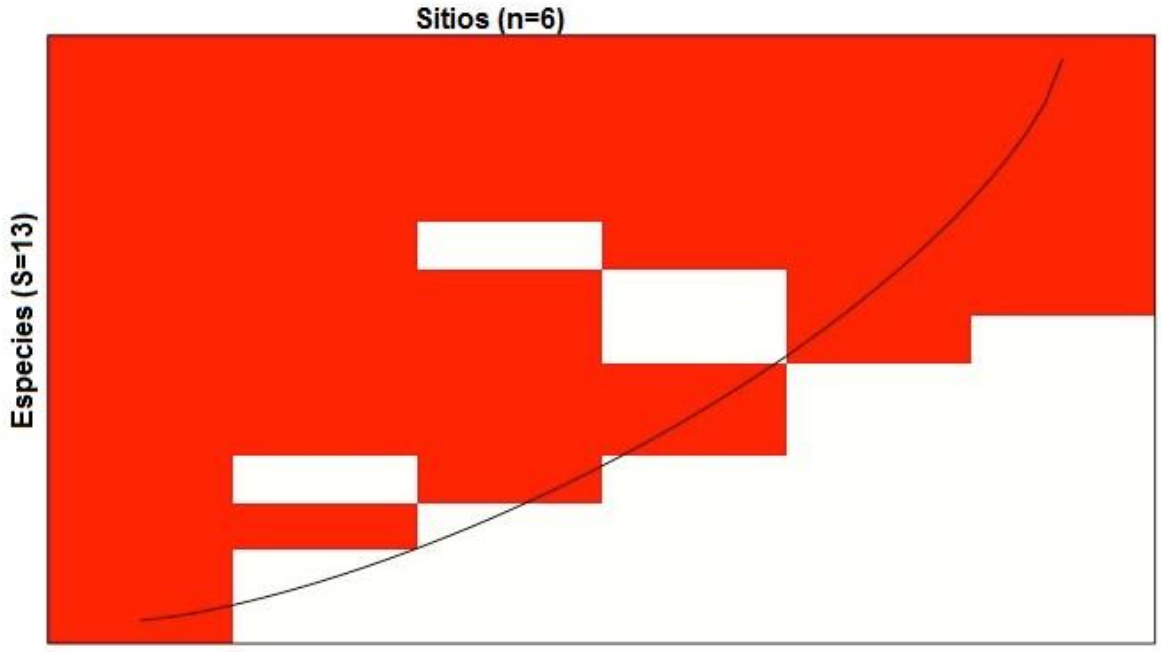


Figura 2: Representación del patrón de anidamiento significativo (T=5.2°; p≤0.05) del ensamble de anuros del Parque Natural Humedales del Santa Lucía. La isoclina separa lo que sería una matriz perfectamente anidada (con mayoría de presencias) de una no anidada.

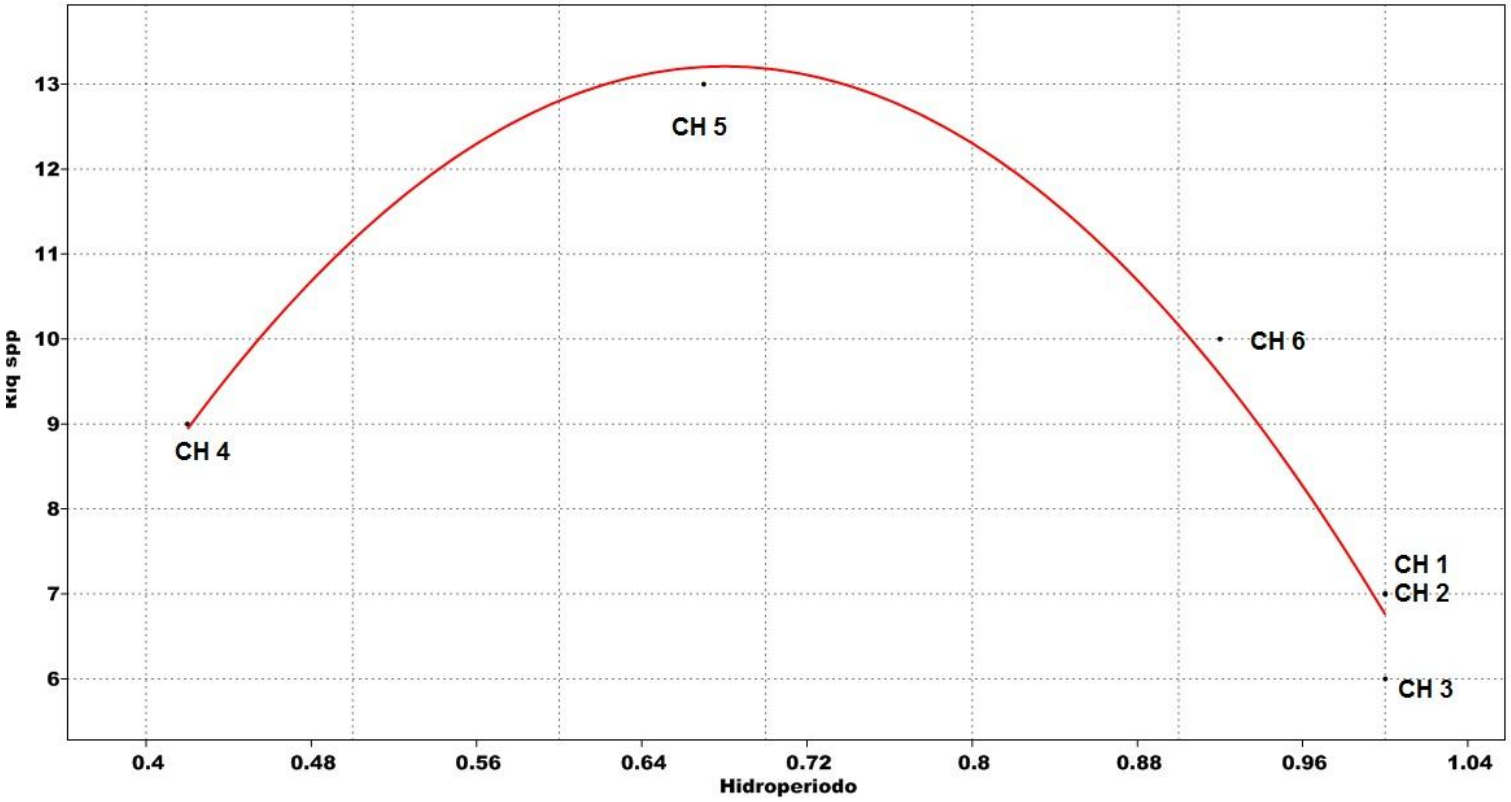


Figura 3: Relación unimodal entre riqueza de especies e hidroperíodo de los cuerpos de agua. Se observa una mayor riqueza de especies en charcos con hidroperíodo intermedio (r^2=0,97; p=0,004).

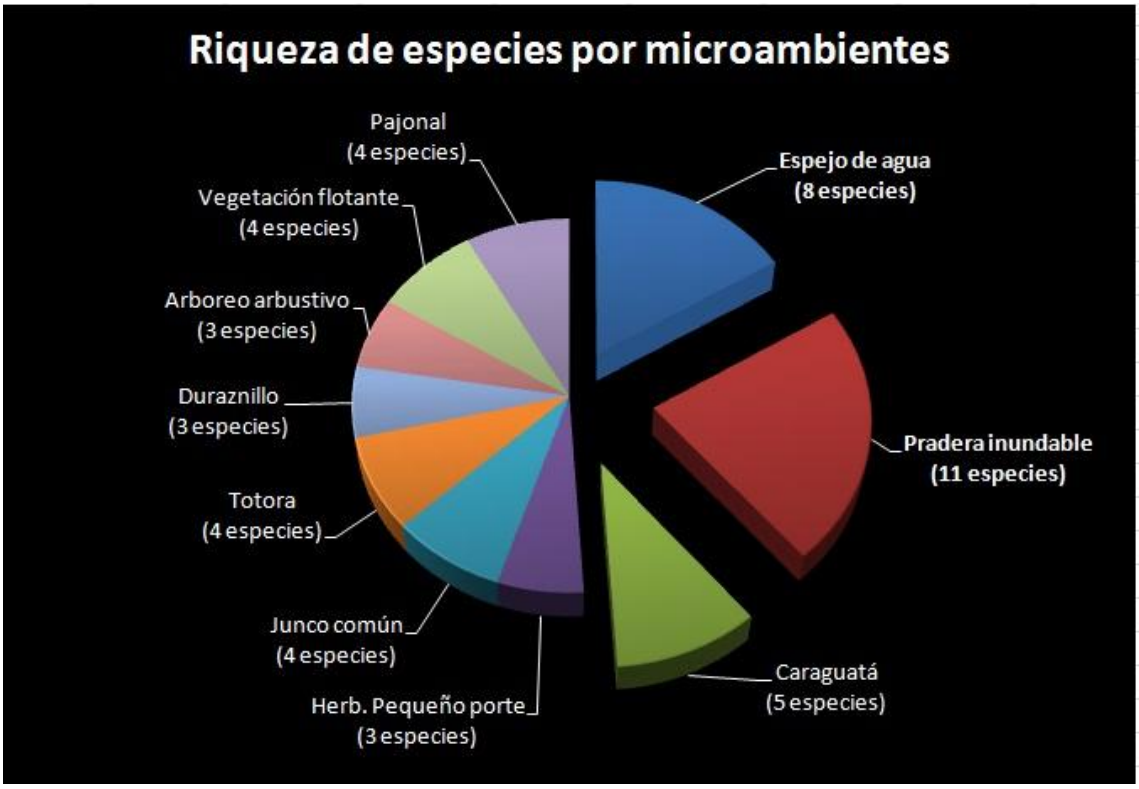


Figura 4: Ocupación a escala microespacial del ensamble de anuros del Parque Natural Humedales del Santa Lucía.

TABLAS

Tabla 1: Abundancia relativa máxima de cada especie por microambiente. EA: Espejo de agua, VF: Vegetación flotante (*Pistia sp*, *Lemna sp,* etc), HPP: Herbáceas de pequeño porte, PI: Pradera inundable, AR: Arbóreo/arbusivo, J:Junco común (*S. californicus*), T: Totora (*Typha sp*), D: Duraznillo (*Solanum sp*), C: Caraguatá (*Eryngium sp*), P: Pajonal (*Cortaderia selloana*). Total= número total de microambientes donde la especie fue registrada. Spp= Riqueza de especies por microambiente en cada charco

CDA	1					2								3						4				5								6								
Microambientes	EA	VF	HPP	AR	PI	EA	VF	HPP	T	P	AR	J	PI	EA	VF	HPP	T	P	D	EA	PI	C	HPP	EA	VF	HPP	C	P	D	AR	PI	EA	VF	HPP	C	P	J	D	PI	Total
R.arenarum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
R. aff. granulosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1
O. americanus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
D. sanborni	0	0	2	0	0	0	0	3	4	4	2	3	0	0	0	3	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	2	2	3	3	3	0	0	9
H. pulchellus	4	3	3	2	4	4	4	2	3	3	2	3	2	4	4	3	4	4	2	4	3	2	2	4	4	2	2	3	2	3	4	4	4	3	3	4	4	2	4	10
S. granulatus	3	2	0	2	4	0	0	0	0	2	2	0	2	3	2	3	4	4	3	0	0	2	2	4	3	0	3	0	0	3	3	3	3	3	3	4	4	2	4	10
S. squalirostris	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	4	3	0	0	0	2	3	0	0	2	3	0	0	0	0	3	4	3	0	3	0	0	0	3	4	0	2	3	5
Ph. gracilis	3	2	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	2
L. gracilis	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	3	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	4	4
L. latinasus	2	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	3	3
L. latrans	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	2	3
L. mystacinus	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1
E. bicolor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	2
spp	5	3	2	2	4	4	2	2	3	3	3	3	4	4	3	3	4	4	3	4	6	3	2	5	2	1	3	4	2	4	9	6	4	3	4	6	3	3	7	

Tabla 2: Tabla de correlaciones entre descriptores de la heterogeneidad ambiental. Los valores que quedan por debajo de la diagonal representan los coeficientes de correlación (r) entre las variables. Los valores superiores a la diagonal indican las probabilidades (p). Se consideran significativas cuando p≤0.05.

	Area	N° mic	Hidrop
Area		0.19117	0.69761
N° mic	0.61783		0.43836
Hidrop	0.20444	0.39497	

Tabla 3: Se indican los valores de los parámetros fisicoquímicos del agua en cada charco, en los que se presentaron la mayor cantidad de especies vocalizando en forma simultánea.

	pH del agua	Máx. de spp
CDA 1	6,47	5
CDA 2	6,35	6
CDA 3	7,2	4
CDA 4	7,48	6
CDA 5	7,08	11
CDA 6	seco	8

	temp del agua	Máx. de spp
CDA 1	24,8	5
CDA 2	25,1	6
CDA 3	20,6	4
CDA 4	20,1	6
CDA 5	24.3	11
CDA 6	seco	8

Tabla 4: Resultados de las regresiones simples entre la riqueza de especies (variable dependiente) y parámetros fisicoquímicos del agua en cada uno de los cuerpos de agua.

pH del agua	**r^2**	**p**	**Temp del agua**	**r^2**	**p**
CDA 1	0,0004	0,94	CDA 1	0,52	0,008
CDA 2	0,52	0,007	CDA 2	0,77	0,0001
CDA 3	0,03	0,57	CDA 3	0,54	0,006
CDA 4	0,25	0,09	CDA 4	0,36	0,03
CDA 5	0,004	0,83	CDA 5	0,38	0,03
CDA 6	0,007	0,79	CDA 6	0,39	0,029

Bibliografía

Achkar, M.; Domínguez, A. & Pesce, F. 2004. Diagnóstico Socioambiental Participativo en Uruguay. Programa Uruguay Sustentable. REDES-AT. Ed. Tomate Verde. Montevideo.

Akmentis, M.S.; Pereyra, L.C.; Sanabria, E.A.; Vaira, M. 2014. Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct-developing frog of subtropical Andean forest of Argentina. *Bioacustics*. 24 (1): 89-99.

Afonso, L.G. & Eterovick, P.C. 2007a. Microhabitat choice and differential use by anurans in forest streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 41: 13-16.

Afonso, L.G. & Eterovick, P.C. 2007b. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, 41: 949-963.

Altig, R. & McDiarmid. 1999. Development and morphology. *Tadpoles: The biology of anuran larvae*, 1: 24-51.

Arzabe, C.; de Carvalho, C.X. & Goes Costa, M.A. 1998. Anuran assemblages in CrastoForest ponds (Sergipe State, Brazil): comparative structure and calling activity patterns. *Herpetological Journal*, 8: 111-113.

Atmar, W. & Patterson, B.D. 1993. The measurement of order and disorder in distribution of species in fragmented habitat. *Oecología*, 96: 373-382.

Ávila, R.W. & Ferreira, V.L. 2004. Riqueza e densidade de vocalizações de anuros (Amphibia) em uma área urbana de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoología*, 21 (4): 887-892.

Bastazini, C. V., Munduruca, J. F. V., Rocha, P. L. B. & Napoli, M. F. 2007. Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. *Herpetologica*, 63: 459-471.

Bazzaz, F.A. 1975. Plants species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56: 485-488.

Bernarde P.A., dos Anjos L. 1999. Distribuição espacial e temporal da anurofauna no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia 12:127–140.

Bernarde, P.S., Kokubum, M.N.C., Machado, R.A. & dos Anjos, L. 1999. Uso de habitats naturais e antrópicos pelos anuros em uma localidade no Estado de Rondônia, Brasil (Amphibia: Anura). *Acta Amazonica*, 29: 555-562.

Bernarde, P.S. & Kokubum, M.N.C. 1999. Anurofauna do Município de Guararapes, Estado de São Paulo, Brasil (Amphibia, Anura). Acta Biologica Leopoldensia, 21: 89-97.

Bernarde P.S. & Machado, R.A. 2001. Riqueza de espécies, ambientes de reprodução e temporada de vocalização da anurofauna em Três Barras do Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). Cuadernos de Herpetologia 14(2):93–104.

Bertoluci, J. & Rodrigues, M.T. 2002. Utilizacão de hábitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenoce de anuros (Amphibia) da mata atlántica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoología*, 42 (11): 287-297.

Bionda, C.; Lajmanovich, R.; Salas, N.; Martino, A. & di Tada, I. 2013. Demografía poblacional de *Rhinella arenarum* (Anura:Bufonidae) en agroecosistemas de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 61 (3): 1389-1400.

Both, C.; Kaefer, I.; Santos, T.G. & Cechin, S.Z. 2008. An austral anuran assemblage in the neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History*, 42: 205-222.

Both, C.; Solé, M.; Santos, T.G. & Cechin, S.Z. 2009. The role of spatial and temporal descriptors of Neotropical tadpole communities in sothern Brazil. *Hydrobiología*, 624: 125-138.

Brady, L.D. & Griffiths, R.A. 2000. Developmental responces to pond dessication in tadpoles of the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *Bufo calamita, Rana temporaria*). *Journal of Zoology*, 252 (1): 61-69.

Burton, E.C.; Gray, M.J.; Schmutzer, A.C. & Miller, D.L. 2009. Differential responses of postmetamorphic amphibians to cattle grazing in wetlands. *Journal of Wildlife Management*, 73: 269-277.

Canavero, A.; Arim, M.; Brazeiro, A. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: the role of diversity and climate. *Austral Ecology*, 34: 741-750.

Cardoso, A.J.; Andrade, G. V. & Haddad, C.F.B. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biología*, 49: 241-249.

Carranza, A.; Arim, M.; Scarabino, F. & Defeo, O. 2010. Coexistence patterns of benthic gastropods on the Uruguayan self. *Oikos*, 119: 1312-1318.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199: 1302-1310.

Conte, C.E. & Machado, R.A. 2005. Riqueza de espécies y distribuicão espacial y temporal en comunidade de anuros (Amphibia: Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoología*, 22 (4): 940-948.

Defeo, O.; Horta, S.; Carranza, A.; Lercari, D.; de Álava, A.; Gómez, J.; Martínez, G.; Lozoya, J.P. & Celentano, E. 2009. Hacia un Manejo Ecosistémico de Pesquerías. Áreas Marinas Protegidas de Uruguay. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo, 122pp.

Diamond, M. 1975. Assembly of species communities. Pp 342-344. En: Ecology and Evolution of Communities (eds. M. L. Cody & J. M. Diamond). Belknap Press. Cambridge.

Dos Santos, M.B. 2016. A ação da hipótese do disturbio intermediário sobre a comunidade de anúros em campos úmidos costeiros no extremo sul do Brasil (Tesis de Doctorado). Universidad Federal de Santa María, Brasil.

Duarte, S.; Araujo, F.G.; Sales, A.; Bazzoli, N. 2007. Morphology of gonads, maturity and spawning season of *Loricariichthys spixii* in a subtropical reservoir. *Brazilian Archives of Biology and Technology,* 50 (1): 1019-1032.

Duellman, W.E. & Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. McGrew-Hill, USA.

Duellman, W.E. & Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. --- The John Hopkins. University Press. Baltimore.

Eterovick, P.C. & Sazima, I. 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia*, 21: 439-461.

Fominykh, A. S. 2008. An experimental study on the effect of alkaline water pH on the dynamics of amphibian larval development. *Russian Journal of Ecology,* 39 (2): 145-147.

Freda, J. 1986. The influence of acidic pond water on Amphibians- A Review. *Water Air and Soil Pollution*, 30:439-450.

Gascon, C. 1991. Population and community-level analysis species occurrences of Central Amazonia rainforest tadpoles. *Ecology*, 72: 1731- 1746.

Gotelli, N.J. & Mc.Cabe, D. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83: 2091- 2096.

Gottsberger, B. & Gruber, E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *Journal of Tropical Ecology*, 20: 271--280.

Green, L. & Peloquin, J.E. 2008. Acute toxicity of acidity in larvae and adults of four stream salamander species (Plethodontidae). *Environmental Toxicology and Chemistry,* 27 *(*11): 2361-2367.

Haddad, C. F. B. & C. P. A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3):207-217.

Heyer, W.R.; McDiarmid, R.W. & Weigmann, D.L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 7 (1): 100-111.

Hillman, S.S.; Withers, P.C.; Drewes, R.C.; Hillyard, S.D. 2009. Ecological and environmental physiology of amphibians. New York, NY: Oxford University Press.

Hodl, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian Floating Meadows. *Oecología*, 28: 351-363.

Intendencia Municipal de Montevideo. 2016. Disponible en: http://www.montevideo.gub.uy/ambiente/humedales.htm. Consultado el 10 de octubre de 2016.

Jobling, M. 1995. Environmental Biology of Fishes. Edit. Champan and Hall, London. 1ª Ediction. 455pp.

Lahlou, V. 1980. Epithelial transport in the lower vertebrates. Edit. Cambridge University Press. 1ª Ediction. 366pp.

Lajmanovich, R.C.; Peltzer, P.M.; Junges, C.M.; Attademo, A.M.; Sánchez, L.C. & Bassó, A. 2010. Activity levels of B-esterases in the tadpoles of 11 species of frogs in the middle Paraná River flood plain: Implication for ecological risk assessment of soybean crops. *Ecotoxicology and Environmental Safety,* 73: 1517-1524.

Lane, S.J. & Mahoney, M.J. 2004. Larval anurans with synchronous and asynchronous development periods: contrasting responses to water

reduction and predator presence. 2004. *Journal of Animal Ecology*, 71 (1): 780-792.

Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28: 23-39.

Lillywhite, H.B. 1974. How frogs regulate their body temperature. *Environmental Southwest*, 465 (1):3-6.

López, J.A.; Scarabotti, P.A. & Ghirardi, R. 2011. Seasonal patterns of abundance and recruitment in an amphibian assemblage from the Paraná river floodplain. *Interciencia*, 36 (7): 539-545.

Moreira, L.F.B; Machado, I.F; García, T.V & Maltchick, L. 2010. Factors influencing anuran distribution in coastal dune wetlands in southern Brazil. *Journal of Natural History*, 44: 1493-1507.

Morey, S.R & Reznick, D.N. 2000. A comparative analysis of plasticity in larval development in three species of spadefoot toads. *Ecology*, 81: 1736-1749.

Morey, S.R & Reznick, D.N. 2004. The relationship between habitat permanence and larval development in California spadefoot toads: Field and laboratory comparison of developmental plasticity. *Oikos*, 104 (1): 172-190.

Oliveira, M.C.; Santos, M.N.; Loebmann, D. & Tozetti, A.M. 2013. Diversity and associations between coastal habitats and anurans in southernmost Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85 (1): 575-582.

Parris, K.M. & McCarthy, M.A. 1999. What influences the structure of frogs assemblages at forest streams? *Australian Journal of Ecology*, 24: 495-502.

Pierce, B. A. 1985. Acid tolerance in amphibians. *BioScience,* 35 (4): 239-243.

Pombal, J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permenente na serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57: 583-594.

R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rau, J.R.; Gantz, A.; Sade, S. & Orellana, J.I. 2015. Nested patterns of raptorial birds in forest fragments of southern Chile*. Boletín chileno de Ornitología*, 21 (2): 76-82.

Ritcher-Boix, A.; Llorente, G.A. & Montori, A. 2006. A comparative analysis of the adaptative developmental hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. *Evolutionary Ecology research*, 8 (1): 1139-1154.

Rossa-Feres, D. D. C. & Jim, J. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. --- *Revista Brasileira de Zoologia*, 18: 439-454.

Santos, T.G.D.; Rossa-Feres, D.D.C. & Casatti, L. 2007. Diversidade e distribução espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia. Série Zoología*, 97 (1): 37-49.

Sheil, D. & Burslem, D.F. 2013. Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to fox. *Trends in Ecology and Evolution*, 28 (1): 571-572.

Snodgrass, J.W.; Komoroski, M.J.; Bryan Jr, A.L. & Burger, J. 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and Amphibian species richness: Implications for wetlands regulations. *Conservation Biology*, 14 (2): 414-419.

Stone, L. & Roberts, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*. 85: 74-79.

Stuart, S.; Hoffmann, M; Chanson, J; Cox, N; Berridge, R; Ramani, P & Young, B (eds.). 2008. Threatened amphibians of the world. Lynx Editions, Barcelona; IUCN, Gland & Conservation International, Arlington. Xv + 758 pp.

Tews, J.; Brose, U.; Grimm, V.; Tielborger, K.; Wichmann, M.C.; Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31:79-92.

Toledo, L.F.; Zina, J. & Haddad, C.F.B. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de anfíbios anuros do Município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment*, 3: 136-149.

Ulrich, W. 2006. Cooc – a FORTRAN program for species co-occurrence analysis. URL: www.uni.torun.pl/~ulrichw. Visitada el 20 de Noviembre de 2016.

Ulrich, W. & Gotelli, N.J. 2007. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos,* 116: 2053-2061.

Ulrich, W.; Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118: 3-17.

Vasconcelos,T.S.; Santos,T.G.; Rossa-Feres,D.C & Haddad,C.B.F. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southestern Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 87: 699-707.

Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeek, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 33: 475-505.

Wellborn, G.A. ; Skelly, D.K. & Werner, E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Sistematics*, 27: 337- 363.

Wells, K.D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behavior*, 25: 666 - 693.

Wells, K.W.; Schwartz, J.J. 2007. The behavioral ecology of anuran communication. En: Narins, P.M, Feng, A.S, Fay, R.R, Popper, A,N. Hearing and sound communication in amphibians. New York, NY; Springer.

Ximenez, S.S. & Tozetti, A.M. 2015. Seasonality in anuran activity and calling season in a Brazilian subtemperate wetland. *Zoological Studies*, 1: 54-47.

Zimmerman, B.L. & Simberloff, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *Journal of Biogeography*, 23: 27-46.

Perspectivas:

Este estudio constituye una herramienta fundamental que puede servir como línea de base para establecer prioridades de conservación a largo plazo que tengan en cuenta al ensamble de anfibios anuros del Área Protegida con Recursos Manejados Humedales del Santa Lucía.

Por lo tanto se detallan a continuación algunas perspectivas que podrían dar continuidad a esta investigación:

1) Sería interesante ampliar el área de muestreo para que futuras investigaciones contemplen una mayor proporción del área protegida total teniendo en cuenta a los Departamentos de Canelones y San José.
2) En cuanto a los descriptores de la heterogeneidad ambiental, vale la pena, incorporar la profundidad de los cuerpos de agua (CDA) como posible determinante de la estructura de los ensambles de anfibios anuros, ya que es un factor que quizá sea importante para las especies que oviponen directamente en el agua. En este contexto, podrían incorporarse otros descriptores como el porcentaje de vegetación dentro del cuerpo de agua (CDA). De esta forma se podría determinar con mayor precisión si es el hidroperíodo el descriptor con mayor incidencia sobre los patrones espaciales de actividad del ensamble o si existe otro descriptor que moldea en mayor medida estos patrones.
3) En este trabajo se tomaron las vocalizaciones como indicio de actividad reproductiva de las distintas especies del ensamble del Parque Natural Humedales del Santa Lucía. Sería interesante

establecer a futuro un sistema de muestreo de larvas, amplexos, puestas y nidos, ya que éstas son herramientas más fiables para determinar con mayor precisión el período reproductivo de las distintas especies.

4) En cuanto a las variables abióticas tomadas para determinar su influencia en los patrones de vocalización del ensamble, sería relevante incorporar la salinidad como posible variable explicativa por tratarse de un ambiente salobre. Así mismo, reforzar la realización de trabajos que apunten a determinar el efecto del pH sobre los patrones de vocalización de las especies.
5) Sería fundamental la realización de monitoreos en los charcos del área protegida para detectar la posible aparición de *Xenopus laevis* (rana de uñas), ya que se constató la venta de ejemplares de esta especie exótica en la veterinaria del Pueblo Santiago Vázquez, lindero a varios cuerpos de agua dentro del área protegida.
6) Por lo mencionado en el punto anterior, se sugiere realizar monitoreos de quitridiomicosis en los charcos donde se llevó a cabo este estudio, así como también en el resto del área protegida, teniendo en cuenta a los Departamentos de Canelones y San José.