



Facultad de Ciencias
Universidad de la República



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**PATRÓN ANUAL DE
REPRODUCCIÓN EN UNA
POBLACIÓN DE *Pseudis minuta*
(ANURA, HYLIDAE) DEL NORTE
DE URUGUAY**

Ignacio Lombardo Henon

Orientador: Dr. Raúl Maneyro.

Co-orientador: MSc. Inés da Rosa.

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados.

Tribunal

Melitta Meneghel

Raúl Maneyro

Bettina Tassino

Abril 2011

RESUMEN

En el presente estudio se describe el patrón reproductivo de los machos en una población de *Pseudis minuta* al norte del Uruguay. Se trata de una especie de mediano tamaño, perteneciente a la familia Hylidae, con hábitos exclusivamente acuáticos, que vive en ambientes lénticos en todo el Uruguay. Se realizaron tres muestreos mensuales de enero de 2006 a diciembre del mismo año en el departamento de Rivera, cubriendo entre las 19:00 y las 00:00 horas. Se midió el largo hocico-cloaca (LHC en mm) y pesó (g) a cada macho de los que se encontraban vocalizando, cuantificando su abundancia. Con los datos de LHC y peso se calculó el índice de condición corporal (BCI) para estimar el estado energético de los individuos. Las variables abióticas fueron proporcionadas por la Estación Meteorológica local. Se registró actividad de vocalización en todos los meses del año exceptuando mayo, junio y julio. Los datos de abundancia se ajustaron al modelo sinusoidal con un elevado valor explicativo ($R^2=0.59$; $p<0.05$) y se relacionaron significativamente con la temperatura media mensual ($R^2=0.47$; $p<0.05$), pero no con las precipitaciones ($R^2=0.01$; $p=0.80$). Se observó una variación mensual en el LHC, el que también se relacionó lineal y significativamente con la temperatura media mensual ($R^2=0.65$; $p<0.05$), pero no con las precipitaciones mensuales ($R^2=0.02$; $p=0.76$). En cuanto al BCI, aquellos individuos que comenzaron a cantar después del período de inactividad presentaron los valores más altos. El BCI no se correlacionó con la actividad de vocalización ($R_{\text{Spearman}} = -0.142$, $p = 0.7$). Se observaron machos de mayor tamaño y con un mejor estado energético al comienzo del período reproductivo, cuando las temperaturas no parecerían ser óptimas para la reproducción. Esto sugiere beneficios para aquellos machos que pueden vocalizar al comienzo del período reproductivo.

INTRODUCCIÓN

Los anuros se encuentran entre los vertebrados más sensibles a los cambios ambientales (Prado *et al.*, 2005; Reading, 2007). Son organismos poiquiloterms, ya que su temperatura corporal es variable. Además son ectoterms, debido a que dependen de la energía externa para mantener o elevar su temperatura corporal, por poseer bajas tasas metabólicas (producción de calor) y un pobre aislamiento térmico (McNab, 2002). La piel de estos animales es muy permeable al agua (Tracy & Christian, 2005), lo que facilita el intercambio gaseoso, pero genera una evidente pérdida de calor corporal por evaporación (Hutchison & Dupré, 1992). La evaporación de agua, especialmente en condiciones de baja humedad y viento, provoca el descenso de la temperatura corporal, inclusive cuando el organismo se encuentra expuesto directamente a la radiación solar (Hutchison & Dupré, 1992). La condición ectoterma de los anfibios provoca que todas sus actividades (ej. reproducción, crecimiento, locomoción) dependan de la temperatura externa. La actividad reproductiva es afectada además por las precipitaciones, ya que estos organismos presentan una fuerte dependencia del medio acuático determinada por las características de su huevo anamniota, y la condición acuática de sus larvas (Duellman & Trueb, 1994). Estas etapas de desarrollo son las de mayor vulnerabilidad a la desecación (Prado *et al.*, 2005).

En regiones templadas, los factores abióticos de mayor incidencia sobre la estacionalidad reproductiva y en consecuencia de la actividad de vocalización de los anuros, son la temperatura y la precipitación, a diferencia de lo que ocurre en las regiones tropicales y subtropicales, donde las precipitaciones son la causa de estacionalidad y por

tanto el factor determinante de esta conducta (Duellman & Trueb, 1994; da Silva & Rossa-Feres, 2010). El fotoperíodo también actúa como señal ambiental, influyendo sobre la estivación, la espermatogénesis y las vocalizaciones de los anfibios (Both *et al.*, 2008; Canavero & Arim, 2009). Existen también factores intrínsecos (ciclos fisiológicos estacionales de los organismos, como los niveles hormonales) que influyen sobre los patrones de actividad, por tanto es esperable que la actividad reproductiva responda a ambos factores, intrínsecos y extrínsecos (Canavero *et al.*, 2008). Sin embargo, similares condiciones ambientales producen diferentes respuestas dependiendo de cada especie y mayormente de la estrategia reproductiva que empleen.

Wells (1977) propone dos tipos básicos de estrategias reproductivas para los anuros, las cuales están relacionadas de diferente manera con los factores abióticos (Ossen & Wassersug, 2002). Por un lado, la reproducción explosiva es aquella en la que el período reproductivo abarca pocas semanas o incluso pocos días (Wells, 1977). Debido al corto tiempo destinado para la reproducción, machos y hembras arriban juntos al cuerpo de agua, provocando agregaciones que suelen ser muy densas (Wells, 1977). Con frecuencia, son los charcos temporales generados tras las lluvias los escogidos por muchas especies para la actividad, haciendo en estos casos que las precipitaciones sean el principal factor de respuesta. El éxito de los machos dependerá en gran medida de la capacidad para localizar hembras (búsqueda activa) y, una vez formada la pareja, que ésta no se disuelva hasta que los huevos sean depositados (Eggert & Guyétant, 2003). Por otro lado, las especies con reproducción prolongada presentan un período reproductivo que se extiende por más tiempo, exhibiendo asincronía en la llegada al cuerpo de agua por parte

de las hembras. Los machos las atraen a su sitio de llamado mediante vocalizaciones (Gallardo, 1975; Wells, 1977) y defienden su territorio de otros machos rivales a través de vocalizaciones agonísticas y/o luchas físicas (Zank, 2005). La elección que realiza la hembra entre las potenciales parejas es un factor determinante en el éxito reproductivo de los machos. Una vez comenzado el período reproductivo, la actividad de canto responderá a una mayor cantidad de variables que en la modalidad explosiva, debido al mayor tiempo que ocupa la actividad reproductiva (Ossen & Wassersug, 2002; da Rosa, 2008). Por tanto, la actividad de las especies con reproducción prolongada podría verse afectada por más de una variable abiótica, en tanto que el éxito de un macho en particular dependerá de múltiples factores como los patrones temporales de arribo de hembras, el número, el tamaño y la edad de otros machos, el tiempo de permanencia en el coro y en el sitio de reproducción (Dyson *et al.*, 1998; Morrison *et al.*, 2001; Eggert & Guyétant, 2003; Hettyey *et al.*, 2009).

El tamaño corporal suele ser reflejo de fortaleza y experiencia en los anfibios (Wogel *et al.*, 2002), siendo en muchas ocasiones los machos de mayor tamaño los elegidos por las hembras, por su capacidad para obtener y defender un territorio (Malthis, 1990a; Malthis, 1990b; Rossa-Feres *et al.*, 1999; Zank, 2005). Estas diferencias en tamaño pueden afectar el comportamiento de los individuos y generar tácticas alternativas a las vocalizaciones (ej. satélite), como las registradas en algunas especies (*Bufo woodhousii*, *Bufo cognatus*), exhibida por los machos más pequeños del coro (Leary *et al.*, 2004). Además de las ventajas que el tamaño confiere en las interacciones directas, es muy relevante en relación con los aspectos energéticos (Dyson *et al.*, 1998;

Eggert & Guyétant, 2003). Por un lado, los animales de menor tamaño corporal presentan tasas metabólicas específicas proporcionalmente mayores, lo que provoca la pérdida de reservas (energía) más rápido y por lo tanto menor capacidad de sostener actividad durante períodos prolongados. Por otro lado, la actividad de vocalización (canto) es sumamente costosa (Halliday & Verrell, 1986; Leary *et al.*, 2004; Hauselberger & Alford, 2005) siendo entonces la participación en el coro una decisión compleja para los machos más pequeños (Eggert & Guyétant, 2003; Leary *et al.*, 2004). Estos costos y restricciones pueden ser determinantes en el caso de las especies de reproducción prolongada, donde existen evidencias de que el mayor tiempo vocalizando en el coro incrementa las posibilidades de obtener pareja (Wogel *et al.*, 2002). Además, en las especies de reproducción prolongada, los costos asociados a la actividad reproductiva misma se encuentran enmarcados en la variación de las condiciones ambientales, que como ya fue mencionado, afectan directamente la actividad de estos animales (Ossen & Wassersug, 2002; da Rosa, 2008). Las condiciones ambientales (ej. temperatura) en algunas épocas del año (otoño, invierno) pueden ser restrictivas para los individuos que se encuentren en peor condición corporal o para los animales más pequeños, pero no para los de mayor tamaño, ya que pueden enfrentar con mayores posibilidades las exigencias energéticas de la actividad reproductiva (Eggert & Guyétant, 2003). En este sentido, a nivel geográfico, las condiciones ambientales afectan la distribución de tamaños en los anuros de tal manera que, los animales de mayor tamaño se distribuyen en las regiones de mayor latitud, donde las temperaturas son más bajas (Morrison & Hero 2003) y por lo tanto, energéticamente desventajosas.

Dentro de la subfamilia Hylinae, el género *Pseudis* está compuesta por nueve especies exclusivamente acuáticas (Frost, 2011), que se extienden en América del Sur al este de los Andes desde Venezuela hasta el noreste de Argentina y Uruguay (Kwet & Di-Bernardo, 1999; Zank, 2005). *Pseudis minuta* presenta una amplia distribución (Klappenbach, 1985; Núñez *et al.*, 2004) y una buena representación en todo el país (Maneyro & Langone, 2001). Usualmente vive en ambientes lénticos, en lagunas permanentes o temporales con vegetación flotante, utilizada muchas veces por los machos como plataformas desde donde emiten sus vocalizaciones. Como adaptación a la vida acuática los individuos de esta especie poseen membranas interdigitales bien desarrolladas en los miembros posteriores y los ojos dispuestos en la región dorsal de la cabeza (Achaval & Olmos, 2007; Melchiors *et al.*, 2004). Presentan un patrón reproductivo prolongado, concentrado en los meses cálidos (Langone, 1995; Melchiors *et al.*, 2004) y el modo reproductivo más generalizado y basal entre los anuros (Duellman & Trueb, 1994; Basso, 1990), en el que los huevos se depositan y desarrollan en ambientes lénticos (Crump, 1974). En el sur de Brasil los individuos de esta especie presentan espermatozoides y óvulos maduros en los meses más fríos, cuando las vocalizaciones son poco frecuentes y no se registran amplexos ni larvas. Esto significa que la especie tiene la potencialidad de reproducirse en cualquier estación del año, pudiendo exhibir un patrón continuo de reproducción, que se ve condicionado por factores extrínsecos (Melchiors *et al.*, 2004).

OBJETIVO

Describir el patrón anual de reproducción en una población de *Pseudis minuta* y su correlación con los factores abióticos.

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1- Describir el patrón temporal de la actividad de vocalización en machos de una población de *P. minuta* durante un ciclo anual.
- 2- Asociar el nivel poblacional de actividad de canto (abundancia) con los factores abióticos.
- 3- Describir el patrón de distribución del tamaño corporal de los individuos que vocalizan durante el período de estudio y asociarlo con los factores abióticos.
- 4- Determinar el índice de condición corporal de los machos vocalizantes durante el período de estudio y correlacionarlo con el patrón de actividad de canto.

HIPÓTESIS: “Por tratarse de una especie con reproducción prolongada, la actividad de vocalización en *Pseudis minuta* estará relacionada con los factores abióticos y con el estado energético de los individuos. Debido a esto, el tamaño corporal de los machos que forman parte del coro deberá variar estacionalmente”

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio está situada en el “Campo del Abasto Municipal” (30°52’20’’S 55°36’00’’W), en el departamento de Rivera, aproximadamente a seis kilómetros de la capital departamental, lindando al noroeste con el Parque Municipal Gran Bretaña. El área incluye tres ambientes bien diferenciados: un grupo de cuerpos de agua lénticos permanentes, un grupo de cuerpos de agua lénticos estacionales y un arroyo (lótico). El trabajo de campo se realizó en los charcos lénticos permanentes. El régimen hídrico del lugar opera directamente sobre los tres ambientes y provoca aumento o disminución del volumen de agua en el cuerpo de agua permanente, el que no llega a secarse por completo. Este ambiente presenta en su interior un islote con vegetación arbustiva dominado por especies deciduas e hidrófilas, con vegetación marginal constituida por gramíneas y arbustos, con zonas de pradera inundable.

Metodología

Se realizaron tres muestreos mensuales entre enero y diciembre de 2006, cubriendo desde las 19:00 hasta las 00:00 horas (un muestreo – un día). Se colectaron manualmente en el interior de los cuerpos de agua ejemplares machos adultos que se encontraban vocalizando. Una vez capturados se midió el largo hocico-cloaca (LHC en mm) y se tomó el peso (g). Las variables abióticas temperatura y precipitación (Fig. 1) fueron obtenidas de la Estación Meteorológica local, ubicada a cinco kilómetros del área de estudio (Estación Meteorológica de Rivera, Dirección Nacional de Meteorología).

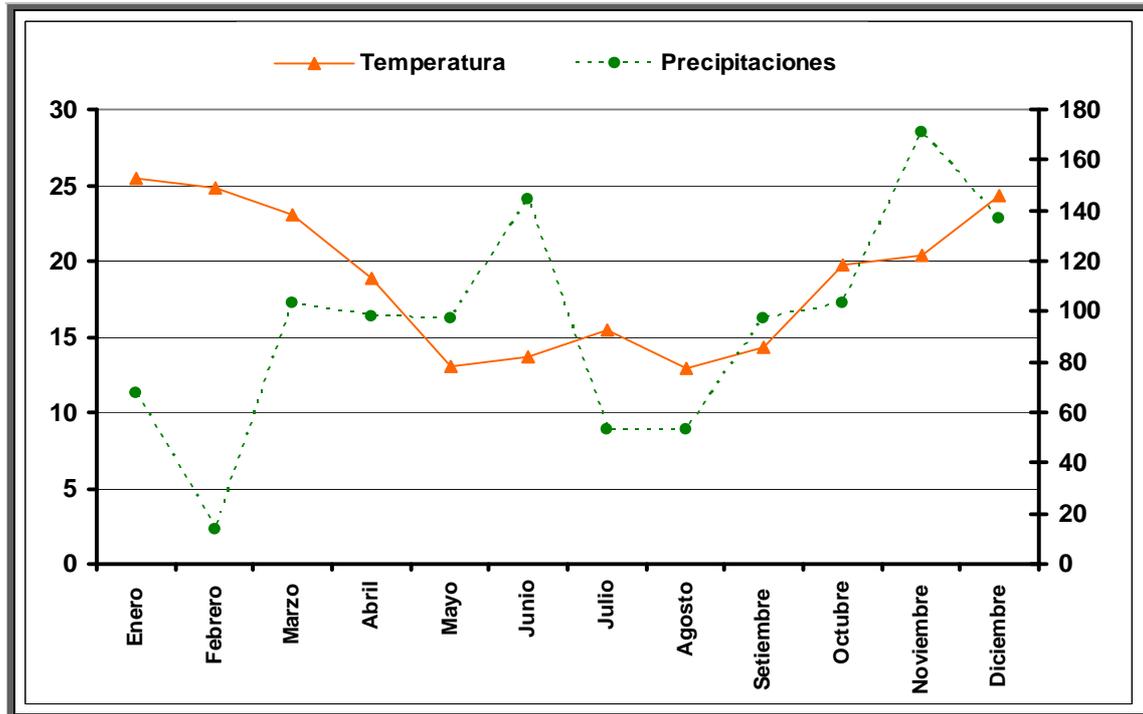


Figura 1: Temperatura media mensual (°C) y precipitación mensual acumulada (mm) durante el año de estudio (2006).

Actividad de canto

La abundancia de la especie se estimó a través del número de machos que se encontraban vocalizando (Bridges & Dorcas, 2000). La categorización de la abundancia se realizó de la siguiente manera (Moulton *et al.*, 1996; Canavero *et al.*, 2008):

- 0** - No se escuchan vocalizaciones.
- 1** - Ocasional: vocaliza un solo individuo.
- 2** - Raro: vocalizan dos o tres individuos.
- 3** - Abundante: vocalizan más de tres individuos y es posible distinguir el número de ejemplares.
- 4** - Coro: vocalizan más de tres individuos, pero no es posible precisar su número.

Para obtener un valor comparable y para que los valores extremos estén representados lo mejor posible, se calculó la mediana de los valores diarios de abundancia para cada mes.

Índice de Condición Corporal

El índice de condición corporal (BCI) se determinó analizando los residuos en cada mes, de un análisis de regresión del \log_{10} del peso contra el \log_{10} del LHC de los machos que se encontraban vocalizando, para obtener un valor medio mensual comparable (Reading, 2007). Los valores positivos representan meses en que la condición corporal promedio de los machos fue superior a la media y viceversa. Los meses en los cuales los valores de BCI sean positivos sugieren que, en promedio, los machos presentan un “buen estado energético”.

Análisis de los datos

Se utilizó el modelo sinusoidal para describir la actividad anual a través de la abundancia estimada por cantos (da Rosa, 2008). Este modelo fue desarrollado por Canavero *et al.*, (2008) para describir la actividad estacional de cantos en un ensamble de anuros según la ecuación: $y = a + b \cdot \sin(2\pi \cdot (c + x)/12)$, donde y = abundancia relativa y x = meses del año. Se utilizaron análisis de regresión lineal y no lineal para relacionar las distintas variables. Se aplicó el test de Kruskal-Wallis (H) para comparar el tamaño corporal (LHC) de los machos entre los meses del muestreo.

Para detectar la asociación entre el BCI y la actividad de canto se calculó el coeficiente de correlación de Spearman.

RESULTADOS

Abundancia estimada por cantos

Durante el período de estudio la actividad de vocalización fue registrada en nueve de los doce meses, de enero a abril (primera mitad del año) y de agosto a diciembre (segunda mitad del año), abarcando todas las estaciones. En los meses mayo, junio y julio (final del otoño y principio del invierno) no se registraron eventos de vocalización asociados a la actividad reproductiva (período de inactividad). En los meses de enero, octubre, noviembre y diciembre fue registrada la máxima abundancia (Fig. 2). Los datos de abundancia se ajustaron al modelo sinusoidal con un elevado valor explicativo ($R^2=0.59$; $p<0.05$) (Fig. 3) y se relacionaron significativamente con la temperatura media mensual ($R^2=0.47$; $p<0.05$) pero no con las precipitaciones ($R^2=0.01$; $p=0.80$).

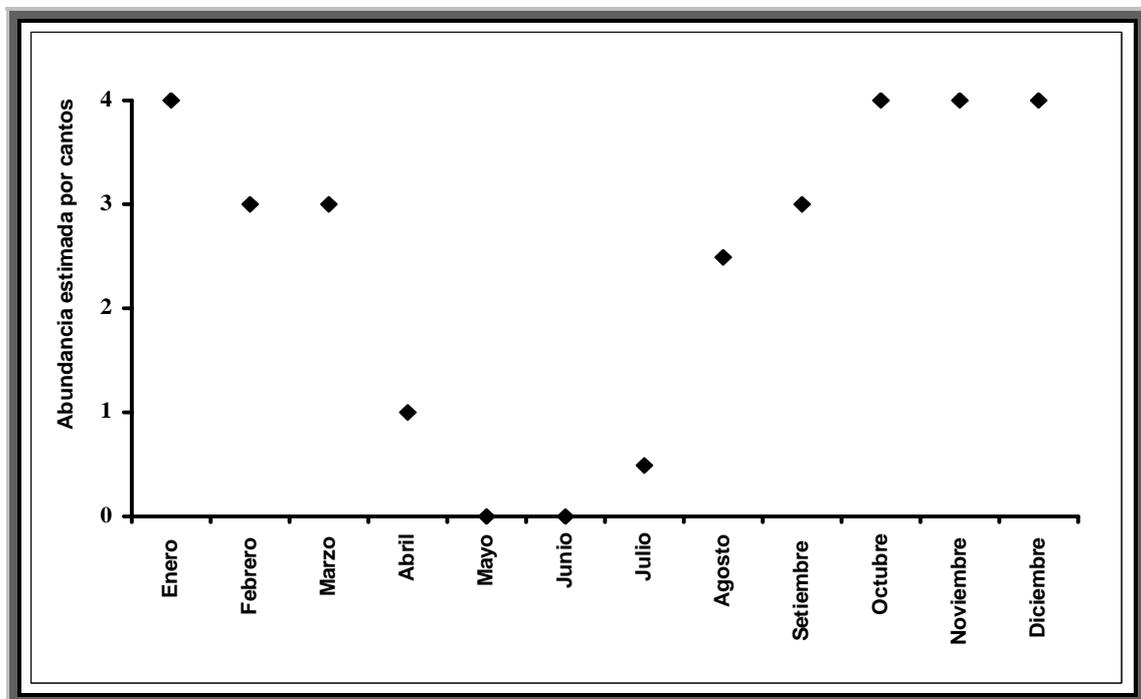


Figura 2: Abundancia mensual (mediana) de machos vocalizando.

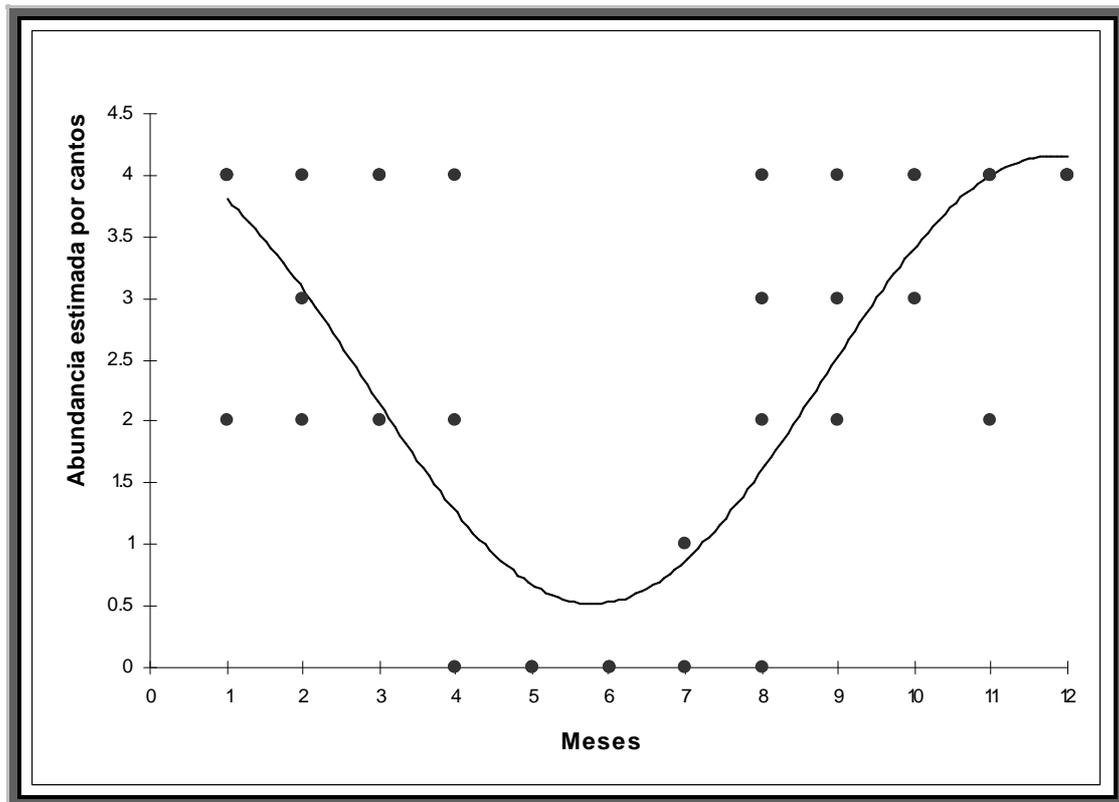


Figura 3: Ajuste del modelo sinusoidal para la descripción de la abundancia anual, desde enero a diciembre de 2006 en el campo Municipal del Abasto, Rivera-Uruguay.

Tamaño corporal (longitud hocico-cloaca)

El tamaño corporal en el total de los machos adultos ($n=175$), exhibió un rango entre 21.10 y 38.00 mm en longitud hocico-cloaca (LHC). Se observó una variación mensual en el LHC (Fig. 4), donde los individuos de los tres meses siguientes al período de inactividad reproductiva (agosto, setiembre y octubre) mostraron una media de LHC superior y significativamente diferente ($H=86.11$; $p<0.05$) que los individuos de los restantes meses. En lo que respecta a las LHC máximas y mínimas, se observó la presencia de animales de mayor tamaño en la segunda mitad del año y la incorporación al coro de animales pequeños en los meses noviembre y diciembre (Figura 5). La

disminución en el tamaño de los machos en estos meses fue causada principalmente por el arribo de machos más pequeños y en menor medida por la desaparición de las clases de mayor tamaño. Estos últimos estuvieron comprendidos entre los 20-25 mm, al igual que los más pequeños de los meses previos al período de inactividad. Por otra parte, los más pequeños de los tres meses consecutivos al período de inactividad estuvieron comprendidos entre 25 y 30 mm, coincidiendo con el rango de todos los individuos de mayor tamaño de la primera mitad del año (Figura 5).

Se encontró una relación lineal y significativa entre la LHC y la temperatura media mensual ($R^2=0.65$; $p<0.05$), pero no con las precipitaciones mensuales ($R^2=0.02$; $p=0.76$).

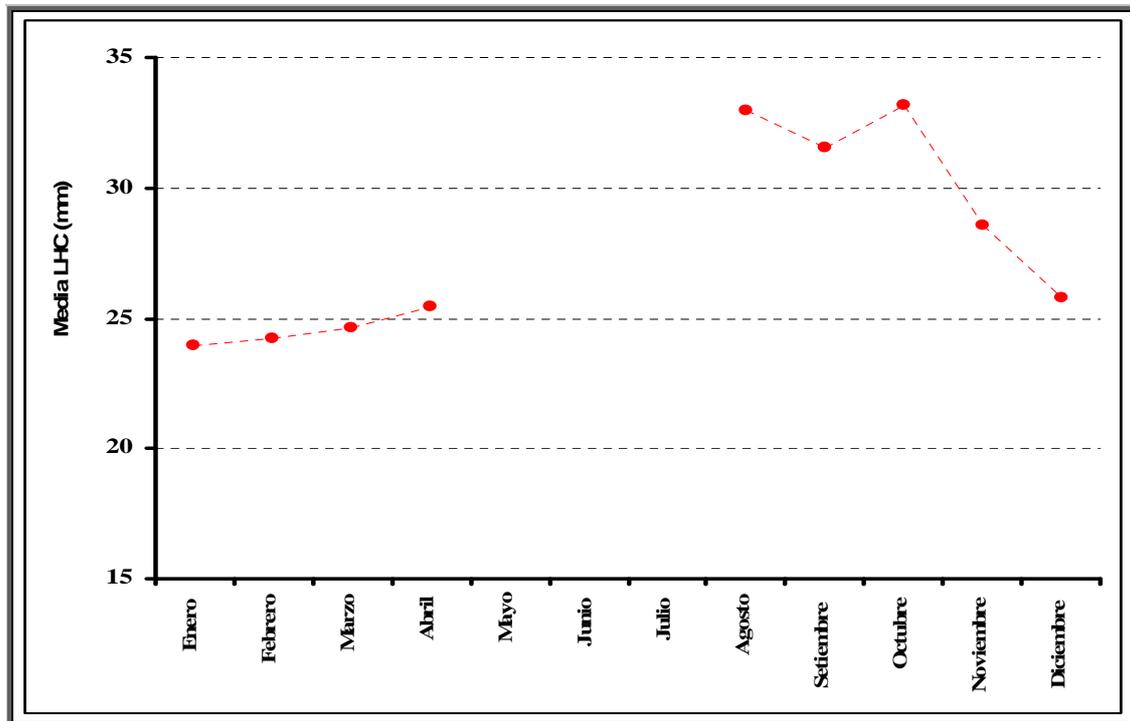


Figura 4: Variación mensual en la longitud hocico-cloaca (LHC).

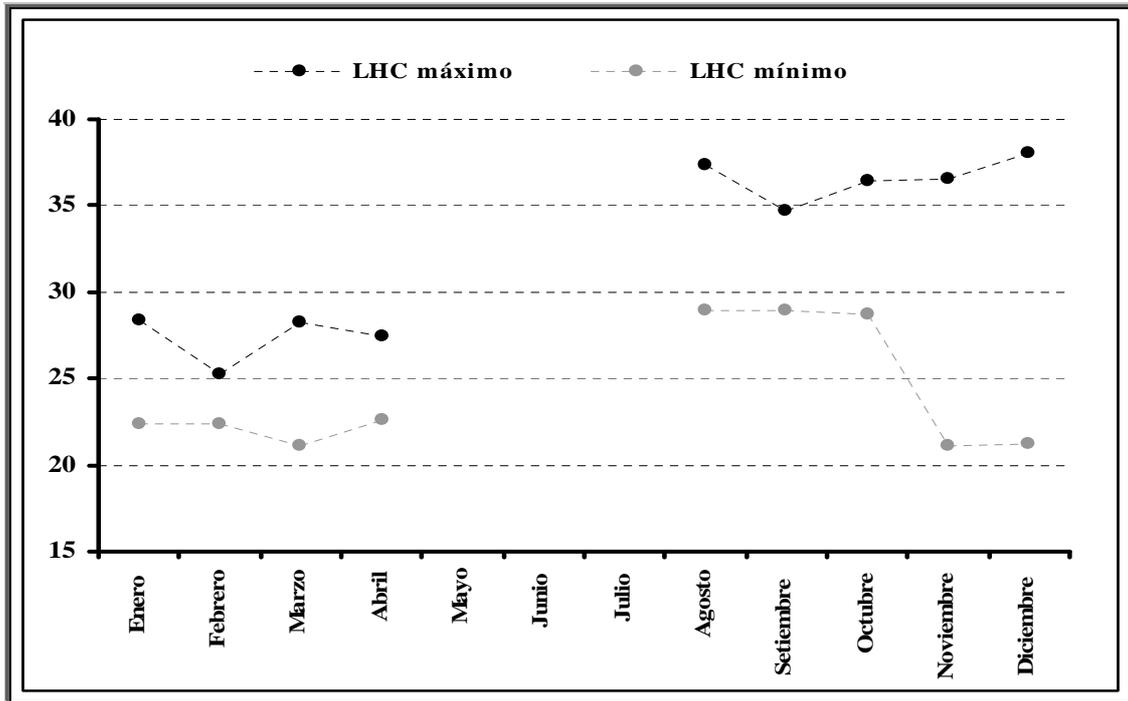


Figura 5: Rango de variación mensual de las longitudes hocico-cloaca máximo y mínimo (LHC máximo y LHC mínimo en mm).

Índice de condición corporal (BCI)

Durante los tres primeros meses del año los individuos mostraron un BCI por debajo, pero cercano, a cero (media anual), que cae abruptamente y llega a su menor valor en el mes de mayo, previo al período de inactividad. Sin embargo, al salir del mismo en el agosto, los valores de BCI muestran un incremento sostenido hasta setiembre, después de lo cual decrece abruptamente hasta noviembre. En el mes de diciembre se observa un leve aumento en el índice (Fig. 6).

No observó correlación entre el BCI y la actividad de vocalización ($R_{\text{Spearman}} = -0.142, p = 0.7$).

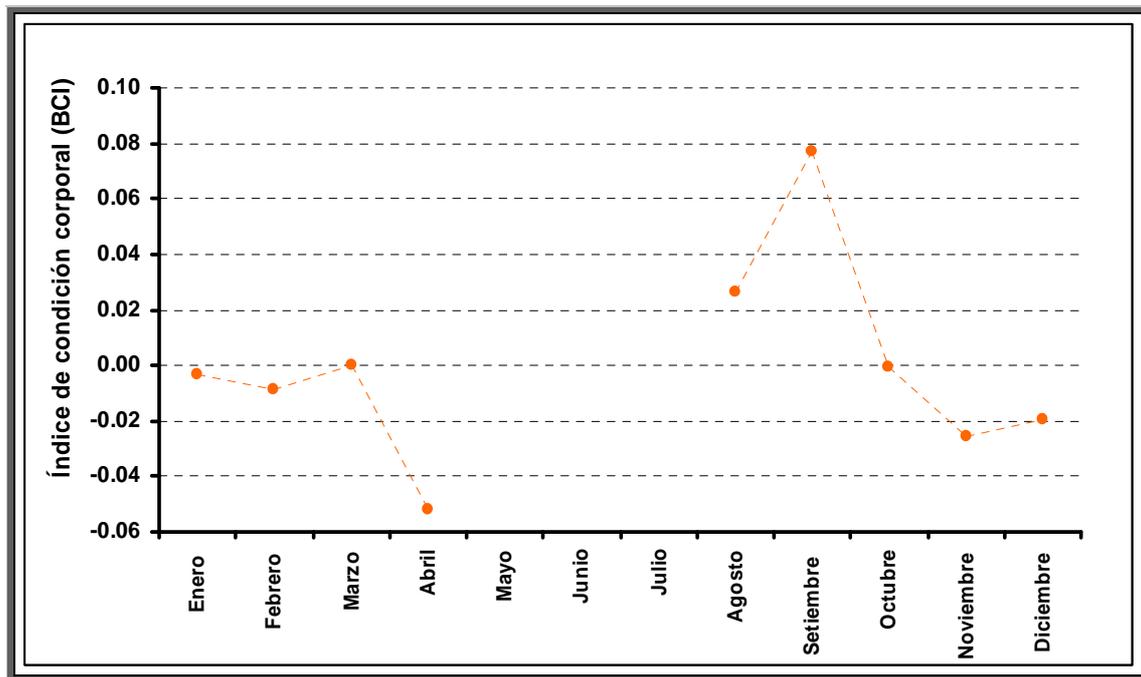


Figura 6: Cambio en el índice de condición corporal (BCI) de los machos vocalizantes entre enero y diciembre de 2006.

DISCUSIÓN

Actividad de vocalización y su asociación con los factores abióticos

La población en estudio mostró un claro patrón de actividad reproductiva prolongada, vocalizando en la mayoría de los meses del año, al igual que lo observado en otros estudios para nuestro país y el sur de Brasil. (Langone, 1995; Melchior *et al.*, 2004; Zank, 2005; Both *et al.*, 2008; Canavero *et al.*, 2008). Si bien *Pseudis minuta* es una especie exclusivamente acuática con una estrategia basal de reproducción, en que los huevos se desarrollan y depositan en ambientes lénticos (Basso, 1990), no se encontró una relación significativa entre la actividad de vocalización y las precipitaciones mensuales, reafirmando la idea que las especies con un modo acuático de reproducción

son menos dependientes de las precipitaciones que aquellas con reproducción terrestre (Pombal, 1997). Esta relación es muy estrecha en organismos de la región tropical, donde las precipitaciones son el factor extrínseco que mejor regula la actividad reproductiva de los anfibios (Dulleman & Trueb, 1994). En nuestro caso la ausencia de relación puede tener dos explicaciones válidas. La primera respondería a las características del sitio en donde se realizó el estudio, pues cuenta con cuerpos de agua permanentes, evitando de esta forma que las precipitaciones sean el principal factor de respuesta de actividad reproductiva. Contrariamente, Zank *et al.* (2010) propusieron que las precipitaciones mensuales afectan la actividad de vocalización de *Pseudis minuta*, discrepancia que puede deberse a que dicho estudio fue realizado en un ambiente con cuerpos de agua semi-permanentes. Esto refuerza la idea que las dimensiones espaciales y temporales deben ser analizadas en conjunto, ya que los patrones de actividad de los organismos a escala temporal no siempre son independientes del ambiente (Maneyro, 2008). La segunda explicación, es que las precipitaciones durante el año de estudio no mostraron un patrón estacional que pudiera explicar o relacionarse con la actividad reproductiva de *P. minuta*. (Both *et al.*, 2008).

Por tratarse de animales ectotermos, todas las actividades de los anfibios dependen de la temperatura externa (Tracy & Christian, 2005). En la región templada, por tanto, la actividad suele ser estacional (da Rosa, 2008), por lo que no sorprende que en este estudio la actividad de vocalización se relacione positivamente con la temperatura. Sin embargo, el modelo sinusoidal propuesto por Canavero *et al.* (2008) se ajustó con un mayor valor explicativo a la actividad de canto. Este modelo a escala comunitaria captura la misma información que una regresión lineal entre la riqueza y el

fotoperíodo (Canavero & Arim, 2009). Debido a que algunos de los procesos que ocurren en una comunidad pueden ser respuesta a las interacciones a escala poblacional (Both *et al.*, 2008), no podríamos descartar al fotoperíodo como el factor que mejor explique la variación mensual en las vocalizaciones de nuestra población en estudio.

Tamaño corporal e índice de condición corporal

La variación estacional en el tamaño de los machos vocalizantes durante el año de estudio, con individuos de mayor tamaño al comienzo del período reproductivo y un reclutamiento de individuos pequeños al final del mismo, es similar a lo reportado por Rossa-Feres *et al.* (1999) en *Leptodactylus fuscus* y da Silva & Rossa-Feres (2010) en *Eupemphix nattereri* y *Physalaemus cuvieri*. Otros estudios han demostrado la importancia del reclutamiento en algunas especies de anfibios para la determinación del crecimiento de una población, muchas veces más importante que la supervivencia de los adultos (Grafe *et al.*, 2004; Cushman, 2006).

En la mayoría de las especies con reproducción prolongada, el tiempo de permanencia en el coro es el factor que mejor explica la variación en el éxito reproductivo, más que cualquier otra de las variables (Dyson *et al.*, 1998). Sin embargo, la permanencia de los individuos a menudo es acotada, estando presentes solo en un porcentaje del total de las noches de la estación reproductiva. Esto indica que existe un costo derivado de la permanencia y, por tanto, los machos deben encontrar un balance entre los costos y los beneficios de permanecer en el coro.

Debido a la relación que existe entre la temperatura y la actividad de vocalización en la mayoría de las especies de anfibios, sería desventajoso para un macho invertir una

gran cantidad de energía en los días en que los factores abióticos no hacen favorable la reproducción. En el presente estudio encontramos que en los tres primeros meses del período reproductivo (agosto, setiembre y octubre), los machos grandes y con BCI por encima de la media son los que aparecen y permanecen vocalizando. La inercia térmica consecuencia del mayor tamaño y la superior condición energética de estos individuos les permitiría establecerse en el coro al comienzo de la estación reproductiva, a pesar de las bajas temperaturas. El buen estado energético de estos machos puede haberse generado durante el invierno, cuando las tasas metabólicas de los individuos favorecen que el alimento consumido se destine a mejorar el estado corporal (Reading, 2007). En los machos más pequeños la prioridad es asignar una parte importante de la energía al crecimiento. Finalmente, una mejora de la condición corporal, implica un aumento en la probabilidad en la supervivencia de los individuos (Reading, 2007).

El claro descenso en el BCI registrado en el mes de octubre puede deberse a que si los individuos permanecen desde agosto en el coro, la continua actividad de vocalización produce una disminución en su condición corporal, ya que el canto en sí mismo es una actividad costosa (Leary *et al.*, 2004; Hauselberger & Alford, 2005). Por otra parte, en estos meses del año, los machos exhiben un tamaño similar, lo que podría aumentar los enfrentamientos por territorio entre ellos (Zank, 2005), incidiendo aún más en la disminución de la condición corporal.

Ventajas de una “temprana” actividad reproductiva

Se plantearán dos escenarios posibles para que una población con reproducción prologada como la del presente estudio, comience su actividad reproductiva cuando las bajas temperaturas no favorecen la actividad reproductiva:

1 - En muchos anuros tropicales y de regiones templadas los machos alcanzan la madurez sexual en el primer año (Lampert & Linsenmair, 2002; Richter & Seigel, 2002). Para *Pseudis minuta* no hay información disponible sobre la madurez sexual de los individuos, si bien se sabe que el desarrollo larvario se completa entre los dos meses y medio a cuatro (Langone, 1995). Tomando en cuenta que en este estudio el período reproductivo se extendió durante nueve de los doce meses del año, sería ventajoso para un individuo lograr consolidar cuanto antes el evento reproductivo. Si lo logra al comienzo del período reproductivo, su descendencia podría formar parte al final del mismo (un año – dos generaciones). Si esto no ocurriera, o sea que la descendencia no llegara a la madurez sexual antes del fin del período reproductivo, su mayor tamaño será una ventaja frente a los individuos más tardíos en el período reproductivo siguiente.

2 – A escala microambiental los ambientes estacionales suelen tener los más altos valores de riqueza de anfibios (Maneyro, 2008). En este tipo de ambiente las larvas generalmente cuentan con ensambles planctónicos de elevada riqueza alimenticia y la temporalidad de los mismos es demasiado efímera para mantener un ensamble de depredadores (Maneyro, 2008). Sin embargo esta temporalidad puede acarrear grandes perjuicios para los individuos que allí se reproducen. Si los cuerpos de agua se secan antes de que las larvas

completen su desarrollo, éstas se mueren y se pierde la inversión reproductiva de los adultos. Por tanto, si hablamos de cuerpos de agua estacionales, cuanto más “lejos” del período de sequía (en nuestro estudio fines de diciembre, enero y febrero) los individuos comiencen a reproducirse, éstos podrán garantizar que sus larvas hayan completado su desarrollo previo a que el cuerpo de agua se seque.

CONCLUSIÓN

Los resultados de este estudio indican que *Pseudis minuta* es una especie con reproducción prolongada. Su actividad de vocalización se relaciona con la temperatura y con el fotoperíodo, pero no con las precipitaciones, probablemente debido a que es una especie exclusivamente acuática. Los machos de mayor tamaño y con un buen estado energético son los primeros en iniciar la actividad al comienzo del período reproductivo. Este hecho puede deberse a que la energía consumida durante el período de inactividad es destinada a reserva, en lugar de ser invertida en crecimiento. A un macho en particular, formar parte del coro al comienzo de la estación reproductiva le provee mayores ventajas frente a aquellos que no puedan hacerlo.

AGRADECIMIENTOS

A Raúl Maneyro por darme tantas posibilidades de trabajar en lo que me gusta, por estar siempre, en lo académico y en lo personal, cuando las cosas salen y cuando no. A Inés da Rosa por introducirme a una nueva temática, por sus comentarios y correcciones, por la bibliografía, por el tiempo, apoyo, tirar siempre para adelante y más. A Mariana Beheregaray por aguantarme todos los meses que duró el estudio en su casa y por ser siempre una voz de aliento. A Santiago Carreira, imposible enumerar la cantidad de cosas por las que le estoy agradecido. A Melitta Meneghel y Bettina Tassino por su apoyo, sugerencias y comentarios. A mis compañeros de laboratorio: Ale, Gise, Fede, Vane, Colo y Cecil. A mis amigos por entender mis ausencias y ser mis grandes sustentos. A Silvi por su cariño, paciencia y compañía, te adoro. A mi padre y hermano por estar siempre conmigo. Finalmente a mi madre por su apoyo incondicional en todo lo que siempre quise e hice.

El tiempo es uno de los regalos más valiosos. A todos aquellos que brindaron el suyo para que esto fuera posible,

muchas gracias....

BIBLIOGRAFÍA

- Achaval, F. & A. Olmos. 2007. Anfibios y Reptiles del Uruguay. 3ra. Edición corregida y aumentada. Zonalibro, Montevideo. 160 pp.
- Basso, N. G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. Cuadernos de Herpetología, Serie Monografías. 170 pp.
- Both, C.; Kaefer, I. L.; Santos, T. G. & S. T. Cechin. 2008. An Austral anuran assemblage in the Neotropics: Seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History*, 42: 205-222.
- Bridges, A. S. & M. E. Dorcas. 2000. Temporal variation in anuran calling behavior: Implication for surveys and monitoring programs. *Copeia*, 2000: 587-592.
- Canavero, A. & M. Arim. 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. & R. Maneyro. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: The role of seasonal trend and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology*, 4: 29-41.

- Crump, M. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 61: 1-68.
- Cushman, S. A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 28: 231-240.
- da Silva, F. & D. C. Rossa-Feres. 2010. Seasonal variation in body size of tropical anuran amphibians. *Herpetology Notes*, 3: 205-209.
- da Rosa, I. 2008. Efecto de la temperatura y la humedad relativa sobre la actividad anual de canto de *Hypsiboas pulchellus* (Werner, 1901) (Anura, Hylidae) y efecto del tamaño corporal sobre el comportamiento de los machos. MSc. Tesis. Opción Zoología. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas – PEDECIBA. Universidad de la República. Facultad de Ciencias, Montevideo. 81 pp.
- Dulleman, W .E. & L. Trueb. 1994. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 670 pp.
- Dyson, M. L.; Henzi, S. P.; Halliday, T. R. & L. Barrett. 1998. Success breeds success in mating male reed frogs (*Hyperolius marmoratus*). *Proceedings of the Royal Society of London*, 265: 1417-1421.

- Eggert, C. & R. Guyétant. 2003. Reproductive behaviour of spadefoot toads (*Pelobates fuscus*): Daily sex ratios and males tactics, age, and physical condition. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 46-51.
- Frost, D. R. 2011. Amphibian species of the world: An online reference. Version 5.5 (31 January, 2011). <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gallardo, J. M. 1975. Taxonomía y comportamiento de los anfibios. Niveles taxonómicos del comportamiento. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales*, 12: 1-13.
- Grafe, T. U.; Kaminsky, S. K.; Bitz, J. H.; Lüssow, H. & K. E. Linsenmair. 2004. Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, *Hemius marmoratus*: Effects of climate and predation on survival and recruitment. *Oecologia*, 141: 40-46.
- Halliday, T. R. & P. A. Verrel. 1986. Sexual selection and body size in amphibians. *Herpetological Journal*, 1: 86-92.
- Hauselberger, K. F. & R. A. Alford. 2005. Effects of season and weather on calling in the Australian microrhylid frogs *Austrochaperina robusta* and *Cophixalus ornatus*. *Herpetologica*, 61: 349-363.

- Hettyey, A.; Herczeg, G.; Laurila, A.; Crochet, P. A. & J. Merilä. 2009. Body temperature, size, nuptial colouration and mating success in male Moor Frog (*Rana arvalis*). *Amphibia-Reptilia*, 30: 37-43.
- Hutchison, V. H. & K. Dupré. 1992. Thermoregulation. En: Feder, M. E. & W. Burggren (eds). *Environmental physiology of the amphibians*. University of Chicago Press, Chicago (IL). 206-249 pp.
- Klappenbach, M. A. 1985. Notas herpetológicas, V. Comunicaciones del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, 11: 1-23 pp.
- Kwet, A. & M. Di-Bernardo. 1999. Pró-Mata - Anfíbios. *Amphibien. Amphibians*. EDIPUCRS, Porto Alegre. 107 pp.
- Langone, J. A. 1995. Ranas y sapos del Uruguay (Reconocimiento y aspectos biológicos). Museo Dámaso Antonio Larrañaga. Serie de divulgación, 5: 1-123 pp.
- Lampert, K. P. & Linsenmair, K. E. 2002. Alternative life cycle in the West African reed frog *Hyperolius nitidulus*: The answer to an unpredictable environment? *Oecologia*, 130: 364-372.

- Leary, C. J.; Jeesop, T. S.; Garcia, A. M. & R. Knapp. 2004. Steroid hormone profiles and relative of body condition of calling and satellite toads: implications for proximate regulation of behavior anurans. *Behavioral Ecology*, 15: 313-320.
- Maneyro, R. 2008. Padrões de atividade espaço-temporais em uma assembléia neotropical de anuros. Ph D. Thesis. Programa de pós-graduação em Zoologia. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Faculdade de Biociência, Porto Alegre. 159 pp.
- Maneyro, R. & J. A. Langone. 2001. Categorización de los anfibios del Uruguay. *Cuadernos de Herpetología*, 15: 107-118.
- Malthis, A. 1990a. Territorial salamander assess sexual and competitive information using chemical signals. *Animal Behaviour*, 40: 953-962.
- Malthis, A. 1990b. Territoriality in a terrestrial salamander: the influence of resource quality and body size. *Behaviour*, 112: 163-175.
- Melchior, J.; Di-Bernardo, M.; Funk Pontes, G. M.; Baptista de Oliveira, R.; Solé, M. & A. Kwet. 2004. Reprodução de *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa*, 3: 61-68.
- McNab, B. K. 2002. The physiological ecology of vertebrates. A view from energetics. Cornell University Press. 574 pp.

- Morrison, C. & J. M. Hero. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*, 72: 270-279.
- Morrison, C.; Hero, J. M. & W. P. Smith. 2001. Male selection in *Litoria chloris* and *Litoria xanthomera*: Females prefer smaller males. *Austral Ecology*, 26: 223-232.
- Moulton, C. A.; Fleming, W.J. & B. R. Nerney. 1996. The use of PVC pipes to capture hylid frogs. *Herpetological Review*, 27: 186-187.
- Núñez, D.; Maneyro, R.; Langone, J. A. & R. O. de Sá. 2004. Distribución geográfica de la fauna de anfibios del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 134: 1-34.
- Ossen, K. L. & R. J. Wassersug, 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia*, 133: 616-625.
- Pombal Jr., J. P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57: 583-594.
- Prado, C. P. de A.; Uetanabaro, M. & C. F. B. Hadad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive models, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26: 211-221.

- Reading, C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects on female body condition and survivorship. *Oecologia*, 151: 125-131.
- Richter, S. C. & R. A. Seigel. 2002. Annual variation in the population ecology of the endangered gopher frog, *Rana sevosa* goin and netting. *Copeia*, 2002 (4): 962-972.
- Rossa-Feres, D. C.; Menin, M. & T. J. Izzo. 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia*, 87: 93-100.
- Tracy, C. R. & K. A. Christian. 2005. Preferred temperature correlates with evaporative water loss in hylid frogs from Northern Australia. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78: 839-846.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666-693.
- Wogel, H.; Abrunhosa, P. A. & J. P. Pombal Jr. 2002. Actividade reproductiva de *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambiente temporário. *Iheringia*, 92: 57-70.
- Zank, C. 2005. Biologia reproductiva de *Pseudis minutus* Günther ,1858 (Anura: Hylidae, Hyliinae) na reserva biológica do Lami, Porto Alegre, Brasil. MSc. Thesis. Programa de pós-graduação em Zoologia. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Faculdade de Biociência, Porto Alegre. 58 pp.

Zank, C.; Di-Bernardo, M.; Maneyro, R.; Colombo, P.; Fusinatto, L. A. & L. F. da Fonte. 2010. Spatial and temporal distribution of *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae, Hylinae) and environmental variables related to its reproductive activity in Reserva Biológica do Lami, Southern Brazil. *Iheringia*, 100: 145-150.