

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

**Dinámica reproductiva de las hembras para tres especies del
grupo *Leptodactylus fuscus* del centro de Uruguay
(Amphibia, Anura, Leptodactylidae).**



Santiago Cruces.

Orientador: Dr. Raúl Manéyro.

Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales.

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados.

Tribunal: Raúl Manéyro, Arley Camargo y José Carlos Guerrero.

Fecha: 12 de noviembre de 2012.

Tabla de contenidos

Resumen.....	3
Introducción.....	5
Objetivos	9
Hipótesis.....	9
Materiales y Métodos.....	9
Resultados	11
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	13
Características poblacionales	13
Actividad reproductiva.....	13
Dinámica de los Cuerpos Grasos	14
<i>Leptodactylus gracilis</i>	14
Características poblacionales	14
Actividad reproductiva.....	15
Dinámica de los cuerpos grasos	18
<i>Leptodactylus latinasus</i>	19
Características poblacionales	19
Actividad reproductiva.....	20
Dinámica de los cuerpos grasos	23
Discusión.....	23
Conclusiones.....	29
Bibliografía.....	30
Anexo 1: Regresiones significativas para <i>L. gracilis</i>	35
Anexo 2: Regresiones significativas para <i>L. latinasus</i>	36

Resumen

El objetivo general de este estudio es aportar al conocimiento de la biología reproductiva de tres especies del género *Leptodactylus* de Uruguay pertenecientes al grupo de *L. fuscus* (*L. mystacinus*, *L. gracilis* y *L. latinasus*). Fueron utilizados ejemplares depositados en la colección de Zoología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias, todos provenientes de una población del sur de Tacuarembó, Uruguay. En toda la muestra (n=1.101), se encontraron 2 hembras maduras de *L. mystacinus*, 26 de *L. gracilis* y 53 de *L. latinasus*. Se constató en los adultos de todas las especies estudiadas la existencia de dimorfismo sexual resultando las hembras significativamente más pesadas y largas en relación a los machos. Sin embargo, este dimorfismo no fue encontrado entre los juveniles. Los análisis de esfuerzo reproductivo (ER), fueron efectuados para dos de las tres especies, ya que *L. mystacinus* exhibió un bajo número de hembras grávidas. A través de regresiones lineales y exponenciales se determinó que la fecundidad (número de ovocitos) está asociada, en las especies analizadas, al largo hocico-cloaca (LHC), pero con un bajo nivel explicativo. El número de ovocitos varió entre $361,1 \pm 104,02$ ($x \pm SD$) en *L. latinasus* y $827,77 \pm 204,93$ en *L. gracilis*. El volumen promedio de cada ovocito fue $0,88 \pm 0,29$ mm³ y $1,67 \pm 0,37$ mm³ para *L. latinasus* y *L. gracilis* respectivamente. Por otra parte, en las dos especies, se encontró una relación positiva y significativa entre el número de hembras maduras y la temperatura, pero no con las precipitaciones. El ER fue estimado utilizando tres indicadores: (1) el cociente entre la masa de los ovarios y el LHC, (2) el cociente entre la masa de los ovarios y la masa corporal y (3) la fecundidad (número de ovocitos) en función del LHC. Tampoco se encontró variación mensual en el ER en la ventana de tiempo analizada (setiembre – marzo). La dinámica de los cuerpos grasos y del ER denotan una inversión energética con cambios ontogénicos. La especie muestra un patrón reproductivo estacional, como la mayoría de las especies del género.

Agradecimientos

A Raúl por ser mi tutor. Al tribunal por su rápida respuesta y sus aportes.

A las Colecciones, que a pesar de ser hediondas y oscuras las quiero mucho. Sin ellas no hubiera sido posible todo esto.

A la población cafiaspirinera.

A la gurisada de facultad por todos estos años.

Al Decano Gordo Nacho Lombardo, Seudovirgin (Ernesto Elgue), Alejandrina (Vanessa Valdez), V. loca (Gisela Pereira), Achavalín (Federico Achaval-Coppes), a “La Tía” (Cecilia Bardier), a Melitta, Lara, Anita. A Panzera (no a Pancho, a la hija mayor, que acompañó siempre y lo seguirá haciendo).

A la ANII que a pesar de ser medio histérica soltó los morlacos.

A la Chancha, al Juca Gambarotta, a EMG, a Anita Rodales, Gonzalo Larrobla, Richard Clavijo, Laura Pastorino, Washington Sequeira, A la AUG toda.

A la familia (mía), que siempre apoyaron y esperaron pacientemente.

A Darth Vader (Nati) por siempre estar con su espada láser a disposición, por acompañarme y volverme al camino. A Andre, Silvia y Emi.

A todos lo que me conocen. Menos al Bicho.

Introducción

Estrategias Reproductivas

La biología reproductiva de una especie constituye una de las dimensiones centrales de su historia de vida (Gadgil & Bossert, 1970). El modo reproductivo en los anfibios está definido por una combinación de factores relacionados con el sitio de oviposición, el desarrollo y las características tanto de los huevos como de las puestas (Salthe & Duellman, 1973). A su vez, existe una gran diversidad de modos reproductivos los cuales se hacen más complejos y variados en las bajas latitudes, debido, entre otros factores a las condiciones climática más favorables y una mayor riqueza de microhábitats (Duellman, 1985). En regiones tropicales, para muchas especies de anuros, la precipitación es el principal factor que regula los eventos reproductivos. En los anfibios de regiones templadas pueden encontrarse especies con dinámicas reproductivas muy diversas, las que pueden derivar de condicionantes históricas entre otros factores (Prado & Haddad, 2005). En las regiones templadas donde la estacionalidad es marcada, el período reproductivo puede encontrarse restringido a algunas épocas del año. Además, en estas zonas, los factores abióticos como la temperatura, las precipitaciones y el fotoperíodo juegan un rol muy importante en la activación de las gónadas, la regulación del período de reproducción y también influyen en el comienzo y mantenimiento de la actividad reproductiva (Stebbins & Cohen, 1995; Both *et al.*, 2008; Canavero & Arim 2009). En estas regiones, dichos factores tienen una variación cíclica lo cual se ve reflejado en los marcados patrones reproductivos de actividad y reposo. Recientemente, se atribuyó esta ciclicidad al fotoperíodo (Both *et al.*, 2008), al que responden factores endógenos (i.e. hormonales). La variación de otros factores, bióticos o abióticos, pueden generar períodos de actividad reproductiva más cortos o más largos de los esperados e incluso estimular el

desarrollo en estaciones que, *a priori*, serían desfavorables para los anfibios (Wells, 1977; Morrison & Hero, 2003).

Según Wells (1977, 2007), los anuros tienen dos tipos de patrones reproductivos temporales: explosivos y prolongados. Las especies con reproducción explosiva tienen períodos de actividad reproductiva cortos (desde algunas horas a pocos días), donde machos y hembras llegan a los sitios de reproducción de forma sincrónica. En las especies con reproducción prolongada la actividad reproductiva se extiende por varios meses, machos y hembras llegan al sitio de reproducción de manera asincrónica siendo los machos más territoriales. Ambos patrones descritos anteriormente representan extremos de un gradiente donde se pueden encontrar la mayoría de las especies, particularmente aquellas con reproducción estacional (Rodrigues *et al.*, 2004).

Las especies con hábitos reproductivos terrestres, como las del grupo *Leptodactylus fuscus*, presentan una tendencia a tener puestas más pequeñas en comparación con las que tienen modos reproductivos acuáticos (Ponssa, 2008), pero ponen huevos de mayor tamaño que las últimas (Perotti, 1997; Prado & Haddad, 2005). Una gran cantidad de estudios muestran una fuerte y significativa correlación entre el tamaño de la puesta y el tamaño corporal (Tejedo, 1992; Kusano & Hayashi, 2002; Wogel *et al.*, 2002). Dicha correlación presenta mayor significancia en especies con hábitos reproductivos más terrestres (Perotti, 1997).

Esfuerzo reproductivo

La inversión reproductiva (o esfuerzo reproductivo) es la proporción de recursos que asigna un organismo a la reproducción en un momento dado (Gadgil & Bossert,

1970). Esta inversión puede ser cuantificada de diversas maneras, por ejemplo estableciendo proporciones como masa gonadal relativa a la masa corporal o el volumen de la puesta relativo al volumen corporal (Crump, 1974; Lemckert & Shine, 1993; Perotti, 1997). Algunos estudios han constatado que existe una correlación positiva entre la fecundidad y el tamaño corporal en hembras con esfuerzo reproductivo alto (i.e., Pereira & Maneyro, 2012). Sin embargo, dicha asociación puede variar en pendiente según el tamaño y/o la edad del ejemplar (individuos pequeños se correlacionan con una pendiente menos pronunciada que los ejemplares mayores) (Camargo *et al.*, 2005). Por otra parte, pueden existir otros factores que afecten este parámetro. En esta línea, es poco conocida la incidencia que pueden tener los factores históricos sobre los patrones de esfuerzo reproductivo (Camargo *et al.*, 2008).

Cuerpos grasos

Los cuerpos grasos, reservorios de lípidos en anfibios, son buenos indicadores del estado nutricional del organismo (Jørgensen, 1992), caracterizándose por servir como reservas especialmente durante el período de hibernación (Saidapur y Hoque, 1996). La existencia de una relación inversa entre el tamaño de estas estructuras de almacenamiento y el desarrollo gonadal fue demostrada en varias especies de anfibios de regiones templadas (Fitzpatrick, 1976; Jørgensen *et al.*, 1979). El rol de los cuerpos grasos en la gametogénesis fue sugerido por primera vez en hembras de *Notophthalmus viridiscens* (Adams y Rae, 1929) y luego en otras especies como *Amphiuma means*, *Rana esculenta* y *Rana tigrina* entre otras (Saidapur y Hoque, 1996). Sin embargo, en algunas especies como *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) no se ha encontrado esta relación (Jørgensen *et al.*, 1979; Jørgensen, 1986). Por tal motivo existe cierta ambigüedad acerca del rol que juegan los cuerpos grasos en la reproducción de los anfibios

(Saidapur y Hoque, 1996). En este sentido, los estudios que describan este tipo de patrones constituyen un insumo central para determinar el papel que juegan los cuerpos grasos en la gametogénesis.

Características del Grupo

El género *Leptodactylus* Fitzinger, 1826, se distribuye desde el sur de Estados Unidos de América hasta Argentina y en ciertas islas del Caribe. Es un género predominantemente Neotropical (Ponssa, 2008) compuesto por 89 especies (Frost, 2011) a las que Heyer (1969) basándose en caracteres morfológicos y de comportamiento, dividió en grupos fenéticos. Estos grupos fueron redefinidos por Maxson y Heyer (1988): *L. fuscus*, *L. melanonotus*, *L. ocellatus*, *L. pentadactylus* y *L. marmoratus*. El grupo *L. fuscus* es el que tiene una mayor diversidad con 27 especies (Ponssa, 2008). Las especies de este grupo construyen cuevas o usan depresiones en la tierra en donde se produce el amplexo, y allí depositan los huevos (de corto desarrollo larval) en nidos de espuma (Ponssa, 2008).

En Uruguay hay siete especies representantes del género *Leptodactylus* (Langone, 2003; Achaval & Olmos, 2007; Maneyro & Carreira, 2012) de las cuales cuatro pertenecen al grupo *L. fuscus* [(*Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978; *L. gracilis* (Duméril & Bibron, 1841); *L. latinasus* Jiménez de la Espada, 1875; y *L. mystacinus* (Burmeister, 1861)]. A excepción de *L. furnarius*, que es una especie con “distribución marginal” en el Uruguay (Canavero *et al.*, 2001) las tres restantes están distribuidas ampliamente (Achaval y Olmos, 2007; Maneyro & Carreira, 2012). Se trata de especies comunes de tamaño medio a grande (de 3 cm a 7 cm) cuyo período reproductivo va desde fines de primavera a principio o fines de verano (reproducción

prolongada). Las tres especies exhiben amplexos axilares y depositan entre 150 y 600 huevos por puesta (Achaval y Olmos, 2007; Maneyro & Carreira, 2012).

Objetivos

Objetivo General:

Describir los patrones de esfuerzo reproductivo en tres especies de anfibios anuros del género *Leptodactylus*.

En este contexto se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Describir la variación estacional de la actividad reproductiva y su asociación con variables climáticas.

- Analizar la relación existente entre la cantidad de los cuerpos grasos y la actividad reproductiva.

- Determinar si la fecundidad se relaciona con el tamaño corporal de las hembras grávidas.

Hipótesis

Las especies presentan un esfuerzo reproductivo correlacionado positivamente con el tamaño corporal y el grado de asociación puede variar entre individuos de la misma especie según el tamaño.

Materiales y Métodos

Para este estudio se utilizaron ejemplares depositados en la colección de Zoología Vertebrados de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Los

mismos fueron colectados entre febrero de 2007 y enero de 2008 en Rincón de Zamora al sur del Departamento de Tacuarembó, Uruguay (32°26'06'S, 55°31'59'W). Los datos climáticos del área de estudio son tomados de la Dirección Nacional de Meteorología obtenidos a partir del Instituto Nacional de Estadística (INE, 2011).

El total de la muestra (n=1.101), se dividió de la siguiente forma: 60 ejemplares de la especie *L. mystacinus*, 230 de *L. gacilis* y 811 de *L. latinasus*. Cada grupo se subdividió según sexos y edades (adultos y juveniles). Dentro de las hembras adultas se diferenciaron entre grávidas e inmaduras. Para todos los individuos se midió la longitud hocico-cloaca (LHC), la masa corporal (MC), y en aquellos en los que fue posible se determinó el sexo por análisis gonadal. El período de actividad reproductiva de las hembras se determinó a partir del grado de desarrollo de las gónadas y se consideraron grávidas aquellas que poseían ovarios maduros y oocitos desarrollados. Se extrajeron los ovarios maduros y se midió su masa total (MO). Maragno & Cechin (2009) utilizan solo el número de ovocitos post-vitelogénicos para realizar los análisis mientras que en el presente trabajo se tomó en cuenta casi el total de ovocitos (no se consideraron los pre-vitelogénicos o con vitelogénesis primaria) por considerarse extremadamente difícil la detección unos de otros. Los ovisacos se removieron para que los oocitos maduros fueran liberados. El número total de oocitos (fecundidad) se registró para cada ovario. Se midió el largo (L) y ancho (A) de 10 oocitos por ovario con un microscopio binocular dotado de una reglilla graduada. Utilizando la fórmula de volumen del esferoide ($V=4/3.\pi.[(L/2).(A/2)^2]$) (Dunham, 1983) fue calculado el volumen aproximado del oocito promedio por hembra. Se estimó el esfuerzo reproductivo (ER) individual utilizando tres métodos diferentes: 1- el cociente entre la masa de los ovarios (MO) y el LHC (Camargo *et al.*, 2005); 2- el porcentaje de la masa corporal que es

explicada por la masa total de ovarios (Rodrigues *et al.*, 2004); y 3- la fecundidad en función del largo hocico-cloaca (LHC).

Los cuerpos grasos (CG) de todos los individuos fueron extraídos y pesados para buscar posibles asociaciones con la actividad reproductiva. Se calculó el índice de grasa corporal (ÍGC) como la relación entre la masa de los cuerpos grasos y la masa corporal.

Los datos se analizaron estadísticamente, utilizando diferentes modelos de regresión para evaluar las asociaciones entre los parámetros obtenidos. Fueron utilizados los tests de Mann Whitney (U), Kruskal-Wallis (H) y Shapiro-Wilk (S-W) para establecer diferencias entre muestras y corroborar la normalidad de las mismas. Estos análisis se realizaron con los software “Past”, “Statistica 8” y “XLSTAT 7.5.3”.

Resultados

En el presente estudio, fue posible sexar al 96% de los ejemplares. Se encontró un total de 81 hembras maduras: 2 de *L. mystacinus*, 26 de *L. gracilis* y 53 de *L. latinasus*. En la figura 1 puede observarse la distribución del esfuerzo reproductivo (ER) para las tres especies. La de mayor tamaño (*L. mystacinus*) fue la que presentó el ER más alto, *L. gracilis* mostró un ER intermedio y *L. latinasus* (la especie más pequeña) tuvo el menor ER.

En las tablas 1 y 2 se puede observar resumidas algunas de las variables más importantes y de las asociaciones entre ellas para cada una de las especies estudiadas.

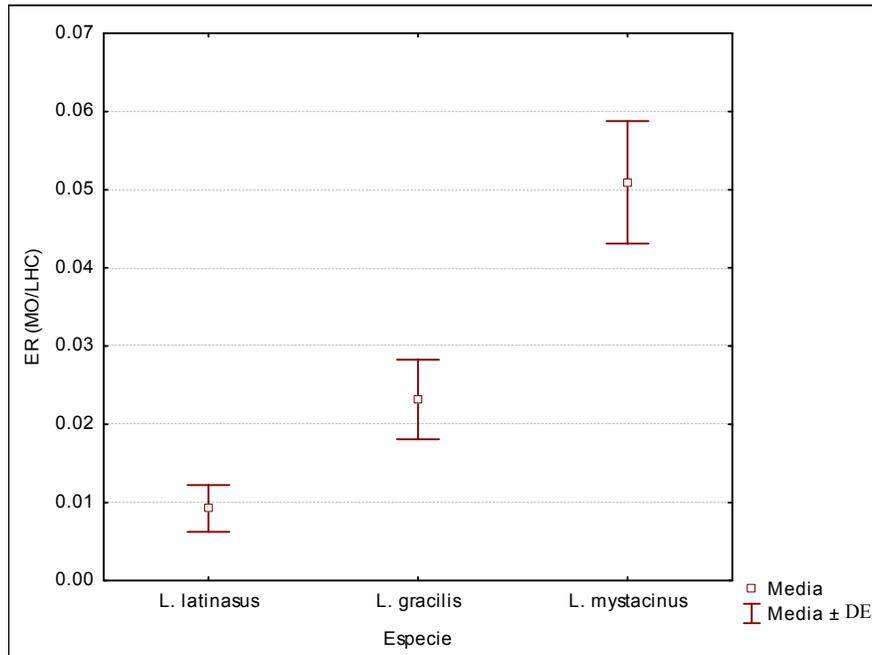


Figura 1: Distribución del esfuerzo reproductivo (ER) según el cociente de la Masa de los Ovarios con la Longitud Hocico-Cloaca (MO/LHC) para cada una de las especies.

Tabla 1: Valores medios y sus respectivos desvíos estándar de las siguientes variables: largo hocico-cloaca (LHC) en milímetros (mm); masa en gramos (g); índice de grasa corporal (ÍGC); fecundidad expresada en número de óvulos (Nº ov); y masa de los ovarios (MO) en gramos (g).

	LHC (mm)	Masa (g)	ÍGC	Fecundidad (Nº ov)	MO (g)
<i>L. latinasus</i>	28.17±5.30	3.45±1.87	0.0077±0.015	361.11±105.03	0.32±0.11
<i>L. gracilis</i>	34.87±13.23	8.83±7.41	0.015±0.021	827.77±208.99	1.16±0.18
<i>L. mystacinus</i>	41.45±10.77	11.45±9.32	0.0072±0.010	1245.5±225.56	2.84±0.83

Tabla 2: Regresiones: Hembras *versus* machos; hembras grávidas *versus* temperatura; hembras grávidas *versus* precipitaciones; fecundidad *versus* largo hocico-cloaca (LHC); y masa de los ovarios (MO) *versus* masa corporal (MC). Coeficiente de determinación (R^2), pendiente (b) y el p valor (p).

	<i>L. latinasus</i>	<i>L. gracilis</i>
Hembras vs. Machos	$R^2=0,90$; $b=1,01$; $p<0,05$	$R^2=0,72$; $b=1,32$; $p<0,05$
Hembras grávidas vs. Temperatura	$R^2=0,82$; $b=-7,78$; $p<0,05$	$R^2=0,38$; $b=-2,57$; $p<0,05$
Hembras grávidas vs. precipitaciones	$R^2=0,34$; $b=0,028$; $p=0,22$	$R^2=0,18$; $b=0,61$; $p=0,20$
Fecundidad vs. LHC	$R^2=0,084$; $b=48,65$; $p<0,05$	$R^2=0,31$; $b=70,46$; $p<0,05$
MO vs. MC	$R^2=0,026$; $b=0,070$; $p=0,25$	$R^2=0,12$; $b=0,072$; $p<0,05$

Leptodactylus mystacinus

Características poblacionales

La media de LHC fue de $41,46 \pm 1,46$ mm (19,10 – 63,40, en ejemplares de febrero y abril, respectivamente). La hembra adulta más pequeña midió 39,30 mm y el macho adulto más pequeño midió 34,50 mm. Por debajo de estos valores de LHC los individuos fueron considerados juveniles. El 64,8% de la muestra estaba representada por ejemplares adultos de los cuales el 51,4 % eran hembras (Figura 2). EL LHC se distribuyó homogéneamente durante todo el año ($H = 7,06$; $p = 0,42$). Hubo diferencias para la masa corporal (MC) ($U = 222,00$; $p < 0,05$) y el largo hocico-cloaca ($U = 214,50$; $p < 0,05$) entre machos y hembras adultos. Sin embargo, no se encontraron diferencias para MC ($U = 27,00$; $p = 0,19$) y LHC ($U = 27,00$; $p = 0,19$) entre machos y hembras juveniles.

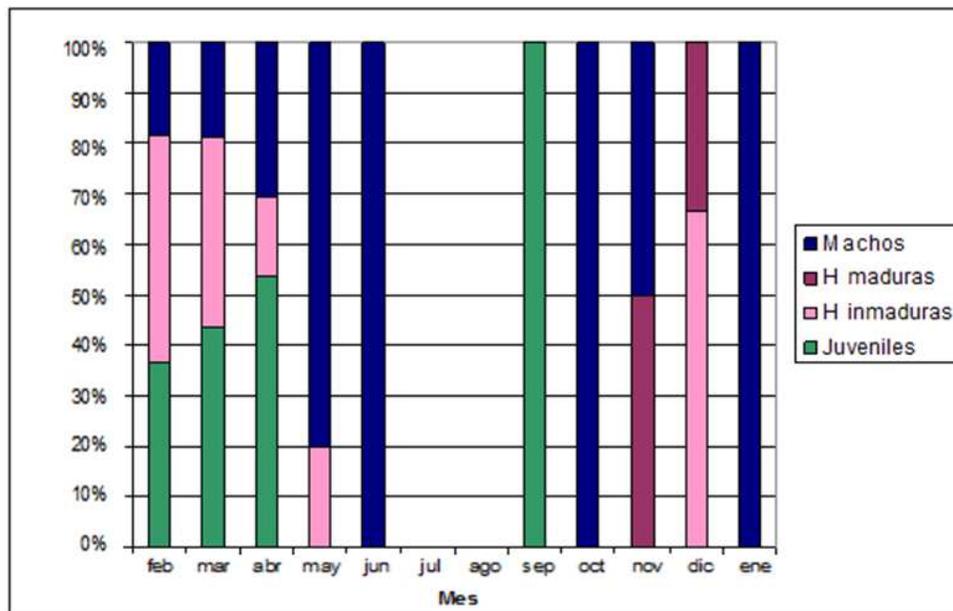


Figura 2: Proporción de individuos de las distintas categorías: Machos; hembras maduras (H maduras); hembras inmaduras (H inmaduras); y juveniles de *L. mystacinus*.

Actividad reproductiva

Para *L. mystacinus* solo se presenta una descripción general de los datos ya el tamaño muestral no permite realizar inferencias con significancia estadística. El 11,1 %

de las hembras adultas (dos ejemplares) presentaron ovarios maduros y fueron capturadas en los meses de diciembre y enero (Figura 2), no encontrándose hembras con ovarios en estado de desarrollo avanzado en el mes de febrero. Las hembras grávidas presentaron 1.426 y 1.065 ovocitos con un volumen estimado de 2,42 mm³ y 2,53 mm³ respectivamente.

Dinámica de los Cuerpos Grasos

El índice de grasa corporal (ÍGC) de machos y hembras no presentó diferencias significativas ni en los adultos ($U = 142,00$, $p = 0,72$) ni en los juveniles ($U = 11,00$, $p = 0,31$). Los adultos exhiben diferencias en su ÍGC a lo largo del año ($H = 20,35$; $p < 0,05$). Contrariamente, los juveniles no presentaron diferencias a lo largo del año de muestreo ($H = 5,31$; $p = 0,26$).

Leptodactylus gracilis

Características poblacionales

Se encontró en el total de la muestra un 63,5% de adultos, de los cuales el 56,0% fueron hembras (Figura 3). Para todos los individuos, la distribución del LHC no fue Normal ($S-W = 0,890$; $p < 0,05$), tuvo un valor mínimo de 11,76 mm, correspondiente a un juvenil capturado en el período mayo-junio y un valor máximo de 56,45 mm correspondiente a una hembra encontrada en octubre-noviembre (mediana = $34,87 \pm 11,89$ mm). La hembra adulta más pequeña considerada tuvo un LHC de 31,40 mm y el macho adulto de menor LHC considerado midió 30,22 mm, individuos por debajo de estas medidas se consideraron juveniles. Se encontraron diferencias significativas en el

LHC a lo largo del año ($H = 78,51$; $p < 0,05$), especialmente durante los meses fríos los animales fueron significativamente menores que en los meses cálidos. Hubo diferencias para la MC ($U = 3.014,00$; $p < 0,05$) y el LHC ($U = 3.089,50$; $p < 0,05$) entre machos y hembras adultos. Por otro lado entre machos y hembras juveniles no se encontraron diferencias para las mismas variables ($U = 299,50$; $p = 0,45$ y $U = 313,00$; $p = 0,61$ respectivamente).

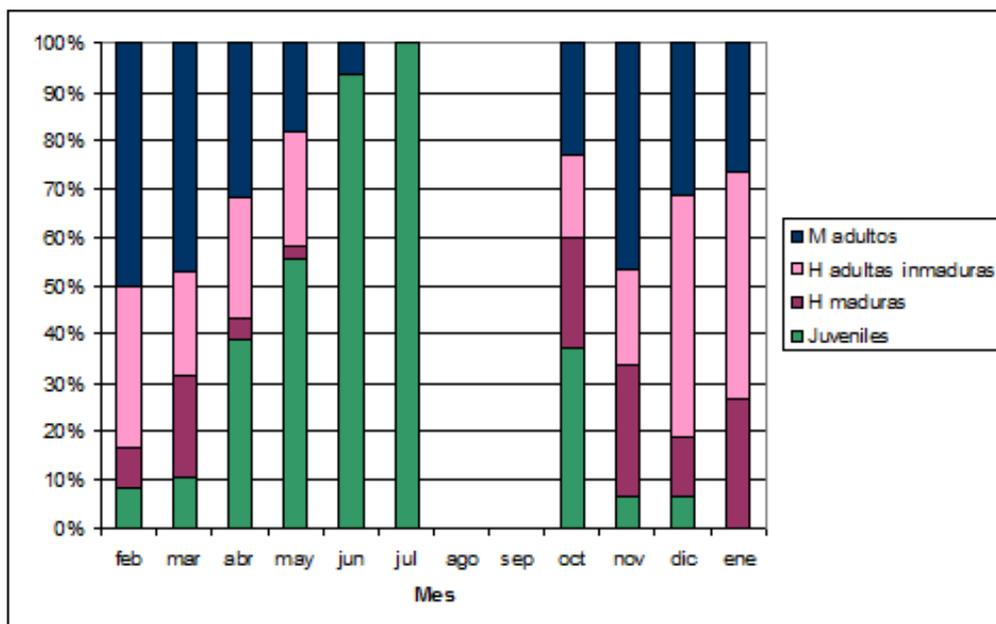


Figura 3: Proporción de individuos de las distintas categorías: Machos; hembras maduras (H maduras); hembras inmaduras (H inmaduras); y juveniles de *L. gracilis*.

Actividad reproductiva

El 32,9 % de las hembras presentaron condición grávida (Figura 3). Las hembras maduras se registraron principalmente durante los meses cálidos (de enero 2007 a abril 2007 y de setiembre 2007 a diciembre 2007) apareciendo la mayor cantidad en el período que abarca el mes de setiembre. Entre mayo y agosto no se encontraron hembras con oocitos maduros. Las 26 hembras maduras presentaron una MC media de

de $19,21 \pm 3,82$ g (11,00 g – 27,48 g) y un LHC de $50,00 \pm 2,97$ mm (43,10 mm – 56,45 mm).

Se detectó una asociación positiva y significativa (Anexo 1, Figura E) entre la frecuencia absoluta de hembras grávidas y la temperatura ($R^2 = 0,38$; $b = 0,29$; $p < 0,05$). Sin embargo, las precipitaciones no se correlacionaron con el número de hembras maduras ($R^2 = 0,18$; $b = 0,61$; $p = 0,20$). La correlación entre el número de machos y hembras también fue significativa y positiva ($R^2 = 0,72$; $b = 1,32$; $p < 0,05$) (Anexo 1, Figura D). La razón de sexos (machos/hembras) fluctuó entre 0,36 en diciembre y 1,20 en enero-febrero (Figura 4).

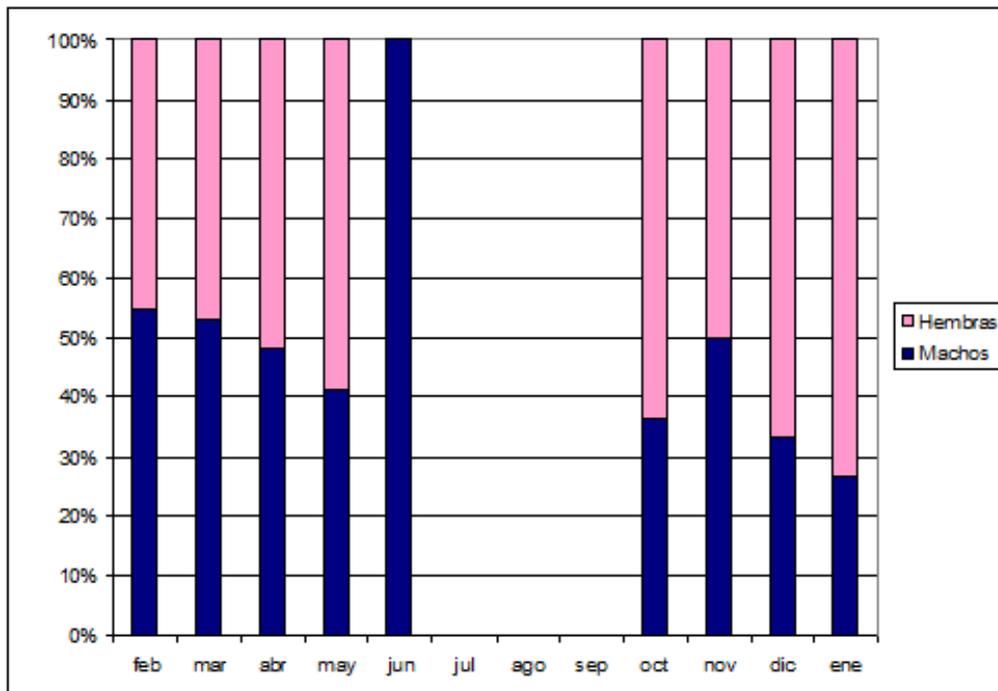


Figura 4: Proporción de sexos de ejemplares adultos de *L. gracilis*.

El número medio de huevos fue de $827,77 \pm 204,93$ y varió de 391 oocitos en una hembra colectada en marzo (LHC = 50,10 mm; MC = 15,50 g) a 1.213 oocitos en

una hembra colectada en noviembre (LHC = 49,01 mm; MC = 17,29 g). Los oocitos más grandes ($2,65 \text{ mm}^3$) se encontraron en un ejemplar de LHC = 46,68 mm (MC = 16,12 g) mientras que los más pequeños ($0,84 \text{ mm}^3$) fueron hallados en una hembra con LHC = 49,20 mm (MC = 21,04 g), ambas capturadas en diciembre. El volumen medio de oocito estimado por hembra fue de $1,67 \pm 0,37 \text{ mm}^3$.

Las regresiones lineal (Figura 5) y exponencial (Anexo 1, Figura B) entre LHC y Fecundidad resultaron ser significativas ($R^2 = 0,31$; $b = 70,46$; $p = 0,0030$ y $R^2 = 0,31$; $p = 0,042$, respectivamente) y ambas mostraron un ajuste similar de los datos. La regresión lineal entre MC vs MO ($R^2 = 0,12$; $b = 0,072$; $p = 0,083$) no fue significativa. La regresión exponencial resultó significativa (Anexo 1, Figura C), pero con un ajuste muy débil ($R^2 = 0,13$; $p < 0,05$). No se encontró correlación entre el LHC y el volumen promedio de ovocitos ($R^2 = 0,013$; $b = -0,097$; $p = 0,57$).

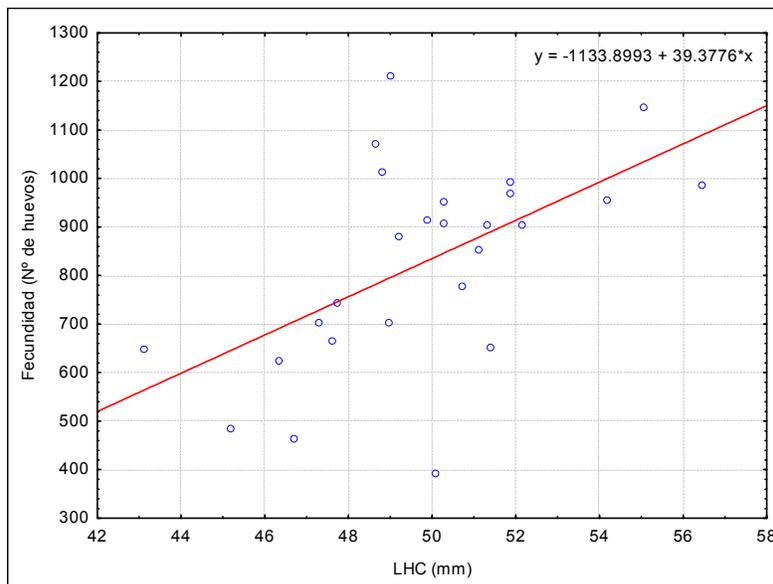


Figura 5: Representación gráfica de la regresión lineal del largo hocico-cloaca (LHC) versus la fecundidad (número (Nº) de huevos) para *L. gracilis*.

Las tres aproximaciones de esfuerzo reproductivo (Fecundidad/LHC, MO/MC y

MO/LHC) presentaron distribución normal. La fecundidad/LHC de media $16,54 \pm 3,79$ ov.mm⁻¹ ($7,80$ ov.mm⁻¹ – $24,75$ ov.mm⁻¹) no mostró diferencias significativas dentro del período reproductivo ($H = 6,48$; $p = 0,23$) (Figura 6). Lo mismo ocurre con MO/LHC de media $0,023 \pm 0,0050$ g.mm⁻¹ estimativo que no mostró diferencias significativas mensuales en la ventana de tiempo analizada (setiembre – marzo) ($H = 6,48$, $p = 0,48$). Por otro lado, la MO explicó en promedio el $6,17 \pm 1,53$ % ($3,03$ % – $9,27$ %) de la masa corporal.

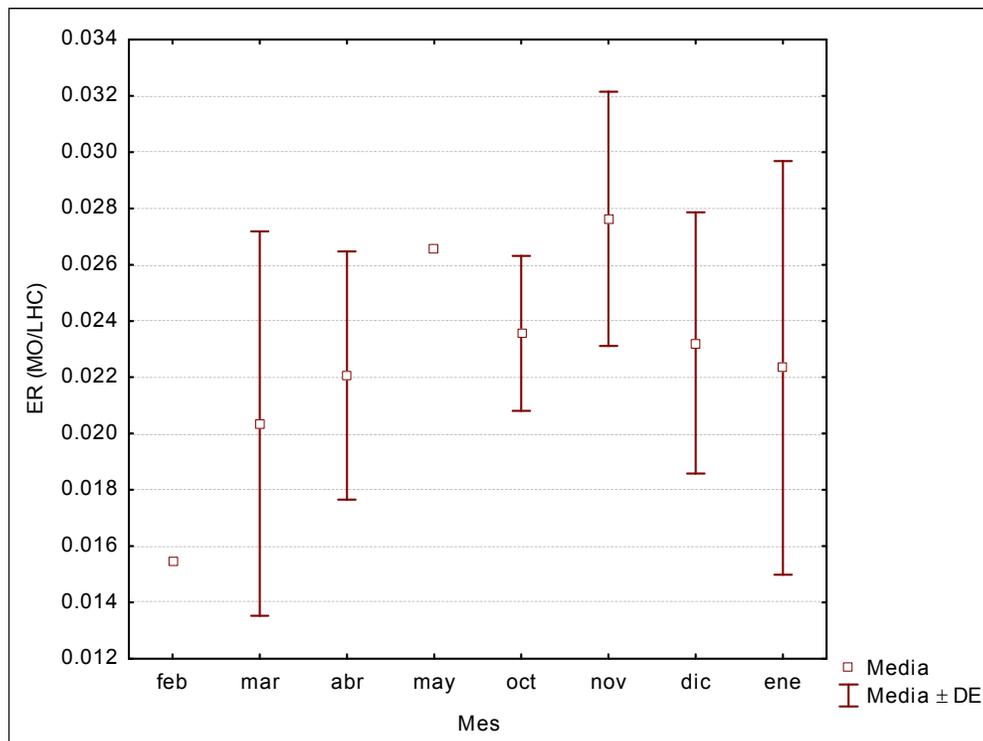


Figura 6: Distribución del esfuerzo reproductivo (ER) (MO/LHC) a lo largo del año para *L. gracilis*.

Dinámica de los cuerpos grasos

No se encontraron diferencias significativas entre sexos en el índice de grasa corporal (ÍGC) de adultos ($U = 2.175,50$; $p = 0,32$) ni de juveniles ($U = 305,50$; $p = 0,49$). Machos adultos o juveniles por un lado y hembras adultas o juveniles por otro no

presentaron diferencias mensuales en la razón CG/MC. El ÍGC en hembras maduras presentó una correlación positiva y significativa con la fecundidad (Anexo 1, Figura F) y la masa de los ovarios ($R^2 = 0,22$; $b = 5.238,16$; $p < 0,05$; $R^2 = 0,22$; $b = 7,05$; $p < 0,05$ respectivamente).

Leptodactylus latinasus

Características poblacionales

La hembra adulta de menor tamaño midió 27,64 mm de LHC y el macho considerado adulto más pequeño midió 27,78 mm, individuos por debajo de estas medidas se consideraron juveniles. Los adultos representaron el 62,4% de la muestra, de los cuales el 50,6% fueron hembras (Figura 7). Para todos los individuos, la distribución del LHC no fue Normal ($S-W = 0,96$; $p < 0,05$), tuvo un valor mínimo de 8,60 mm, correspondiente a una hembra juvenil capturada en el período mayo-junio y un valor máximo de 42,60 mm correspondiente a otra hembra encontrada en el mismo período (mediana = $29,50 \pm 5,30$ mm). Se encontraron diferencias significativas en el LHC a lo largo del año ($H = 76,32$; $p < 0,05$), predominando los tamaños menores durante la estación fría en relación al resto del año. Las hembras adultas fueron significativamente más pesadas ($U = 32.818,50$; $p < 0,05$) y de mayor tamaño ($U = 34.752,00$; $p < 0,05$) los machos adultos. Sin embargo, no se encontraron diferencias en la masa corporal ($U = 9.825,50$; $p = 0,82$) ni en el largo hocico cloaca ($U = 8.884,50$; $p = 0,24$) entre machos y hembras juveniles.

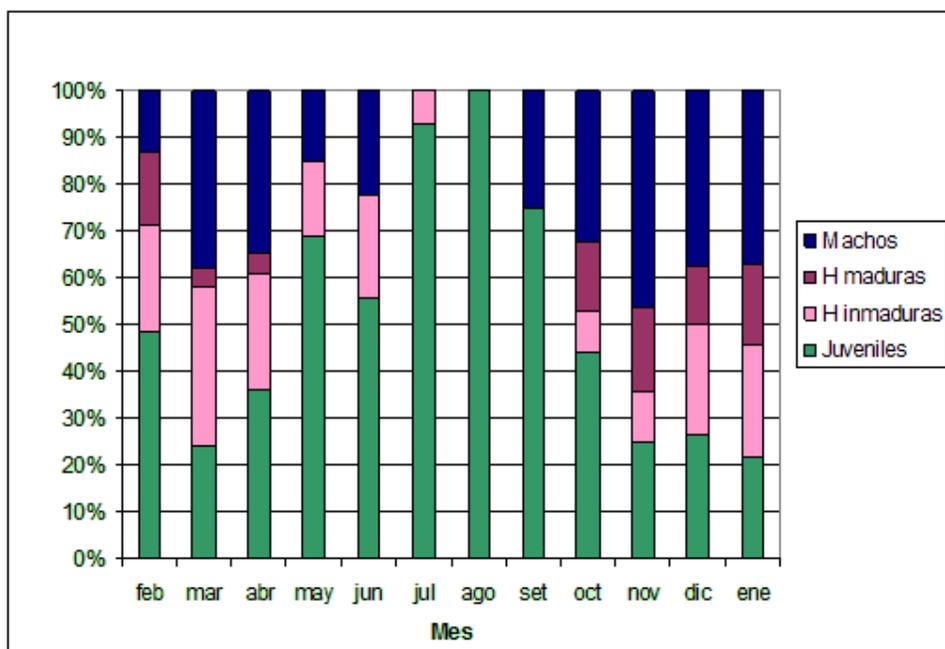


Figura 7: Proporción de ejemplares de las distintas categorías: Machos; hembras maduras (H maduras); hembras inmaduras (H inmaduras); y juveniles de *L. latinasus*.

Actividad reproductiva

El 21,6 % de las hembras presentaron condición grávida. Las hembras maduras fueron más representativas en el período de febrero - marzo, siendo registradas principalmente durante los meses cálidos (de enero 2007 a abril 2007 y de octubre 2007 a diciembre 2007). Entre mayo y agosto no se encontraron hembras con oocitos maduros. Las 53 hembras maduras presentaron una masa corporal media de $5,73 \pm 1,04$ g (3,60 g – 11,50 g) y un LHC medio de $34,40 \pm 1,20$ mm (30,17 mm – 39,9 mm).

El número de hembras grávidas por mes se correlacionó positiva y significativamente con la temperatura ($R^2 = 0,82$; $b = -7,78$; $p < 0,05$) (ver Anexo 2, Figura C), pero no con las precipitaciones ($R^2 = 0,34$; $b = 0,028$; $p = 0,22$). La frecuencia absoluta de machos y hembras se correlacionó significativa y positivamente ($R^2 = 0,90$; $b = 1,01$; $p < 0,05$) (Figura 8). La razón de sexos fue mínima (0,33 m/h) en

el período diciembre 2007-enero 2008 y máxima (1,50 m/h) en octubre 2007-noviembre 2007.

Las hembras adultas resultaron ser significativamente más grandes y pesadas que los machos adultos (LHC: $U = 23.803,00$; $p < 0,05$; MC: $U = 25.736,50$; $p < 0,05$).

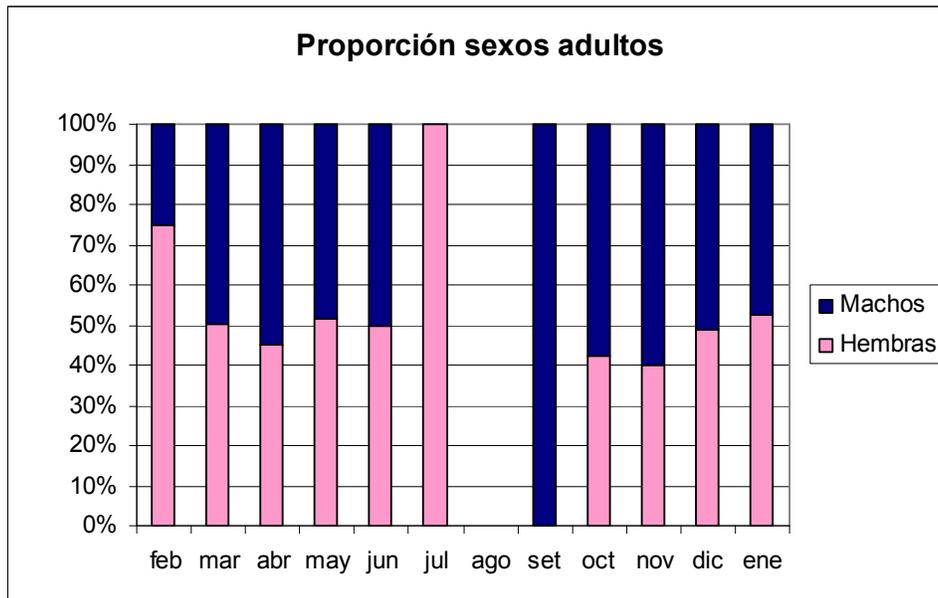


Figura 8: Proporción de sexos de ejemplares adultos de *L. latinasus*.

El número de huevos varió entre 152 en una hembra colectada en abril (LHC = 39,9 mm; MC = 6,7 g) y 705 en una hembra colectada en marzo (LHC = 35,3 mm; MC = 6,3 g). El número medio fue de $361,1 \pm 104,02$ oocitos por hembra. Los oocitos más grandes ($1,57 \text{ mm}^3$) se encontraron en un ejemplar de diciembre (LHC = 34,37 mm; W = 6,7 g) mientras que los más pequeños ($0,38 \text{ mm}^3$) fueron hallados en una hembra capturada en enero (LHC = 31,90 mm; MC = 3,52 g). El volumen medio de oocito estimado por hembra fue de $0,88 \pm 0,29 \text{ mm}^3$.

El LHC y fecundidad mostraron asociaciones débiles tanto en el modelo lineal (Figura 9) como en el exponencial ($R^2 = 0,084$; $b = 48,65$; $p < 0,05$ y $R^2 = 0,084$; $p < 0,05$, respectivamente) (ver Anexo 2). Por otro lado las regresiones lineal y exponencial entre masa del ovario y masa del individuo no fueron significativas ($R^2 = 0,026$; $b = 0,070$; $p = 0,25$ y $R^2 = 0,20$; $p = 0,33$, respectivamente).

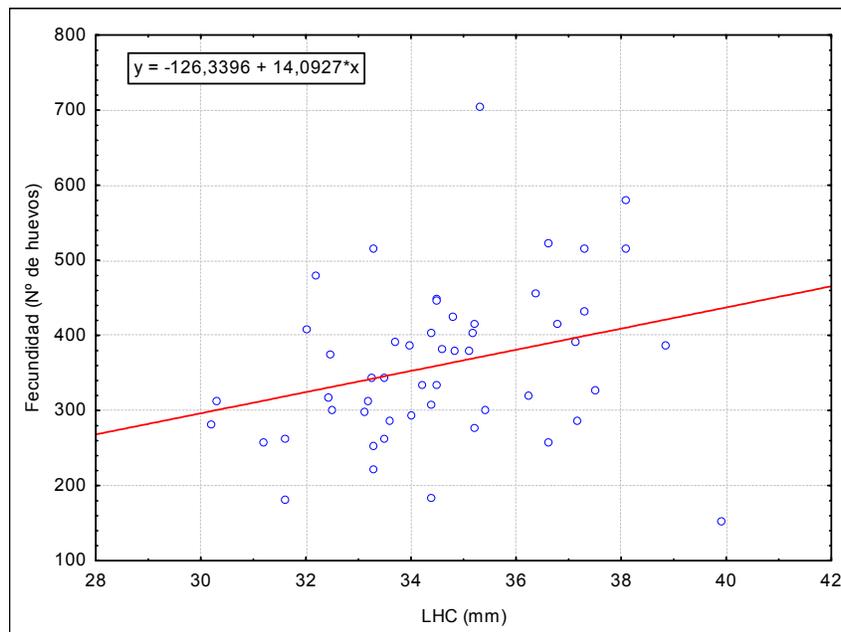


Figura 9: Representación gráfica de la regresión lineal del largo hocico-cloaca (LHC) versus la fecundidad (número (Nº) de huevos) para *L. latinasus*.

Para *L. latinasus* la masa de los ovarios alcanzó el $5,69 \pm 2,01$ % (1,28 % - 10,49 %) de la masa corporal. La fecundidad/LHC, de distribución normal (S-W = 0,97; $p = 0,33$), mostró una media de $10,42 \pm 2,82$ ov.mm⁻¹ (3,81 ov.mm⁻¹ – 19,97 ov.mm⁻¹). No se encontraron diferencias significativas a lo largo del período reproductivo (Figura 10) para MO/LHC ($H = 10,52$; $p = 0,10$) y la media de esta variable fue de $0,009 \pm 0,003$ g.mm⁻¹.

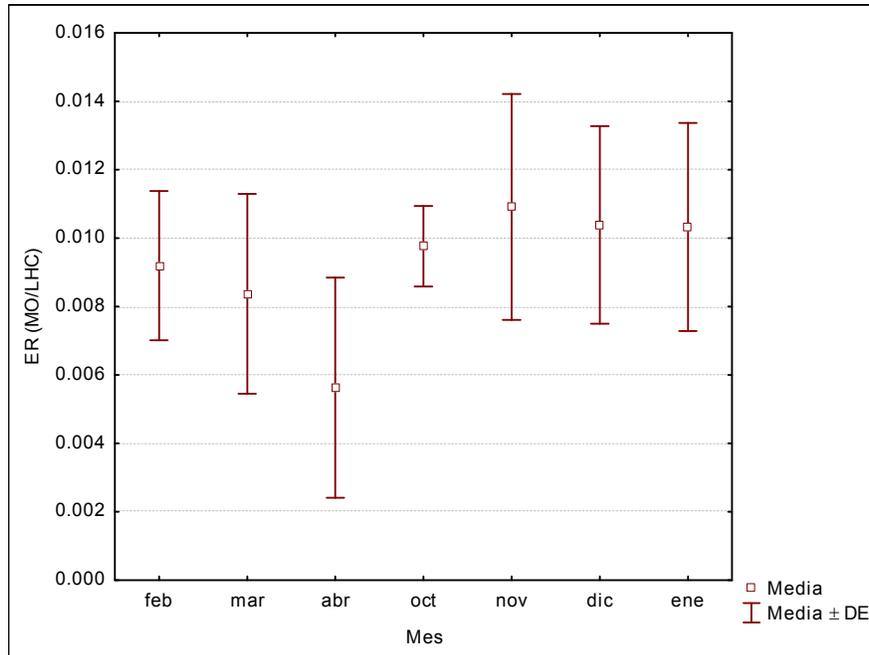


Figura 10: Distribución del esfuerzo reproductivo (ER) (MO/LHC) a lo largo del año para *L. latinasus*.

Dinámica de los cuerpos grasos

El índice de grasa corporal de machos y hembras adultas mostró diferencias significativas ($U = 24.738,50$; $p < 0,05$). Lo contrario ocurrió para los juveniles ($U = 10.202,00$; $p = 0,42$). Adultos y juveniles, machos por un lado y hembras por otro, no presentaron diferencias mensuales. En cuanto a la relación del ÍGC con las variables reproductivas (MO y fecundidad) no se encontraron relaciones significativas ($R^2 = 0,040$; $b = -0,19$; $p = 0,22$; $R^2 = 0,098$; $b = -283,87$; $p = 0,055$ respectivamente).

Discusión

Patrones de actividad

De modo general *Leptodactylus mystacinus*, *L. gracilis* y *L. latinasus* presentan el mismo patrón de actividad y distribución de edades a lo largo del año. En este

sentido, los individuos juveniles se encuentran en mayor proporción durante los meses de invierno y, los adultos están presentes en mayor medida en las estaciones cálidas (de octubre a marzo) incluso llegando a no obtenerse registros durante la época fría. Sin embargo, en términos absolutos la mayoría de los individuos juveniles se encontraron al final de la temporada reproductiva, entre febrero y mayo. Solo para los adultos pudo constatarse dimorfismo sexual en la masa corporal y en el largo hocico-cloaca siendo las hembras significativamente más grandes que los machos. Esto es lo esperado para anfibios anuros, donde el éxito reproductivo de las hembras está determinado por la cantidad de ovocitos que puedan producir (Prado *et al.*, 2000). A su vez, los machos más grandes pueden sufrir mayores tasas de depredación (Howard, 1981; Marangoni *et al.*, 2012).

Para *L. latinasus* y *L. gracilis* se encontraron hembras reproductivamente activas desde principio de primavera a principio de otoño extendiendo el período reproductivo algo más de lo propuesto por Achaval & Olmos (2007) para esta región y en concordancia con Peltzer & Lajmanovich (2007) y Maneyro & Carreira (2012). Una tendencia similar puede inferirse para *L. mystacinus*, ya que además de haberse encontrado una hembra madura en diciembre y una en enero, se hallaron hembras con ovarios en vías de desarrollo durante el mes de febrero y marzo, consistente con el período reproductivo propuesto anteriormente (Peltzer & Lajmanovich 2007; Oliveira Filho & Giaretta 2008; Maneyro & Carreira, 2012). Estas especies podrían ser catalogadas como reproductoras prolongadas donde se espera que la razón de sexos sea relativamente alta en un momento dado dentro del período reproductivo (Wells, 1977), especialmente en el comienzo del mismo. Esto puede deberse a que las presiones de adquisición de parejas son menores que en reproductores explosivos y a la llegada

asincrónica de machos y hembras al sitio reproductivo. En el presente estudio se observó que la razón de sexos mensual de *L. gracilis* se comportó de manera algo distinta a la de *L. latinasus*. Ambas especies tuvieron la mínima en los meses de mayor temperatura (enero y febrero respectivamente), sin embargo, *L. gracilis* presentó su máximo (1,20 m/h) en febrero, al final de su período reproductivo, mientras que *L. latinasus* (1,50 m/h) en noviembre, al comienzo del mismo. Los machos reproductivamente activos no se desplazan demasiado ya que permanecen en el área reproductiva, en cambio las hembras se trasladan mayores distancias y con más frecuencia (Wells, 2007). Esta característica junto con el método de trapeo utilizado (i.e., trampas de caída) podría generar que la muestra esté sesgada hacia las hembras. Además, en los análisis se consideró apropiado tomar en cuenta el total de las hembras adultas y no solo a las hembras maduras, ya que no se diferenció el estado reproductivo de los machos adultos.

Los patrones de actividad de los anuros son determinados, según varios estudios, por dos variables abióticas principales: la temperatura y las precipitaciones (Canavero *et al.*, 2008). Sin embargo, Both *et al.* (2008) proponen al fotoperíodo como la mejor variable para explicar los patrones de actividad de los anuros. La temperatura y el fotoperíodo estarían positivamente correlacionados (Both *et al.*, 2008). En este trabajo la actividad reproductiva de las hembras de las dos especies analizadas ha resultado correlacionada con la temperatura media mensual pero no con las precipitaciones. Estos resultados tienen sentido si se tiene en cuenta que ambas especies presentan reproducción prolongada y que las precipitaciones se encuentran distribuidas homogéneamente a lo largo del año. Por otro lado, estas especies como parte de su modo reproductivo hacen nidos de espuma dentro de cuevas lo que les provee a los

huevos de cierta resistencia a la desecación en comparación con especies con modos reproductivos acuáticos (Downie & Smith, 2003). Esto podría hacer a los eventos reproductivos de las especies del grupo *L. fuscus* menos dependientes de las precipitaciones.

Tamaño corporal vs. Esfuerzo reproductivo

Como en otros trabajos (Perotti, 1997; Rodrigues *et al.*, 2004; Castellano *et al.*, 2004; Camargo *et al.*, 2005; Pereira & Maneyro, 2012; entre otros) en éste se encontraron ajustes (exponencial y lineal) positivos y significativos entre el largo hocico-cloaca y la fecundidad para *L. gracilis* y *L. latinasus*. Martins (1988) encontró la misma relación estudiando hembras de *L. fuscus* (Schneider, 1799), pero Prado & Haddad (2005) y Maragno & Cechin (2009) no encontraron correlaciones significativas entre dichas variables en la misma especie. Uno de los motivos posibles es que el tamaño muestral que utilizaron no fuera suficiente para poder detectar esa asociación. Mientras que Prado & Haddad (2005) consideran que el uso de datos de distintas estaciones reproductivas podría dificultar la detección de asociaciones significativas entre la fecundidad y el largo hocico-cloaca. En este estudio pudieron ser detectadas en individuos de por lo menos dos periodos reproductivos. La correlación positiva pudo detectarse dentro de cada especie (Figs. 5 y 8) así como en un análisis realizado con el pool de especies.

L. latinasus presentó un número medio de ovocitos de 321 similar a lo encontrado por Basso (1990) en la provincia de Buenos Aires o por Martori *et al.* (2005) en el sur de la provincia de Córdoba. El número medio de ovocitos de *L. mystacinus* fue 1.245 semejante a lo que Perotti (1994) halló en la región del Chaco en

Argentina (n = 1.475), pero difiere bastante de lo que Oliveira Filho & Giaretta (2008) observaron (n = 401) en el estado de Minas Gerais, Brasil. Para *L. gracilis* el número medio de ovocitos fue de 828 que sería lo esperado dado el largo hocico cloaca intermedio.

En cuanto a las correlaciones entre masa del ovario y masa corporal no se encontró un patrón que incluya a las dos especies analizadas ya que para *L. gracilis* se encontraron ajustes significativos, pero no para *L. latinasus*. En el caso de *L. latinasus* la especie no aumenta el tamaño de sus óvulos a medida que se incrementa su tamaño o masa corporal sino que invierte en un mayor número de ellos (dato no publicado). Una tendencia que siguen las hembras de anuros es que la cantidad y calidad de huevos que depositan está determinada por el tamaño y la cantidad de recursos que se le hayan asignado a esa camada en particular (Rodrigues *et al.*, 2004; Camargo *et al.*, 2008). El esfuerzo reproductivo calculado como el porcentaje de masa corporal que es explicada por la masa de los ovarios fue similar a los resultados obtenidos por Prado & Haddad (2005) para *L. fuscus* ($6,8 \pm 3,3\%$) o por Martori *et al.* (2005) para *L. latinasus* (6%). Hubo una tendencia a nivel interespecífico a presentar mayor ER a mayores tamaños corporales, siendo la media de *L. latinasus* 5,60%, la de *L. gracilis* 6,17% y la de *L. mystacinus* (n=2) 7,90%. Esto contradeciría estudios previos (Prado & Haddad, 2005) que proponen que especies más pequeñas tienen mayor esfuerzo reproductivo. Esta aparente contradicción puede deberse a que Prado & Haddad (2005) comparan entre especies con modos reproductivos diferentes. Sin embargo, Crump (1974) propone que dado un modo reproductivo, el incremento del tamaño corporal aumenta el esfuerzo reproductivo.

Basándose en la filogenia del grupo *L. fuscus* de Ponssa (2008), *L. mystacinus* y *L. latinasus* se encuentran filogenéticamente más cercanas entre ellas que con *L. gracilis* (Figura 11). Sin embargo, los datos obtenidos en este trabajo parecerían indicar que el tamaño sería mayor determinante de los parámetros reproductivos que los factores históricos. Las variables reproductivas aquí analizadas situaron a *L. latinasus* más cercana a *L. gracilis* y a esta más cercana a *L. mystacinus*.

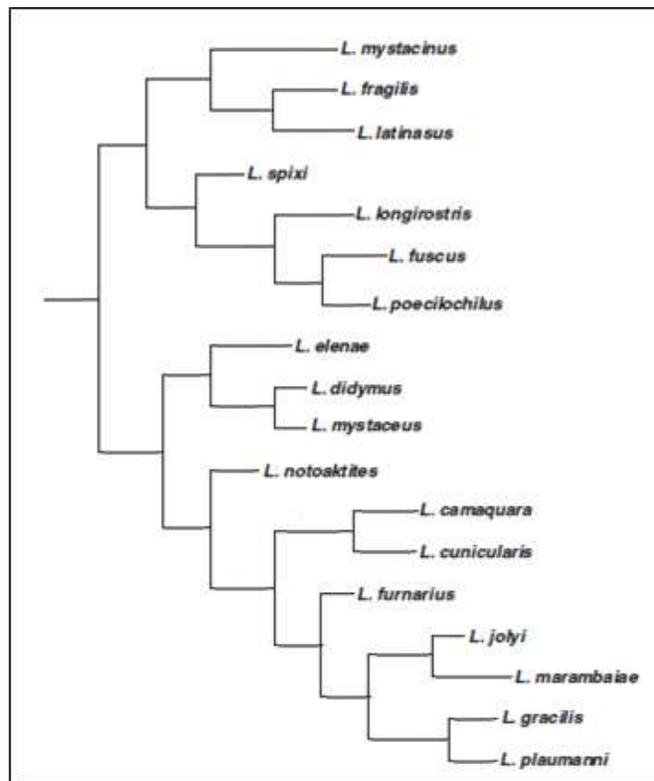


Figura 11: Parte de la filogenia del grupo *L. fuscus*. Modificado de Ponssa (2008).

Dinámica de los cuerpos grasos

Se ha propuesto que los cuerpos grasos contribuyen a la gametogénesis por lo que a medida que las gónadas se desarrollan los cuerpos grasos tenderían a reducirse (Pereira & Maneyro, 2012). Estas estructuras de almacenamiento lipídico no estuvieron relacionados con la masa gonadal de los individuos en *L. latinasus* donde la pendiente

que se aprecia tiende a ser negativa. Lo contrario ocurrió con *L. gracilis*, donde las variables masa del ovario y el índice grasa corporal se encontraron correlacionadas positiva y significativamente, aunque débilmente ($R^2 = 0,22$; $b = 7,05$; $p < 0,05$). El índice de grasa corporal no varió a lo largo del año en ninguna de las dos categorías (juveniles y adultos) para dos de las especies estudiadas (*L. latinasus* y *L. gracilis*). Por otro lado, los adultos de *L. mystacinus* presentaron diferencias a lo largo de los meses de estudio, pero estos resultados pueden estar sesgados debido a la pequeña muestra con la que se trabajó. Los cuerpos grasos son comúnmente asociados con variables reproductivas (fecundidad y masa de los ovarios) ya que se estima tienen una relación inversa con la gametogénesis (Fitzpatrick, 1976). Sin embargo, en el presente estudio no se encontró dicha correlación para *L. gracilis* sino que la correlación resultó ser positiva, es decir que hubo una tendencia a que hembras con mayor número de huevos y/o mayor masa ovariana tuvieran más cantidad de cuerpos grasos. Por otro lado, *L. latinasus* no mostró tener relación significativa entre estas variables, de todas maneras la asociación tendió a ser negativa a pesar de no ser significativa. La ausencia de correlación ha sido encontrada en otros trabajos como Jørgensen *et al.* (1979) y Jørgensen (1986). Este trabajo colabora a mantener la ambigüedad citada por Saidapur & Hoque (1996) sobre el rol de los cuerpos grasos en la gametogénesis.

Conclusiones

El período de actividad reproductiva de cada una de las especies analizadas (*L. garacilis* y *L. latinasus*) resultó ser prolongado (extendiéndose desde setiembre a abril), una tendencia similar puede suponerse para *L. mystacinus*. La presencia de hembras con ovocitos maduros se correlacionó positivamente con las temperaturas pero no con las precipitaciones. También se correlacionó de manera positiva la fecundidad con el

tamaño corporal intraespecíficamente. Así mismo, pudo observarse una tendencia del esfuerzo reproductivo, a nivel interespecífico, de aumentar con el incremento del tamaño. La dinámica de los cuerpos grasos y del esfuerzo reproductivo denotan una inversión energética con cambios ontogénicos.

Bibliografía

- Achaval, F. & Olmos, A. 2007. *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. Tercera Edición corregida y aumentada. Biophoto, Montevideo.
- Adams, A. E. & Rae, E. E. 1929. An experimental study of the fat-bodies in *Triturus (diemyctylus) viridescens*. *The Anatomical Record*, 41: 181-203.
- Barrio, A. 1965. Afinidades del canto nupcial de las especies cavícolas del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, 25 (70): 401-410.
- Basso, N. G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. *Monografía número Cuadernos de Herpetología, serie Monografías Asociación Herpetológica Argentina*, 1, 70 pp.
- Both, C., Kaefer, I. L., Santos, T. G. & Cechin, S. T. Z. 2008. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History*, 42: 205-222.
- 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. *Annales Zoologici Fennici*, 42: 513-521.
- Camargo, A., Sarroca, M., & Maneyro, R. 2008. Reproductive effort and the egg number vs. size trade-off in *Physalaemus* frogs (Anura: Leiuperidae). *Acta Oecologica*, 34: 163-171.
- Canavero, A., Naya, D. E., & Maneyro, R. 2001. *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokerman, 1978 (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 15: 89.
- 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: 29-41.
- Canavero, A. & Arim, M. 2009. Clues supporting photoperiod as the main determinant of seasonal variation in amphibian activity. *Journal of Natural History*, 45: 45-48.

- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano. Monografia* (Nueva Serie), 2: 1-609.
- Castellano, S., Cucco, M. & Giacoma, C. 2004. Reproductive Investment of Female Green Toads (*Bufo viridis*). *Copeia*, 3: 659-664.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 61: 1-68.
- Downie, J. R. & Smith, J. 2003. Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: Developmental differences and interspecific Comparisons. *Journal of Herpetology*, 37: 107-115.
- Duellman, W. E. 1985. Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of adaptative strategies. *South African Journal of Science*, 81: 174-178.
- Dunham, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. In: Huey, R. D.; Pianka, E. R. & Schoener, T. W. (Eds.), *Lizard Ecology*. London, Harvard University Press, 261–280.
- Fitzpatrick, L. C. 1976. Life history patterns of storage and utilization of lipids for energy in amphibians. *American Zoology*, 16: 725-732.
- Frost, D. R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gadgil, M. & Bossert, W. H. 1970. Life Historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104, 1-24.
- Gallardo, J. M. 1964. *Leptodactylus prognathus* Boul. y *L. mystacinus* (Burm.) con sus respectivas especies aliadas (Amphibia, Leptodactylidae del grupo Cavicola). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", (Zoología)*, 9: 91-121.
- Gallardo, J. M. 1964. *Leptodactylus gracilis* (D. et B.) y especies aliadas (Amphibia, Anura). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", (Zoología)*, 9: 38-57.
- Gallardo, J. M. 1974. *Anfibios de los alrededores de Buenos Aires*. Editorial EUDEBA, Buenos Aires, 7-231 pp.
- Heyer, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23: 421-428.
- Hoque, B. & Saidapur, S. K. 1994. Dynamics of oogenesis in the tropical anuran *Rana tigrina* (Amphibia: Ranidae) with special reference to vitellagenic cycles in wild-

- caught and captive frogs. *Journal of bioscience*, 19: 339-352.
- Howard, R. D. 1981. Sexual dimorphism in bullfrogs. *Ecology*, 62: 303-310.
- Instituto Nacional de Estadística (INE), Uruguay. 2011. <http://www.ine.gub.uy/biblioteca/anuario2007/anuario%20web.swf>.
- Jørgensen, C. B., Billeter, E & Poulsen, K. 1979. Effects of unilateral ovariectomy of oocytes in the ovaries of adult toads (*Bufo bufo bufo* L.). *Biology of Reproduction*, 20: 346-354.
- Jørgensen, C. B., Larsen, L. O. & Lofts, B. 1979. Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles in other temperate zone anurans. *Biologiske Skrifter*, 22: 1-37.
- Jørgensen, C. B. 1986. Effect of fat bodies excision in female *Bufo bufo* on ipsilateral ovary, with a discussion of fat body-gonad relationships. *Acta Zoologica*, 67: 5-10.
- Jørgensen, C. B. 1992. Growth and reproduction. In *Environmental physiology of the amphibians*, 439-466. Feder, M. E. & Burggren, W. W. (Eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- Kusano, T. & Hayashi, T. 2002. Female size-specific clutch parameters of two closely related stream-breeding frogs, *Rana sakuraii* and *R. tagoi tagoi*: Female size-dependent egg size. *Current Herpetology*, 21: 75-86.
- Larsen, L. O., & Lofts B. 1979. Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L) compared with cycles in other temperate zone anurans. *Biological skripta*, 22: 1-37.
- Langone, J. A. 2003. Diversidad de la Biota Uruguaya. Amphibia. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología* (2ª Serie), 10: 1-12.
- Lemckert, F. L. & Shine, R. 1993. Costs of reproduction in a population of the frog *Crinia signifera* (Anura: Myobatrachidae) from southeastern Australia. *Journal of Herpetology*, 27: 420-425.
- Long, D. R. 1987. A comparison of energy substrates and reproductive patterns of two anurans, *Acris crepitans* and *Bufo woodhousei*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 87: 81-91.
- Maneyro, R. 2008. Padrões de atividade espaço - temporais em uma comunidade neotropical de anuros. PhD. Tesis. Pontificia Universidade Catolica de Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil, 146 pp.
- Maneyro, R. & Carreira, S. 2012. *Guía de anfibios del Uruguay*. Primera edición. Ediciones de la Fuga. Montevideo.

- Maragno, F. P. & Cechin, S. Z. 2009. Reproductive biology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) in the Subtropical climate, Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 99: 237-241.
- Marangoni, M. F., Barrasso, D. A., Cajade, R. & Agostini, G. 2012. Body size, age and growth pattern of *Physalaemus fernandezae* (Anura: Leiuperidae) of Argentina. *North-Western Journal of Zoology*, 8: 63-71.
- Martins, M. 1988. Biología reproductiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 48: 969-977.
- Martori, R., Aun, L., Birri, A., Rozzi Giménez, C. & Heredia, E. 2005. Reproducción comparada de tres especies de anuros sintópicos de una localidad del sudeste de Córdoba. *Cuadernos de Herpetología*, 18: 43-59.
- Maxson, L., and Heyer, W. R. 1988. Molecular systematics of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana: Zoology*, 41: 1-13.
- Morrison, C. & Hero, J-M. 2003. Geographic variation in the life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*, 72: 270-279.
- Clare Morrison, C. & Hero, J-M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*, 72: 270-279.
- Oliverira Filho, J. C. & Giaretta A. A. 2008. Reproductive behavior of *Leptodactylus mystacinus* (Anura, Leptodactylidae) with notes on courtship call of other *Leptodactylus* species. *Iheringia, Série Zoologia*, 98: 508-515.
- Peltzer, P. M. & Lajmanovich, R. C. 2007. Amphibians. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Iriundo, M.H., J. C. Paggi, M. J. Parma (Eds.). Springer, Berlin Heidelberg & New York, 327-340 pp.
- Pereira, G. & Maneyro, R. 2012. Size-fecundity and reproductive investment in females of *Physalaemus riograndensis* Milstead, 1960 (Anura, Leiuperidae) in Uruguay. *The Herpetological Journal*, 22: 145-150.
- Perotti, M. G. 1994. Aportes preliminares sobre la reproducción en una comunidad de anuros chaqueños en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8: 39-50.
- Perotti, M. G. 1997. Reproductive modes and quantitative reproductive parameters of an anuran assemblage from the semiarid Chaco, Salta, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 277-288.
- Ponssa, M. L. 2008. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46: 249-266.

- Prado, C. P., Uetanabaro, M. & Lopez, E.S. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptidactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, 34: 135-139.
- Prado, C. P. & Haddad, C. F. B. 2005. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, south-western Brazil. *Herpetological Journal*, 15: 181-189.
- Rodrigues, D. de J., Uetanabaro M & Lopes F. 2004. Reproductive strategies of *Physalaemus nattereri* (Steindachner, 1863) and *P. albonotatus* (Steindachner, 1864) at Serra da Bodaoquena. State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista Española de Herpetología*, 18: 63-73.
- Saidapur, S. K. & Hoque, B. 1996. Long-term effects of ovariectomy on abdominal fat body and body masses in the frog *Rana tigrina* during the recrudescence phase. *Journal of Herpetology*, 30: 70-73.
- Salthe, S. N. & Duellman, W. E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In *Evolutionary Biology of the Anurans*, 229-249. Vial, J.L. (ed.). Columbia: University of Missouri Press.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. New York: Oxford University Press.
- Stebbins, R. C. & Cohen, N. W. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press, Princeton.
- Tejedo, M. 1992. Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toads (*Bufo calamita*). *Journal of Zoology*, 228: 545-555.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666-693.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and behaviour of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wogel, H., Abrinhosa, P. A. & J. P. Pombal Jr. 2002. Atividade reprodutiva de *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambiente temporário. *Iheringia, Série Zoologia*, 92(2): 57-70.

Anexo 1: Regresiones significativas para *L. gracilis*.

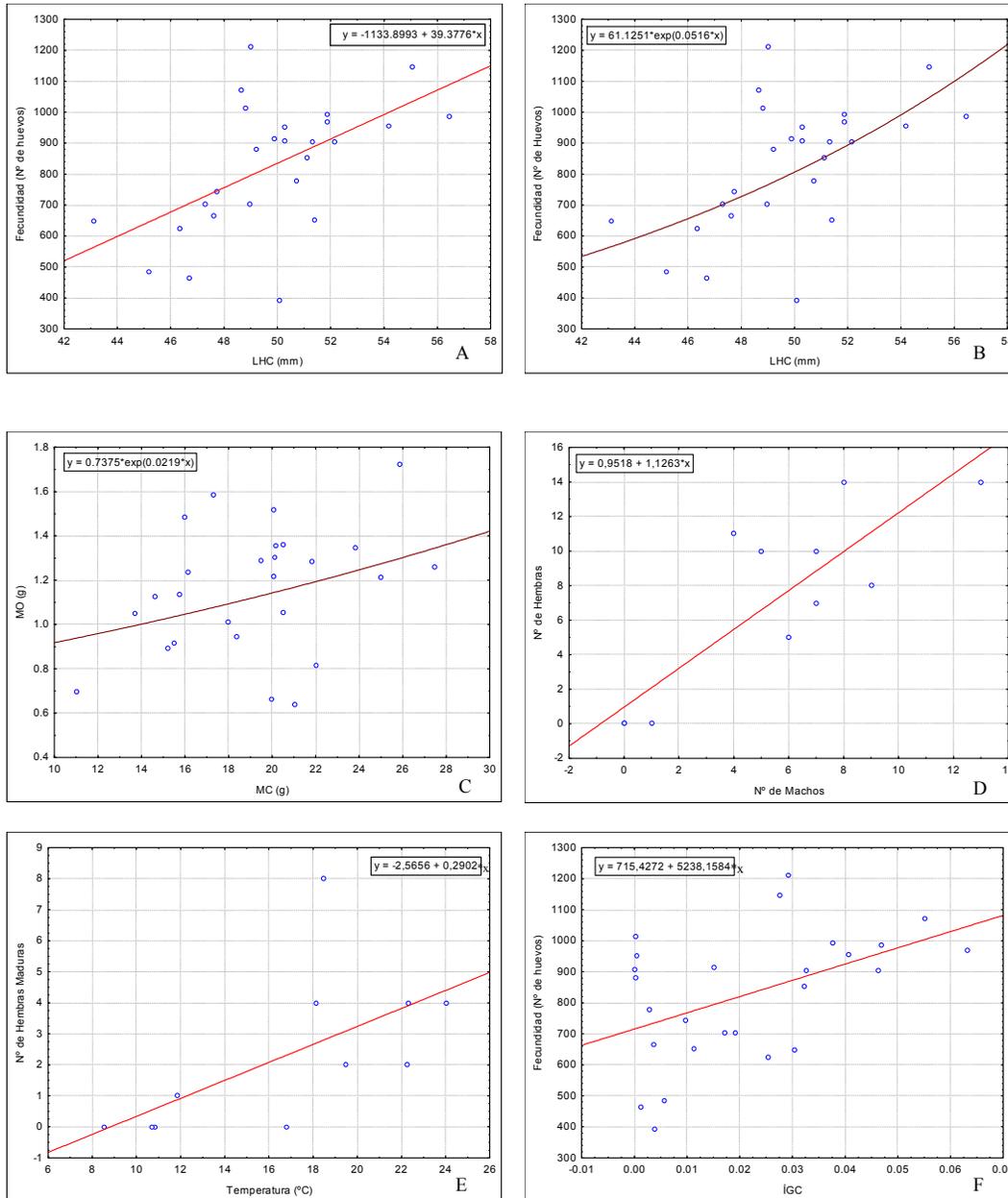


Figura 5: A- Regresión lineal del largo hocico-cloaca (LHC) *versus* la fecundidad (número (N°) de huevos); B- Regresión exponencial del largo hocico-cloaca (LHC) *versus* la fecundidad (número (N°) de huevos); C- Regresión exponencial de la masa corporal (MC) *versus* la masa de los ovarios (MO); D- Regresión lineal del número (N°) de machos *versus* el número (N°) de hembras; E- Regresión lineal de la Temperatura *versus* el número (N°) de hembras maduras; F- Regresión lineal del índice de grasa corporal (ÍGC) *versus* la fecundidad (número (N°) de huevos) para *L. gracilis*.

Anexo 2: Regresiones significativas para *L. latinasus*.

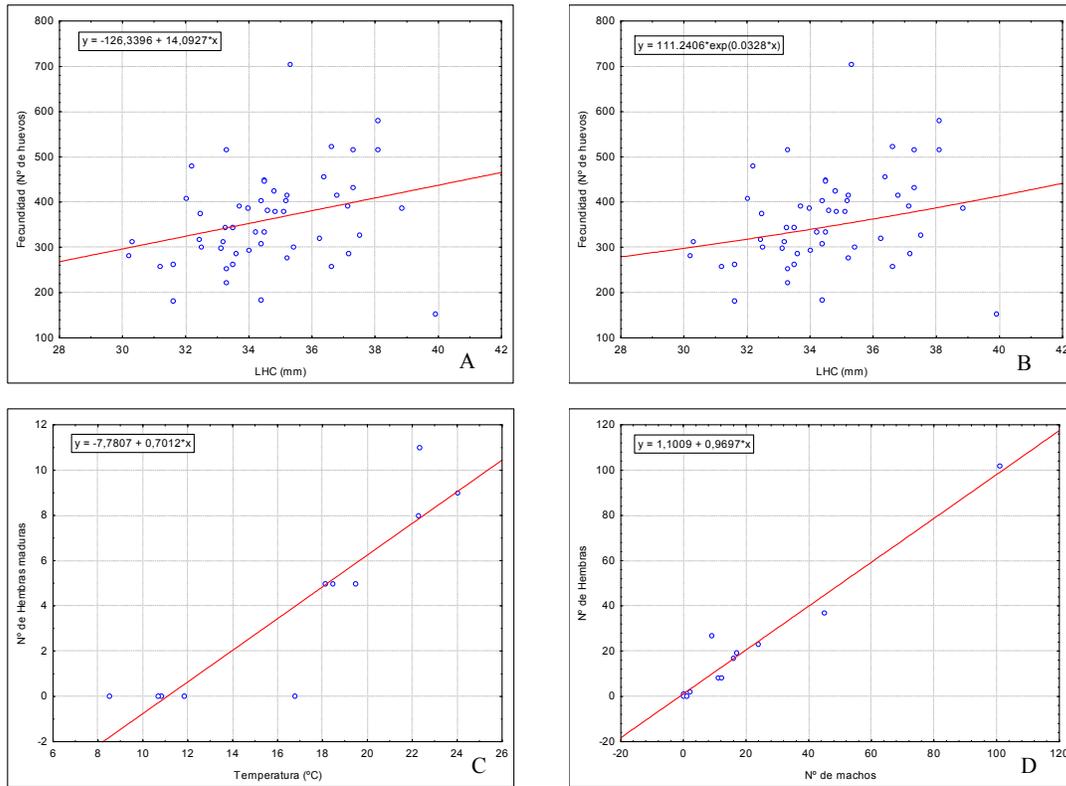


Figura 2: A- Regresión lineal del largo hocico-cloaca (LHC) *versus* la fecundidad (número (Nº) de huevos); B- Regresión exponencial del largo hocico-cloaca (LHC) *versus* la fecundidad (número (Nº) de huevos); C- Regresión lineal de la Temperatura *versus* el número (Nº) de hembras maduras; D- Regresión lineal del número (Nº) de machos adultos *versus* el número (Nº) de hembras adultas para *L. latinasus*.