



**TESINA PARA OPTAR AL GRADO DE LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PROFUNDIZACIÓN ZOOLOGÍA - VERTEBRADOS**

ANÁLISIS CUALITATIVO Y CUANTITATIVO DE LA DIETA DE *Odontophrynus americanus* (Duméril & Bibron, 1841) (ANURA: CYCLORAMPHIDAE) EN UNA POBLACIÓN DEL CENTRO-SUR DEL DEPARTAMENTO DE TACUAREMBÓ (URUGUAY)

Federico Achaval Coppes

Orientador: *Dr. Raúl Maneyro*

Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados
Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales
Facultad de Ciencias
Universidad de la República
Montevideo - Uruguay

2011

Dedicatoria

Quisiera dedicar este trabajo a mi familia y amigos (otra familia más) por brindarme apoyo en los momentos difíciles de mi existencia. A mi madre y abuela Zuni por decirme siempre “estudía y prepárate”, a mi hermana (HERMA!!) por compartir el crecimiento de nuestras respectivas carreras, a mi padre porque “todo llega”. A Polonio, fiel amigo.

Agradecimientos

Agradezco al Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (UDELAR) por contribuir a mi formación como futuro biólogo. Al Dr. Raúl Maneyro por ser un excelente tutor y ejemplar maestro. Al Dr. Enrique Morelli y a la MSc. Gabriela Bentancur por la ayuda en la determinación de los ejemplares de artrópodos. A la Lic. Fernanda Cabrera por la ayuda en la identificación de los gastrópodos. A Santiago Carreira, Alejandro Nuñez, Edwin da Costa y al Lic. Ignacio Lombardo por coleccionar los ejemplares que me permitieron realizar la pasantía. A la Lic. Gisela Pereira, Santiago Cruces, MSc. Cecilia Bardier, Lic. Ignacio Lombardo, Vanesa Valdés, Ernesto Euguel, MSc. Alejandra Panzera por brindar aportes logísticos a la tesina y por ser unos buenos compañeros de laboratorio llenos de sorpresas y buena amistad pese a las diferencias de convivencia. A Vanesa Valdés y Noelia Gobel por la ayuda en la obtención de los datos de los ejemplares de laboratorio. A la Lic. Graciela Olazábal y Lic. Sylvia Rodríguez de la sección de referencia de la biblioteca de Facultad de Ciencias por colaborar en la obtención de los papers que muchas veces no podía descargar de Internet. A Ivana Croce, Paula Cuello, Pablo Bianchi, Andrea Diez por la amistad que cosechamos a lo largo de estos 10 años de estudio, siguiendo rumbos distintos pero sin perder nuestra camaradería y amistad. A mi buen amigo Alejandro Buroni por sus consejos sobre no dejar la carrera y buscar trabajo (teniendo dicha oportunidad), me permitieron finalizar la carrera.

Tabla de Contenido

Resumen	5
Introducción	6
Objetivo	8
Hipotesis	9
Materiales y Métodos	9
Sitio de Estudio	9
Datos de Medidas e Identificación de Presas	10
Análisis de la Dieta	10
Índices y Análisis Estadístico	11
Resultados	13
Descripción de la Muestra	13
Composición de la Dieta	15
Ontogenia de la Dieta	17
Variación Estacional	19
Estación Cálida	21
Estación Fría	22
Comparación de la Dieta de Adultos entre Estaciones	23
Comparación de la Dieta de Juveniles entre Estaciones	24
Variación Intersexual	24
Variación Intrasexual Estacional	27
Hembras	27
Machos	29
Discusión	29
Hábitos Alimenticios	29
Ontogenia	31
Variación Estacional	34
Variación Intersexual	36
Conclusiones Finales	38
Bibliografía	38
Apéndice I	45

Resumen

En el presente trabajo se estudió la dieta de una población de escuerzo chico (*Odontophrynus americanus*) (Anura: Cycloramphidae) en base a ejemplares colectados en la localidad de Rincón de Zamora, departamento de Tacuarembó. Se analizaron los contenidos estomacales identificando presas, y describiendo las mismas a través de su volumen y frecuencia. Dichos parámetros fueron relacionados con características de los ejemplares (tamaño, sexo, edad) y estación del año en que fueron colectados. La diversidad de la dieta se estimó utilizando los índices de Shannon-Weaver (J) y Levins (B_a) estandarizados que para una mejor interpretación fueron relacionados con curvas de enrarecimiento. También se calculó el grado de similitud entre los contenidos estomacales de adultos y juveniles con el coeficiente de similitud de Jaccard (C_j) y de Pianka (O_{jk}) y se realizó un un Test-G para dilucidar si existen diferencias significativas entre clases de edad y sexo, así como de la estación de colecta. De los 330 individuos analizados, 231 presentaron contenido estomacal (34 hembras, 19 machos y 178 juveniles). Se lograron identificar y medir 960 presas de las cuales 835 estaban en los juveniles y 125 en los adultos. En los adultos las presas más representativas numéricamente fueron los coleópteros (33%), las larvas (17%), las arañas (13%) y los ortópteros (12%). En el caso de los juveniles las presas más representativas numéricamente fueron los caracoles (36%), los coleópteros (23%), las larvas (17%) y los colémbolos (9%). Los adultos de *Odontophrynus americanus* presentan un patrón de forrajeo “sit-and-wait” con dieta generalista, integrada no solamente por insectos sino por otros grupos taxonómicos. Los machos y hembras presentaron similitud en la amplitud trófica (Machos $J= 0.94$; $B_a= 0.7$ y Hembras $J= 0.88$ y $B_a= 0.5$) pero no así en la identidad de las presas ($O_{jk}= 0.8$; $C_j=0.33$; Test-G=47.1; $p<0.05$). La población estudiada exhibe un pico de actividad a finales de la estación cálida, donde tuvo lugar la máxima precipitación. Posiblemente en este período se superponga la actividad reproductiva con la alimenticia. Para los juveniles de *O. americanus* se puede sugerir un patrón de forrajeo intermedio con selectividad hacia ciertos ítems terrestres (larvas, coleópteros y moluscos) y con actividad principal en la estación fría. Por otro lado la asociación entre los tamaños de las presas y los depredadores puede indicar que la amplitud trófica (o diversidad dietaria), puede estar dada por el tamaño de los anfibios y la variación estacional en las abundancias de las presas.

Palabras claves: Anfibios, dieta, *Odontophrynus americanus*.

INTRODUCCIÓN

El nicho ecológico de un individuo se define como el hipervolumen multidimensional donde el individuo puede desarrollarse (Hutchinson, 1958). La alimentación es considerada, junto con el tiempo y lugar de actividad, una de las principales dimensiones del nicho ecológico de cualquier especie animal (Pianka, 1973; Schoener, 1974). Los factores ecológicos (entre los que se encuentra la alimentación) y factores climáticos como temperatura o humedad condicionan la dispersión diferencial de las especies, cuyos patrones resultan de estas interacciones y de las características de los biotopos (Barrio, 1964). Por lo tanto, es necesario vincular el estudio de las características espacio-temporales de los biotopos, a la dinámica de las estrategias alimenticias de los animales ectotermos. El conocimiento de la dieta de anuros permitiría evaluar la calidad del suelo en distintos ambientes como también desarrollar herramientas para proponer potenciales medidas de manejo y control de determinadas plagas que afecten distintos cultivos (Hirai & Matsui, 1999; Peltzer *et al.*, 2010).

La información acerca de la dieta, es un buen mecanismo para entender la historia de vida de los anuros, las fluctuaciones poblacionales y el impacto en la modificación del hábitat sobre las poblaciones. De esa manera se puede, entre otras cosas, proponer y monitorear estrategias adecuadas de conservación (Anderson *et al.*, 1999). Los anuros son tradicionalmente descritos como depredadores generalistas, predando de manera oportunista principalmente sobre invertebrados incluyendo moluscos, anélidos, milípedos, arácnidos, crustáceos, y una gran variedad de insectos (Toft, 1980; 1981; Duellman & Trueb, 1994). Las estrategias alimentarias de los anfibios incluyen la elección de la presa y el modo en el que dicha presa es localizada y capturada (Duellman & Trueb, 1994). En este sentido la composición de la dieta se define como un continuo entre dos extremos (“generalistas” vs “especialistas”), donde a partir de la composición se pueden dilucidar los patrones de forrajeo y particularmente las estrategias de captura. En particular, entre los anuros, la especialización debería implicar una estrategia de captura selectiva y un comportamiento depredador activo (en el sentido de Toft, 1981), al tiempo de posicionar a estos anfibios como potenciales presas de depredadores tipo “sit & wait” (Huey & Pianka, 1981). Las dietas especializadas de los anfibios en general están en consonancia con una tendencia a la formicivoría, lo que se relaciona con una alta abundancia de presas, debido al bajo aprovechamiento energético de las mismas (Caldwell, 1996; Vences *et al.*, 1998). Este tipo de patrones ha sido observado en dendrobátidos y bufónidos (Toft, 1980; 1981) y tal es el patrón dietario que esperaríamos en otras especies que poseen coloraciones llamativas y sustancias bioactivas (*Melanophryniscus*, mantéllidos, etc). Por oposición las

especies con dietas generalistas, utilizarían estrategias de captura al acecho y por lo tanto, en vez de ser aposemáticos (con colores llamativos) serían miméticos (para confundirse con el entorno), lo que se vería reforzado porque sus potenciales depredadores serían animales con estrategias de captura activa (Huey & Pianka, 1981).

La mayoría de los anuros experimentan alguna variación en la ingesta dietaria y eficiencia alimenticia a lo largo de sus vidas. Para algunas especies, la abundancia y calidad de las presas consumidas podría variar estacionalmente, entre sexos y a lo largo de la ontogenia (Labanick, 1976; Hodgkison & Hero, 2003; Maneyro *et al.*, 2004). Los adultos y juveniles de muchas especies de anuros ocupan el mismo hábitat y posiblemente presenten la misma disponibilidad de presas (Duellman & Lizana, 1994; Giaretta *et al.*, 1998; Hodgkison & Hero, 2003; Brasileiro *et al.*, 2010). Sin embargo, la composición de la dieta puede diferir entre individuos de distinto tamaño. En este caso, la selección para diferentes tamaños de presas posiblemente resulte de las limitaciones morfológicas como el tamaño de la boca (Labanick, 1976; Brasileiro *et al.*, 2010). Los cambios ontogénicos en el consumo de las presas también pueden ser debidos a diferencias en la electividad del tipo de presa y/o relacionados a los modos de forrajeo (Brasileiro *et al.*, 2010). Por otra parte, la estación (cálida o fría) puede jugar un rol importante en la selección del tipo de presa, debido a que factores abióticos (como la temperatura o precipitación) condicionan los patrones de actividad de los anfibios al tiempo que determinan las fluctuaciones en la abundancia de artrópodos a lo largo del año (Toft, 1980; Maneyro & Da Rosa, 2004; Santos *et al.*, 2004).

El género *Odontophrynus* comprende 11 especies que se distribuyen en el Sur de América (Frost, 2009). Los miembros de dicho género se reconocen por su cuerpo globoso, patas proporcionalmente cortas y cabeza muy ancha y semicircular en vista dorsal (Lavilla, 2005). Entre las especies del género, *Odontophrynus americanus*, es uno de los anfibios más comunes de la región subtropical. Se encuentra presente en Argentina, parte de Bolivia, Brasil, Paraguay y en Uruguay (Savage & Cei, 1965). En el territorio uruguayo habitan dos especies pertenecientes al género *Odontophrynus*: *O. maisuma* y *O. americanus*. La primera de ellas, tiene una distribución geográfica restringida a los ambientes arenosos costeros del sur (Rosset, 2008) y, *O. americanus* está presente en todo el país (Achaval & Olmos, 2007).

El biotopo de *Odontophrynus americanus* comprende pastizales, lagunas temporarias y semipermanentes con vegetación. La especie tiene el hábito de enterrarse (comportamiento fosorial) como mecanismo de defensa frente a la desecación. La presencia de tubérculos tarsales bien desarrollados es una adaptación anatómica que favorece la construcción de cuevas, las que llegan a estar a 10 centímetros por debajo de la superficie (Achaval & Olmos, 2007). La piel dorsal y ventral es granulosa y la mayoría de los ejemplares

presenta una línea amarilla longitudinal que va desde el extremo de la cabeza hasta la cola. Existe un marcado dimorfismo sexual, ya que los machos tienen el saco vocal de color oscuro. Se reproducen todo el año en charcos formados luego de lluvias en cuyos fondos barrosos depositan huevos de color negro (Maneyro *et al.*, 1995; Achaval & Olmos, 2007).

Existen algunas breves referencias descriptivas acerca de la dieta de *Odontophrynus americanus*, en las que se señala que la misma está casi exclusivamente compuesta de insectos adultos, larvas de mariposas e isópodos, aunque también incluyen escorpiones, caracoles terrestres y lombrices (Gallardo, 1963; Barrio, 1964; Achaval & Olmos, 2007). También existen dos recientes trabajos en que se reporta una descripción un poco más detallada de la dieta en *O. americanus* pero en líneas generales, señalan la misma composición ya detallada en los primeros trabajos (Peltzer *et al.*, 2010; Cossovich *et al.*, 2011).

Objetivo

El objetivo del presente trabajo es describir la dieta de una población de *Odontophrynus americanus* presente en la localidad de Rincón de Zamora, departamento de Tacuarembó (Uruguay).

Los objetivos específicos son:

- 1 - Determinar en qué posición relativa se encuentra la especie dentro del gradiente “generalista” - “especialista”.
- 2 – Proponer la estrategia de captura principal (“sit and wait” o activa) a partir de la composición observada en la dieta.
- 3 - Analizar si existe una relación del tamaño del individuo con el tipo y cantidad de presas (volumen, frecuencia).
- 4 - Dilucidar si la época del año (estación cálida – fría) condiciona un consumo diferencial de las presas por parte de *Odontophrynus americanus*.
- 5 - Estudiar si existen diferencias en la composición de la dieta entre los sexos.

Hipótesis

Los adultos de *O. americanus* presentan una dieta generalista y un patrón de forrajeo “sit & wait” que puede derivar en diferencias en la composición entre estaciones del año.

El tamaño actuaría como una restricción morfológica que condiciona la composición de la dieta entre edades siendo la amplitud trófica de los juveniles limitada por dicha variable.

Materiales y Métodos

Sitio de Estudio

Los 330 ejemplares de *Odontoprhnus americanus* fueron colectados en la localidad de Rincón de Zamora, departamento de Tacuarembó (32°26'06'' Sur y 55°31'59'' Oeste), entre febrero del 2007 y enero del 2008, cerca de la desembocadura del Río Tacuarembó (figura 1).



Figura 1: Representación geográfica donde se detalla la ubicación de Rincón de Zamora en donde se colectaron *O. americanus*.

La temperatura y precipitación medias anuales fueron de 16.3°C y 121.7 mm, respectivamente. Las condiciones de temperatura y precipitación medias mensuales del 2007 se presentan en la figura 2.

Datos Morfológicos e Identificación de Presas

Los individuos fueron medidos, largo hocico cloraca (LHC) y pesados (m). Fueron sexados por análisis gonadal y caracteres sexuales externos. A cada ejemplar se le removió el estómago y el intestino (Schoener, 1989). El contenido se analizó bajo lupa binocular a diferentes aumentos. Las presas fueron identificadas y clasificadas hasta el máximo nivel taxonómico posible, utilizando las claves que se encuentran disponibles para los diferentes grupos de invertebrados (Benamú, 2007; Bentancourt *et al.*, 2009). Las presas que no pudieron ser identificadas debido al grado de digestión fueron excluidas de los análisis. El largo, al igual que el ancho de la presa, se midió bajo lupa con una regla asociada a la lente, con una precisión de 0.1 mm. El largo de presas fragmentadas que pudieron ser identificadas y tomada la medida de ancho, fue estimado utilizando formulas de regresión (Hirai & Matsui, 2001). Los contenidos se preservaron individualmente en frascos de 1,5 cc y/o 5 cc con Etanol 70° anotando número de individuo y sexo.

Análisis de la Dieta

Para determinar la dieta, se empleó el porcentaje del número de individuos (PNI) que fue calculado para cada tipo de presa como: PNI_i: 100*(número de individuos en la categoría ítem “i”/número total de presas individuales en la muestra) (Da Rosa *et al.*, 2002).

Se utilizaron las medidas de largo y ancho máximo de la presa para calcular el volumen (V) usando la ecuación presentada por Dunham (1983):

$$V = \frac{4\pi}{3} \frac{L}{2} \left(\frac{W}{2} \right)^2$$

donde L es el largo de la presa y W es el ancho; esta fórmula se ajusta bastante bien para presas de tipo insectos, arañas, isópodos y colémbolos. En el caso de larvas y gastrópodos se usó la formula de un prisma cilíndrico (Magnusson *et al.*, 1985):

$$V = \pi * r^2 * h$$

donde r se calcula dividiendo el ancho entre 2 y h equivale al largo de la presa. Para el caso de los escolopendromorfos se usó la formula de un prisma cilíndrico elipsoidal:

$$V = \pi * a * b * h$$

donde a corresponde al radio del eje menor (que es 1/3 del ancho), b al radio del eje mayor (se calcula dividiendo el ancho entre 2) y h al largo de la presa. En todas las fórmulas se expresaron valores máximos de ancho y largo del cuerpo de la presa porque son las únicas medidas que pueden ser definidas inequívocamente con el menor error posible para los cálculos de volumen (Magnusson *et al.*, 1985).

Para determinar la contribución de cada categoría de alimento a la dieta, se usaron tres medidas de la abundancia: número, volumen y frecuencia de ocurrencia para cada ítem presa, que permiten discriminar diferentes hábitos del depredador. Estas tres medidas se combinaron utilizando el Índice de Importancia Relativa de Pinkas *et al.* (1971) que responde a la fórmula:

$$\text{IRI} = \%FO (\%V + \%N)$$

donde %N expresa la importancia numérica; %V la importancia volumétrica, que nos da una idea del valor nutricional de ítem presa; y %FO expresa la proporción de estómagos conteniendo un ítem presa específico, que refleja el proceso de selección del depredador (López-Alvarez, 1984; Basso, 1990). Los valores de %FO sirvieron para remover de los análisis porcentajes menores al 5% a nivel de Orden y porcentajes menores al 3% a nivel de Familia.

Índices y Análisis Estadístico

Para describir la amplitud del nicho trófico fue usado el índice de Shannon – Weaver estandarizado (Shannon & Weaver 1949):

$$H_{\text{máx}} = H / \log(n)$$

donde

$$H = - \sum p_i * (\log p_i)$$

p_i es la proporción de un tipo de presa i (ej: curculionidae) en la muestra y n es el número total de presas presentes en la muestra (riqueza).

Para calcular la amplitud del nicho trófico se usó el índice de Levins (B) estandarizado (Krebs, 1989)

$$B_a = B - 1 / n - 1$$

donde

$$B = 1 / \sum P_i^2$$

p_i es la proporción de un tipo de presa i en la muestra y n el número total de presas presentes en la muestra.

El grado de semejanza de los contenidos estomacales de machos y hembras, de juveniles y adultos, y entre estaciones (cálido y frío), se determinó con el índice de solapamiento de Pianka (O_{jk}) y con el

coeficiente de similitud de Jaccard (C_j) (López-Alvarez, 1984; Sanabria *et al.*, 2005). Se usaron dos índices porque el índice de Pianka es el más usado y permite realizar comparaciones con otros trabajos publicados, pero es muy sensible a ítems que están ausentes en un grupo.

Índice de Pianka

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

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones de un tipo de presa i utilizadas por los grupos j y k (ej: machos y hembras, juveniles y adultos, etc).

Índice de Jaccard

$$C_j = c / (a+b-c)$$

siendo a : número de taxones presentes en un tipo de individuo (macho, hembra, adulto, juvenil)

b : número de taxones presentes en otro tipo de individuo

c : número de taxones común a ambos tipos de individuos

Se realizó una prueba de normalidad (Shapiro Wilkins, S-W) para determinar los métodos estadísticos a utilizar en los análisis morfométricos. Para relacionar el largo medio de presas por estómago (LMP) con el LHC y el volumen de las presas (VP) con el LHC del predador se usaron modelos de regresión.

La curva de enrarecimiento, conocida como un modelo nulo basado en la distribución hipergeométrica, es un método estadístico para estimar el número de especies esperadas (riqueza esperada) en una muestra de individuos tomadas al azar de una colección. Dichas curvas se ajustaron para los distintos sets de muestras (estación fría vs cálida, macho vs hembra y adultos vs juveniles) (Gotelli & Graves, 1996; Maneyro & da Rosa, 2004).

$$\text{Riqueza esperada} = \sum_1^S \left(1 - \frac{\binom{N-m_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right)$$

donde S es el número total de ítems observados en la dieta, N es el tamaño total de la muestra, m_i es el número total de individuos del ítem “ i ” y n es el número de presas cuya riqueza esperada está siendo evaluada.

Los cambios en la dieta entre grupos (ontogenia, sexo, estación) fueron evaluados con el Test-G usando la frecuencia absoluta de las presas (Wiilf, 1957; Maneyro *et al.*, 2004; Brasileiro *et al.*, 2010). Para los cálculos estadísticos se utilizaron los programas EcoSim, XLstat, Past y Statistica.

RESULTADOS

Descripción de la Muestra.

Del total de la muestra (330 individuos), 231 presentaron contenido estomacal, de los cuales, 34 fueron hembras, 19 machos y 178 fueron juveniles (Tabla 1 y Figura 2). Los datos de masa (m) y largo-hocico-cloaca (LHC) de todos los individuos que presentaron contenido estomacal no tuvieron una distribución normal (para el LHC S-W, $W=0.776$, $p<0.05$; para la masa S-W, $W=0.649$, $p<0.05$). Se intentó hacer una transformación de los datos (log) para que tuviesen una distribución normal, pero tampoco se logró cumplir que tengan dicha distribución. Por lo tanto, para los análisis de las diferencias entre las variables se utilizarán métodos estadísticos no paramétricos.

Tabla1: Individuos de *O. americanus* que presentan contenido en el estómago y/o intestino. Se resume la media, desvío standar, mínimo y máximo de m (g) y LHC (mm) de machos, hembras y juveniles.

	Hembras: n=34		Machos: n=19		Juveniles: n=178	
	(m)	(LHC)	(m)	(LHC)	(m)	(LHC)
Media	21.8	44.3	19.0	42.6	1.9	20.5
Desv. Std	8.1	4.38	8.4	4.9	1.5	3.5
Mín	4.1	32.2	9.4	33.4	0.5	14.2
Máx	44.9	53.9	42.2	53.0	10.4	34.0

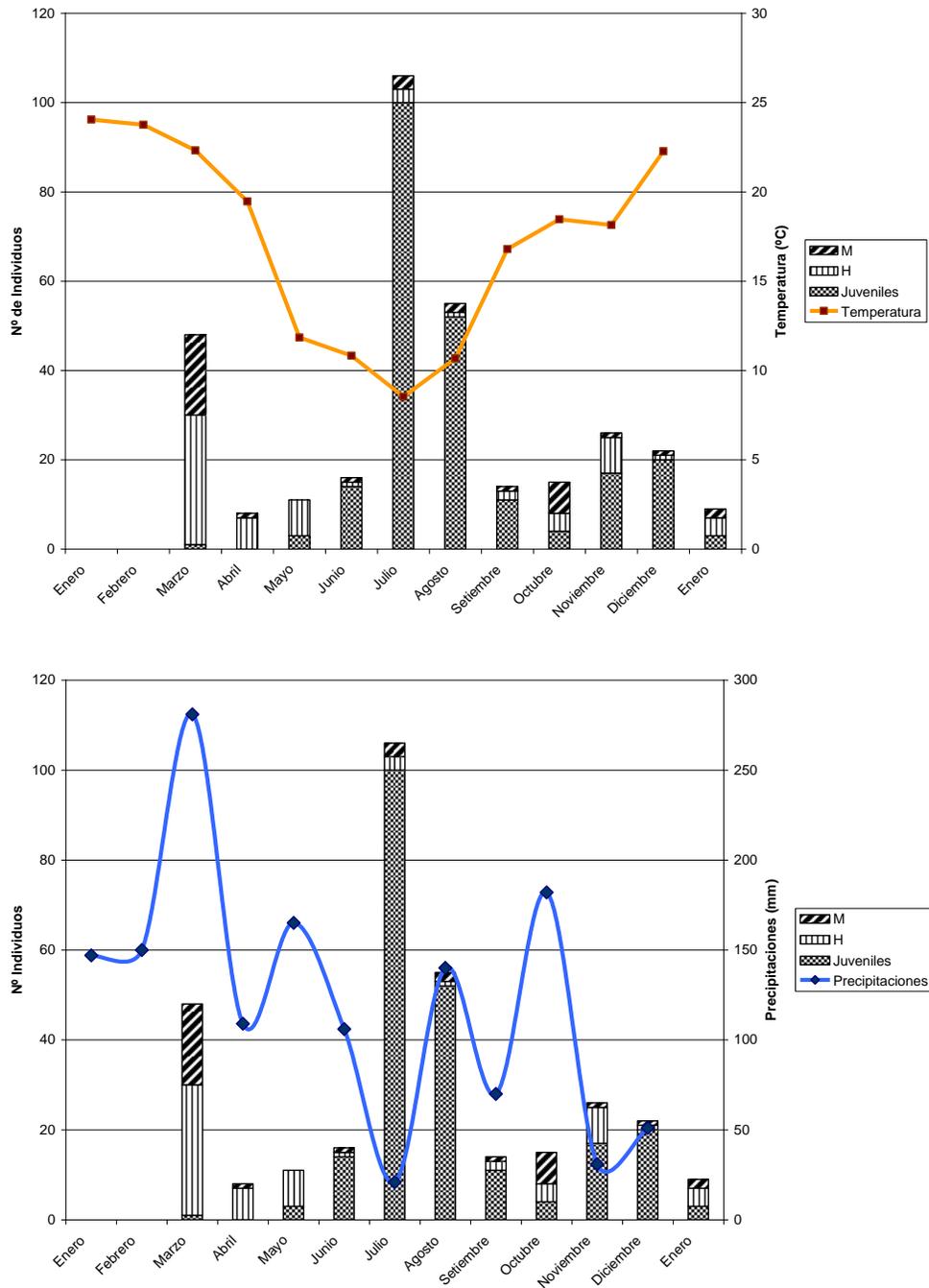


Figura 2: La gráfica superior resume la temperatura media mensual del año 2007. En la gráfica inferior se resume la precipitación media mensual del año 2007. En ambas gráficas se presenta el número de individuos de *O.americanus*, con contenido estomacal, colectados en cada mes y discriminando por categoría de sexo/edad.

Composición de la Dieta

Se lograron identificar y medir 960 presas de invertebrados incluidas dentro de 16 categorías taxonómicas distintas, de las cuales 835 estaban en los juveniles y 125 en los adultos (Tabla 2). El número medio de presas encontradas por estómago en los 231 individuos fue de 4.1 ± 4.6 (min=1 ; máx=31); en juveniles fue de 4.7 ± 5.0 (min=1 ; máx=31) y en adultos fue de 2.7 ± 1.7 (mín=1 ; máx=8). Además, en algunos estómagos estuvieron presentes restos de plantas, pero debido a su baja frecuencia, no fueron incluidos en los análisis (Yu *et al.*, 2009).

Tabla 2: Tipos de presas presentes en la dieta de una población de *O. americanus*. (Anura, Cycloramphidae). n representa el número de estómagos analizados en las distintas edades y en el total de la muestra; N(%) y FO(%) son los porcentajes numéricos y de frecuencias de ocurrencia de los diferentes grupos taxonómicos.

Tipo De presa \ Grupos	Juveniles (n=178)		Adultos (n=53)		Total (n=231)	
	N(%)	FO(%)	N(%)	FO(%)	N(%)	FO(%)
Coleoptera	22.8	52.8	33.6	47.2	24.2	50.6
Hymenoptera	8.6	21.3	0.8	1.9	7.6	16.9
Blattaria	0.6	2.2	1.6	3.8	0.7	2.6
Hemiptera	1.4	5.6	0.0	0.0	1.3	4.3
Orthoptera	0.6	2.2	12.0	22.6	2.1	6.9
Odonata	--	--	0.8	1.9	0.1	0.4
Diptera	1.4	6.2	--	--	1.3	4.8
Collembola	4.3	6.2	0.8	1.9	3.9	5.2
Larvas	16.8	38.8	17.6	28.3	16.9	36.4
Isopoda	2.5	9.6	4.8	11.3	2.8	10.0
Scolopendromorpha	1.8	7.9	1.6	3.8	1.8	6.9
Araneae	2.2	9.0	12.8	24.5	3.5	12.6
Haplotaxidae	0.8	2.2	4.0	5.7	1.3	3.0
Gastropoda	35.9	33.1	9.6	17.0	32.5	29.4
Psocoptera	0.1	0.6	--	--	0.1	0.4
Lepidoptera	0.1	0.6	--	--	0.1	0.4

Nota: Las larvas son consideradas como Orden pues formalmente se encuentran dentro de la clase Insecta, y de ellas, se desprenden las categorías menores (Familias, Orden con Familia no determinada: nD, SubFamilia, etc).

Para profundizar en la dieta se presentan las distribuciones de número, frecuencias de ocurrencia y volumen de las Familias de los Órdenes que se muestran en la tabla 2 en la tabla I.1 del Apéndice I. Se identificaron 10 Familias en Coleoptera, 10 Familias para larvas distribuidas en 3 Órdenes, 6 Familias en Araneae, 3 Familias en Hemiptera y 2 Familias de Orthoptera.

El tipo de presa más frecuente en toda la población fue Coleoptera, presente en el 50.6% de los estómagos seguido de Larvas (36.4%), Gastropoda (29.4%), Hymenoptera (16.9%) y Araneae (12.6%); las presas más representativas numéricamente fueron los moluscos del grupo de Gastropoda (32%), seguido de Coleoptera (24.2%) y Larvas (16.9%) (Figura 4). En lo referente a los juveniles y adultos, los juveniles presentan mayor cantidad de Gastropoda, los adultos más Coleoptera y ambos proporciones similares de Larvas. Los juveniles tienen mayor cantidad de Hymenoptera y los adultos mayor cantidad de Araneae y Ortóptera.

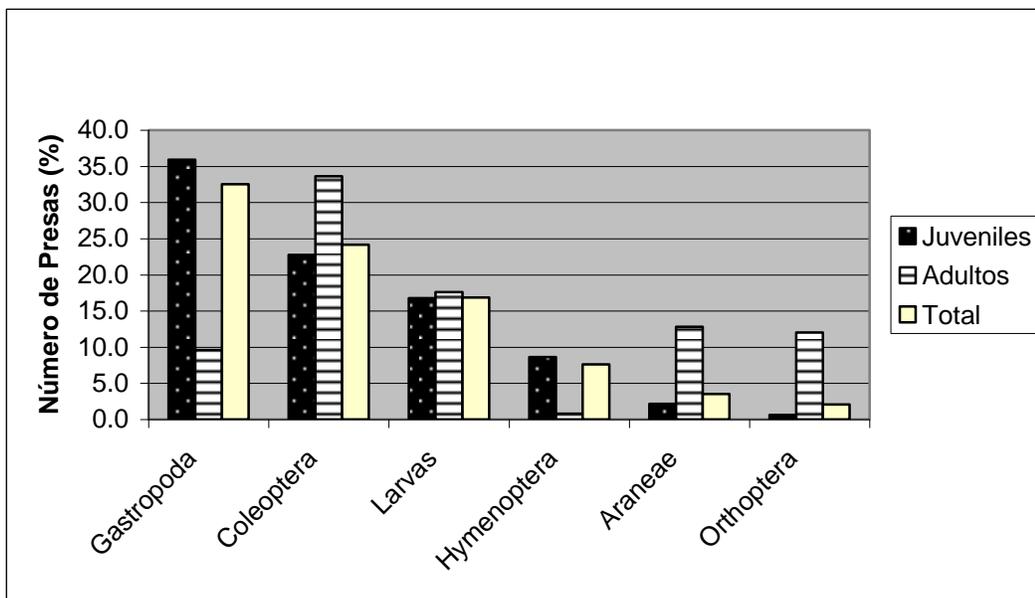


Figura 4: Número de presas (%) de los grupos taxonómicos más representativos (mayor al 5 % en frecuencia absoluta) de *O. americanus*.

Las regresiones efectuadas entre el largo hocico-cloaca (LHC) y el largo medio de las presas (LMP) ($R^2=0.48$; $p<0.05$) y entre el LHC de los individuos y el volumen de presas (VP) ($R^2=0.46$; $p<0.05$) revelaron que existe una correlación significativa y positiva del tamaño de las presas con el de los predadores (los escuerzos consumen presas más grandes a medida que crecen)(Figura 5A). También se

efectuó una regresión lineal entre el LHC y el número de presas por estómago ($R^2=0.04$; $p<0.05$) revelando un bajo valor explicativo (Figura 5B). Al comparar las dietas de juveniles y adultos, se observaron diferencias significativas en la composición ($G=66.5$; $p<0.05$) y también en la cantidad de presas por estómago ($U=3279$; $p<0.05$), entre estas dos categorías.

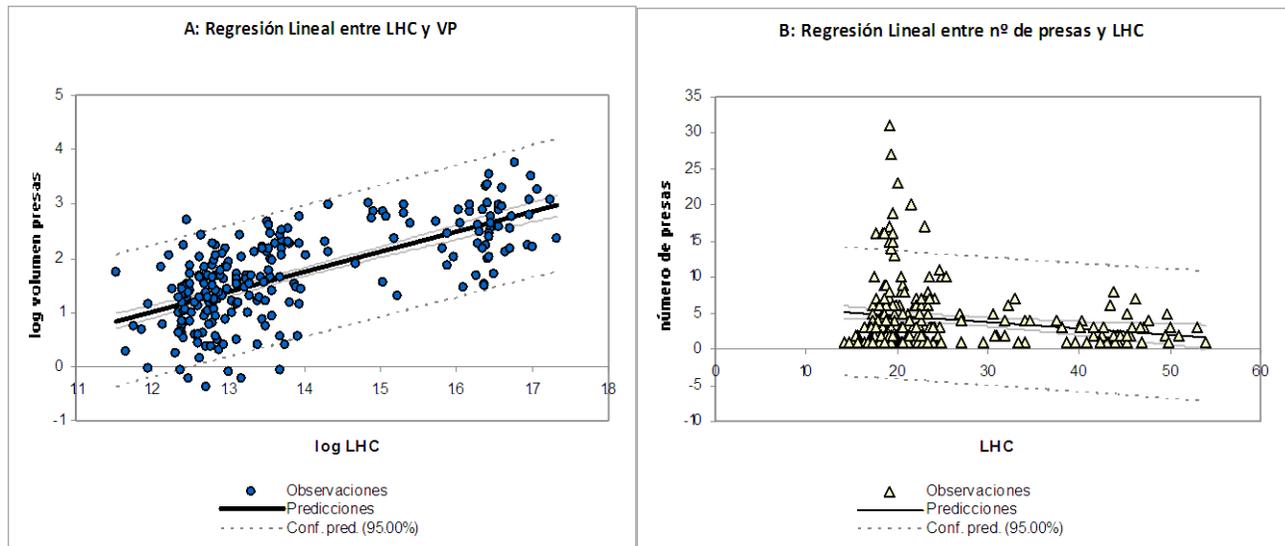


Figura 5: A: Regresión lineal entre el largo-hocico.cloaca (LHC) de *O. americanus* y el volumen de presas (VP) consumidas. B: Regresión lineal entre el nº de presas por estómago y el LHC.

Ontogenia de la Dieta

El volumen medio de presas consumidas por los juveniles de *O. americanus* fue de $88.3 \text{ mm}^3/\text{individuo}$ mientras que en adultos fue de $740.9 \text{ mm}^3/\text{individuo}$. Si consideramos los grupos que superaron el 5% del volumen total de presas para cada edad, en adultos el 31% correspondió a Larvas, 20% a Gastropoda, 17% a Coleoptera, 11% a Lumbricidae, 10% a Ortoptera y 6% a Araneae (Figura 6). Si profundizamos en la identidad taxonómica de las presas pertenecientes a Ordenes con 2 o más Familias, encontramos que entre los coleópteros consumidos por los adultos el 62% correspondió a Scarabaeidae, 18% a Carabidae y 16% a coleoptera no determinados; en larvas 86% a larvas de Lepidoptera no determinadas y 8% a larvas de Lepidoptera Notodontidae; en Araneae 79% a Lycosidae y 12% a Pholcidae y para Ortoptera 77% a Acrididae y 23% a Grillotalpidae. En el caso de los juveniles los grupos que superaron el 5% del volumen total de presas fueron: 42% de Larvas, 14% de Coleoptera,

14% de Gastropoda, 8% de Isopoda y 8% de Ortoptera (Figura 5). Los Ordenes que se pudieron identificar a más de 2 Familias fueron en Coleoptera (el 46% correspondió a Curculionidae, 33% a Scarabaeidae y 11% a coleoptera no determinados), en Larvas (68% de Lepidopera no determinadas y 12% de Curculionidae) y en Ortoptera (98% de Acrididae).

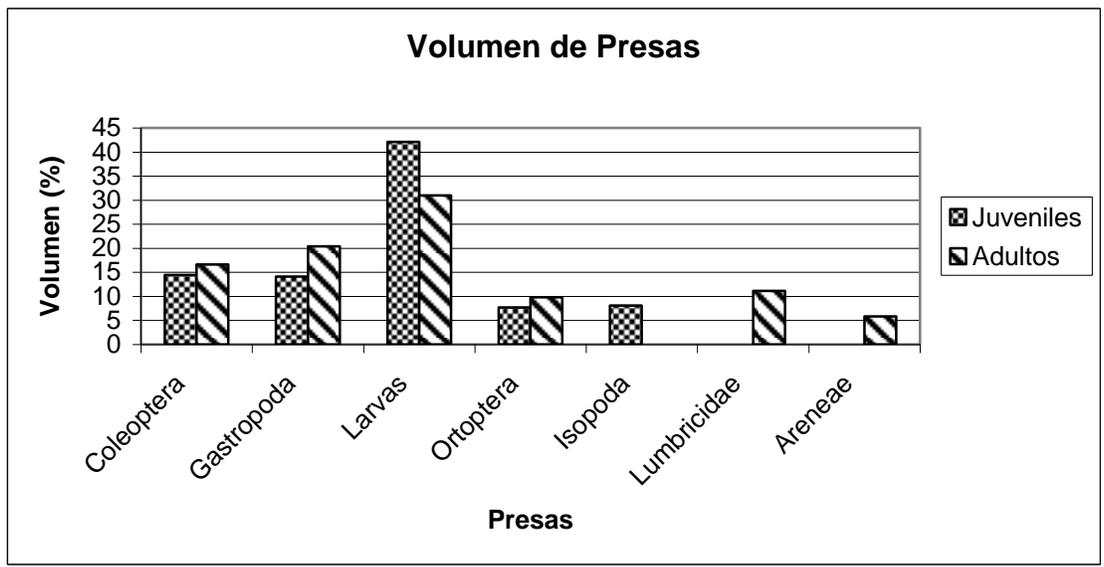


Figura 6: Volumen (%) de presas en adultos y juveniles de *O.americanus*.

El grado de solapamiento del nicho trófico entre adultos y juveniles fue 0.47 (O_{jk}) y 0.38 (C_j). Los valores de amplitud del nicho se resumen en la tabla 3.

Tabla 3: Índices de Shannon-Weaver y de Levins estandarizados para visualizar la amplitud del nicho trófico de juveniles y adultos de *O. americanus*.

	Shannon	Levins
Juveniles	0.64	0.10
Adultos	0.86	0.45

Las curvas de enrarecimiento entre juveniles y adultos indican que para 100 observaciones, la riqueza esperada para adultos sería de 26, mientras que para juveniles sería de 18. La variedad de presas consumidas por adultos tiende a ser mayor que la de los juveniles (Figura 7), y esto se relaciona con los valores de los índices de amplitud trófica (tabla 3) que reflejan que la diversidad de presas consumidas por adultos es más equitativa que en juveniles.

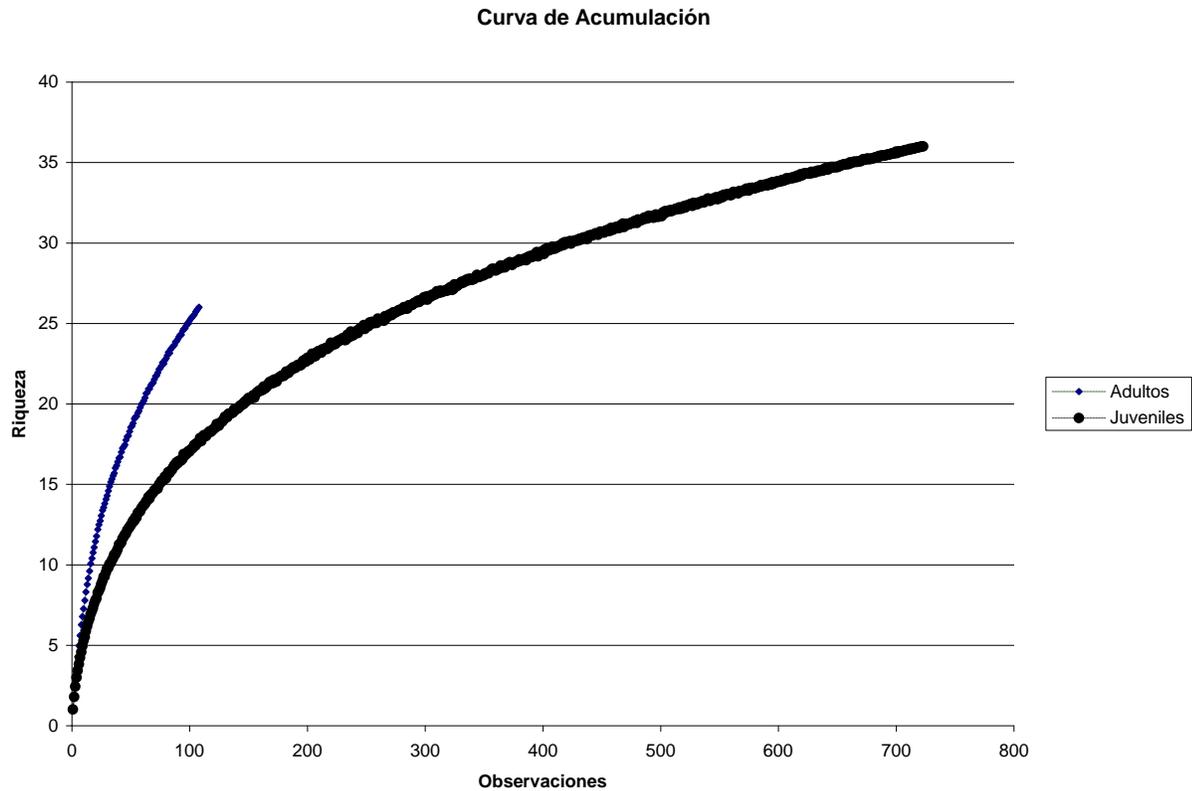


Figura 7: Representación gráfica de las curvas de enrarecimiento donde se observa la riqueza esperada para los adultos y juveniles de *O. americanus*.

Variación Estacional

Los valores absolutos y los IRIs de las presas consumidas para cada estación en las distintas edades, teniendo en cuenta sólo las presas que superaron el 3% en la frecuencia de ocurrencia, están representados en la Tabla 4.

Tabla 4: Número (N) e Índice de Importancia Relativa (IRI) de presas presentes en la dieta de adultos y juveniles de *Odontophynus americanus* distribuidas en la estación cálida y fría. nD (no Determinado).

Clase	Orden	Item	Juveniles Frío		Adultos Frío		Juveniles Cálido		Adultos Cálido	
			N	IRI	N	IRI	N	IRI	N	IRI
Parainsecta	Collembola	Isotomidae	36	42.3	1	12.3	-	-	-	-
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	13	34.3	2	53.6	11	309.2	18	942.5
		Curculionidae	114	1004.9	2	55.2	16	389.6	-	-
		Carabidae	-	-	4	214.1	-	-	7	189.5
		Elateridae	6	8.1	-	-	-	-	-	-
		Staphylinidae	10	17.6	-	-	-	-	-	-
		nD	11	29.0	-	-	2	10.6	6	176.5
	Larvas	Lepidoptera nD	10	49.2	5	741.5	19	1668.9	5	384.5
		Carabidae	7	8.1	1	12.2	2	15.9	-	-
		Cantharidae	-	-	2	56.8	-	-	-	-
		Tenebrionidae	-	-	1	16.5	-	-	-	-
		Curculionidae	30	132.9	-	-	12	187.3	-	-
		Diptera nD	38	87.5	-	-	2	9.7	-	-
		Heteroptera nD	-	-	-	-	2	10.3	-	-
	Odonata	nD	-	-	1	15.3	-	-	-	-
	Hymenoptera	Formicidae	50	176.7	1	12	17	237.9	-	-
		No Formicidae	-	-	-	-	4	19.3	-	-
	Hemiptera	Heteroptera – Tingidae	5	4.6	-	-	-	-	-	-
	Diptera	Brachycera	-	-	-	-	3	22.1	-	-
	Orthoptera	Gryllotalpidae	-	-	-	-	3	78.3	3	67.5
		Acrididae	-	-	8	692.2	3	36.1	4	139.9
	Blattaria	Blattellidae	-	-	1	14.7	3	36.1	-	-
Chilopoda	Scolopendromorpha	Scolopendridae	13	34.1	1	12.7	2	8.9	-	-
Arachnida	Areneae	Ctenicidae	-	-	-	-	2	13.5	2	17.5
		Amaurobilidae	-	-	2	24.4	-	-	-	-
		Lycosidae	-	-	1	12	2	9.9	7	245.7
		nD	10	11.9	-	-	2	9.4	-	-
Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	16	122.8	1	12.8	5	92.6	5	117.9
Clitellata	Haplotaixidae	Lumbricidae	-	-	1	35.4	5	38.3	4	123.4
Gastropoda		nD	287	2722	10	2103	13	182.1	2	30

Estación Cálida

En la estación cálida se registraron 73 individuos (34 adultos y 39 juveniles). Los adultos consumieron un total de 80 presas presentando una media de 2.35 ± 1.9 (mín=1, Máx=8), mientras que los juveniles consumieron un total de 135 presas, con una media de 3.46 ± 0.42 (mín=1, Máx= 11). El volumen medio de presas para adultos fue $664.2 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Scarabaeidae (942.5), Larvas de Lepidoptera no determinadas (394.5), Lycosidae (245.7), Carabidae (189.5), Acrididae (139.9), Lumbricidae (123.4) e Isopoda (117.9). El volumen medio de presas para juveniles fue $233.3 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Larvas de Lepidoptera no determinadas (1668.9), Curculionidae (389.6), Scarabaeidae (309.2), Formicidae (237.9), Larvas de Curculionidae (187.3) y Gastropoda (182.1).

En cuanto a la amplitud del nicho, los adultos y juveniles presentaron similares valores de índices de amplitud trófica (Tabla 6); esto parece congruente con lo observado en la figura 8A donde se presentan las curvas de enrarecimiento de adultos y juveniles en la estación cálida. Los valores del índice de Pianka y coeficiente de Jaccard fueron 0.59 y 0.37 respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta entre adultos y juveniles de *O. americanus* en la estación cálida ($G=106.7$); $p<0.05$), las que se atribuyen a la identidad de las presas. No hubo diferencias significativas en la cantidad de presas por estómago entre categorías ($U=439.5$; $p>0.05$; $p=0.054$).

Tabla 6: Índices de Shannon-Weaver y Levins estandarizado para visualizar la amplitud del nicho trófico de juveniles y adultos de *O. americanus* entre estaciones. **R:** Tendencias de la Curva de acumulación entre las distintas categorías. **M-W:** Resultado de los valores presentes en el texto del análisis estadístico de Mann-Whitney en cuanto si existen diferencias en la cantidad de presas consumidas entre las distintas categorías. **Test-G.** Resumen de los resultados presentes en el texto en cuanto a si existen diferencias del tipo de presa consumida entre categorías.

	Frío vs Cálido				Juveniles vs Adultos			
	Adultos		Juveniles		Cálido		Frío	
	F	C	F	C	J	A	J	A
Shannon	0.85	0.86	0.55	0.86	0.86	0.86	0.55	0.85
Levins	0.41	0.43	0.089	0.49	0.48	0.43	0.089	0.41
R	Igual		Distinta		Igual		Distinta	
Test – G	Distinto		Distinto		Distinto		Distinto	
M-W	Igual		Igual		Igual		Igual	
N° presas	45	80	700	135	135	80	700	45
N° Estómagos	19	34	140	39	39	34	140	19

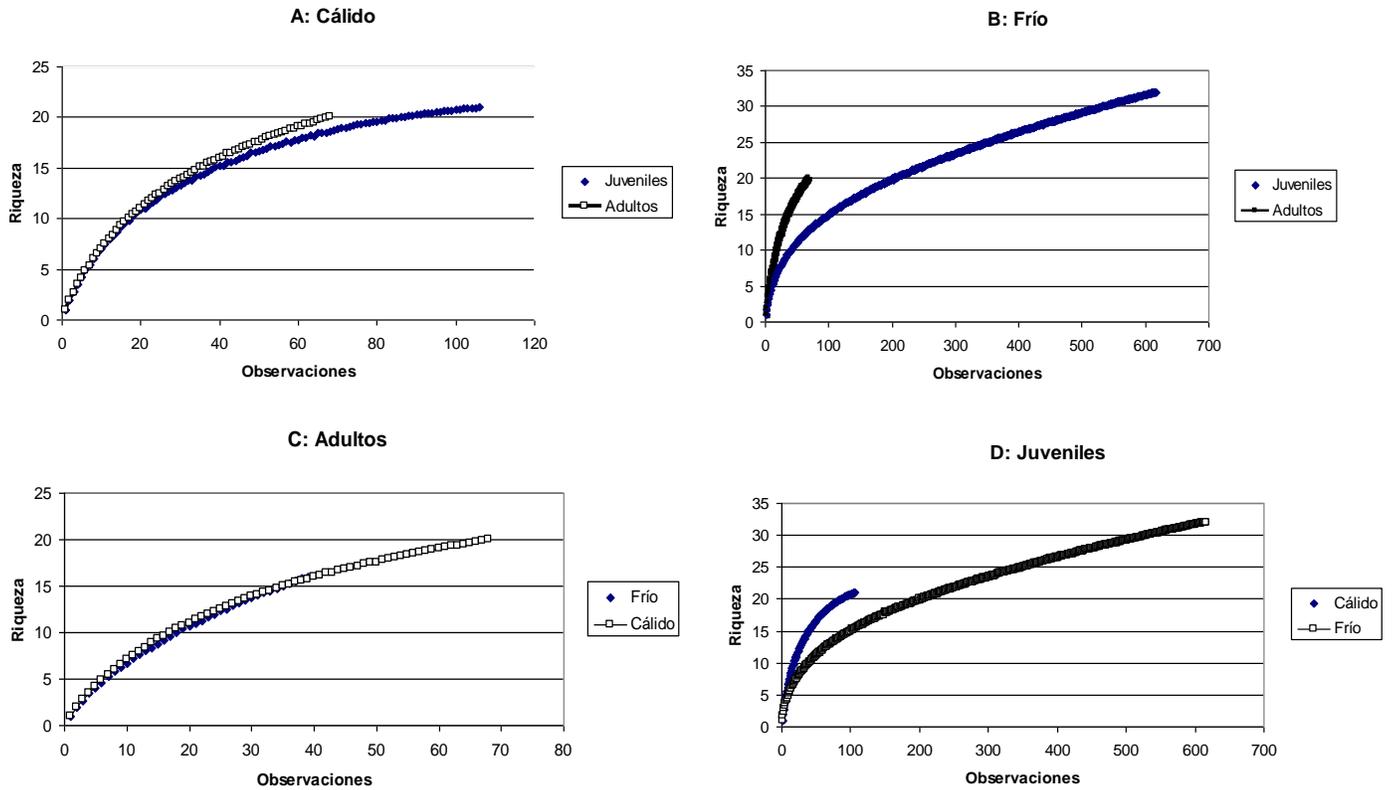


Figura 8: A: Representación gráfica de las curvas de enrarecimiento donde se observa la riqueza esperada para los adultos y juveniles de *O. americanus* en la estación cálida. B: Adultos y Juveniles en la estación Fría. C: Representación gráfica de las curvas de enrarecimiento donde se observa la riqueza esperada para adultos de *O. americanus* en la estación cálida y fría. D: Juveniles en la estación cálida y fría.

Estación Fría

En la estación fría el número de estómagos analizados fue de 159 estómagos de los cuales 19 fueron de adultos y 140 de juveniles. Los adultos consumieron un total de 45 presas presentando una media de 2.37 ± 1.34 (mín=1; Máx=5), mientras que los juveniles consumieron un total de 700 presas con una media de 5 ± 0.46 (mín=1; Máx=31). El volumen medio de presas para adultos fue $878.1 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Gastropoda (2103), Larvas de Lepidoptera no determinadas (741.5), Acrididae (692.2) y Carabidae (214.1). El volumen medio de presas para juveniles fue $46.5 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Gastropoda (2722), Curculionidae (1004.9), Formicidae (176.7), Larvas de Curculionidae (132.9) e Isopoda (122.8).

La amplitud del nicho fue más equitativa para los adultos (Tabla 6); esto está en concordancia con las curvas de enrarecimiento (figura 8B), donde para 100 observaciones la riqueza esperada para adultos sería alrededor de 22 items mientras que para la misma cantidad de observaciones en los juveniles la riqueza sería de 15. Los valores del índice de Pianka y coeficiente Jaccard fueron 0.89 y 0.34 respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta entre adultos y juveniles de *O. americanus* en la estación fría ($G=155.7$); $p<0.05$) pero no así en la cantidad de presas consumidas entre estas categorías ($U=624.5$; $p>0.05$; $p=0.167$).

Comparación de la dieta de Adultos entre estaciones

En la estación cálida en número de estómagos analizados fue de 34 mientras que en la estación fría fue de 19. Los adultos consumieron un total de 80 presas en la estación cálida, presentando una media de 2.35 ± 1.9 (mín=1, Máx=8) mientras que los adultos de la estación fría consumieron un total de 45 presas presentando una media de 2.37 ± 1.34 (mín=1; Máx=5). El volumen medio de presas para adultos de la estación cálida fue $664.2 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Scarabaeidae (942.5), Larvas de Lepidoptera no determinadas (394.5), Lycosidae (245.7), Carabidae (189.5), Acrididae (139.9), Lumbricidae (123.4) e Isopoda (117.9). El volumen medio de presas para adultos de la estación fría fue $878.1 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Gastropoda (2103), Larvas de Lepidoptera no determinadas (741.5), Acrididae (692.2) y Carabidae (214.1).

La amplitud del nicho de los adultos de la estación cálida y fría presentaron valores similares (Tabla 6); dicha equitatividad la podemos observar en la figura 8C donde se representan las curvas de enrarecimiento de los adultos en las 2 estaciones. Los valores del índice de Pianka y coeficiente Jaccard resultaron 0.46 y 0.38 respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta entre adultos de *O. americanus* de distintas estaciones ($G=62.9$); $p<0.05$), seguramente atribuible al igual que fue en el caso de las diferencias entre clases de edad del período cálido, a la identidad de las presas. No hubo diferencias significativas en la cantidad de presas consumidas entre estas dos categorías ($U=207$; $p>0.05$; $p=0.46$).

Comparación de la dieta de Juveniles entre estaciones

En la estación cálida, el número de estómagos analizados de juveniles fue de 39 mientras que en la estación fría fue de 140. El número de presas halladas en la estación cálida fue de 135, con una media de 3.46 ± 0.42 (mín=1, Máx= 11) mientras que en la estación fría fue de 700 presas con una media de 5 ± 0.46 (mín=1; Máx=31). El volumen medio de presas para juveniles en la estación cálida fue $233.3 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Larvas de Lepidoptera no determinadas (1668.9), Curculionidae (389.6), Scarabaeidae (309.2), Formicidae (237.9), Larvas de Curculionidae (187.3) y Gastropoda (182.1). El volumen medio de presas para juveniles en la estación fría fue $46.5 \text{ mm}^3/\text{individuo}$; las presas más representativas en base al IRI fueron Gastropoda (2722), Curculionidae (1004.9), Formicidae (176.7), Larvas de Curculionidae (132.9) e Isopoda (122.8).

La amplitud del nicho de los juveniles de la estación cálida y fría presentó una diferencia importante (Tabla 6), como puede observarse en la figura 8D donde están representadas las curvas de enrarecimiento de los juveniles en las dos estaciones. La riqueza esperada para 100 observaciones en la estación cálida sería de 22 mientras que en la estación fría sería 15 (figura 8D). Los valores del índice de Pianka y coeficiente de Jaccard fueron 0.69 y 0.47 respectivamente. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta entre juveniles de *O. americanus* de distintas estaciones ($G=181.8$; $p<0.05$) pero no así en la cantidad de presas consumidas ($U=1850$; $p>0.05$; $p=0.46$).

Variación intersexual de la dieta

En los adultos el número de estómagos analizados fue de 53, de los cuales 19 fueron de machos y 34 de hembras. El número de presas halladas en machos fue de 38, con una media de 2 ± 0.24 (mín=1 ; Máx=4), mientras que para las hembras las presas halladas fueron 87, con una media de 2.56 ± 0.34 (mín=1; Máx=8). No se encontraron diferencias significativas entre la masa de machos y hembras ($U=421$, $p>0.05$) al igual que entre el LHC ($U=396$, $p>0.05$).

Las presas consumidas por machos y hembras se clasificaron en 6 clases, 12 Ordenes y 29 categorías taxonómicas menores (Familias, Sub Ordenes, nD: no determinado) y se calculó el IRI a partir de la importancia numérica, volumétrica y de ocurrencia de cada categoría (Tabla 7).

TABLA 7: Número (N), Frecuencia de ocurrencia (FO), Volumen (V) e Índice de Importancia Relativa (IRI) de presas en la dieta de machos y hembras de *Odontophynus americanus*. nD (no Determinado), Lep (lepidoptera), Col. (Coleóptera).

Clase	Orden	Item	Machos (n=19)				Hembras (n=34)					
			N (%N)	FO (%FO)	V (%V)	IRI (%IRI)	N (%N)	FO (%FO)	V (%V)	IRI (%IRI)		
Parainsecta	Collembola	Isotomidae	1 (2.6)	1 (5.3)	39.7 (0.22)	15 (0.62)	-	-	-	-		
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	4 (10.5)	2 (10.5)	817.4 (10.2)	217.7 (9.1)	16 (18.4)	8 (25.5)	3164.7 (10.6)	681.2 (22.9)		
		Curculionidae	-	-	-	-	4 (4.6)	3 (8.8)	196.3 (0.66)	46.3 (1.6)		
		Carabidae	3 (7.9)	3 (15.8)	173.8 (0.97)	140 (5.8)	8 (9.2)	6 (17.4)	1060.5 (3.5)	224.7 (7.5)		
		Cantharidae	-	-	-	-	1 (1.1)	1 (2.9)	102.3 (0.34)	4.4 (0.15)		
		nD	2 (5.3)	2 (10.5)	515.1 (2.9)	85.7 (3.6)	4 (4.6)	3 (8.8)	759.2 (2.5)	62.9 (2.1)		
		Hymenoptera	Formicidae	-	-	-	-	1 (1.1)	1 (2.9)	11.3 (0.04)	3.5 (0.12)	
		Blattaria	Blattellidae	-	-	-	-	2 (2.3)	2 (5.9)	1303.4 (4.3)	39.1 (1.3)	
		Orthoptera	Gryllidae	1 (2.6)	1 (5.3)	426 (2.4)	26.4 (1.1)	2 (2.3)	2 (5.9)	455 (1.5)	22.5 (0.75)	
			Acrididae	2 (5.3)	2 (10.5)	1117 (6.2)	121.1 (5.0)	10 (11.5)	7 (20.6)	2419.8 (8.1)	402.9 (13.5)	
		Odonata	nD	-	-	-	-	1 (1.1)	1 (2.9)	113.4 (0.38)	4.5 (0.15)	
	Larvas	Lepidoptera nD	2 (5.2)	2 (10.5)	1475.6 (8.2)	142.2 (5.9)	8 (9.2)	6 (17.6)	9737.9 (32.5)	735.8 (24.7)		
		Lep.Notodontidae	3 (7.9)	1 (5.3)	1966.3 (11.0)	99.4 (4.1)	-	-	-	-		
		Col. Cantharidae	-	-	-	-	4 (4.6)	2 (5.9)	461 (1.5)	36.1 (1.2)		
		Col. Carabidae	1 (2.6)	1 (5.3)	31.4 (0.17)	14.8 (0.61)	-	-	-	-		
		Col. Elateridae	-	-	-	-	1 (1.1)	1 (2.9)	11.1 (0.04)	3.5 (0.12)		
		Col. Tenebrionidae	1 (2.6)	1 (5.3)	303.5 (1.7)	22.8 (0.95)	-	-	-	-		
		Heteroptera nD	-	-	-	-	1 (1.1)	1 (2.9)	28.8 (0.1)	3.7 (0.12)		
		Malacostraca	Isopoda	Oniscidea	4 (10.5)	4 (21.0)	627.9 (3.5)	295.5 (12.3)	2 (2.3)	2 (5.9)	118.8 (0.4)	15.9 (0.53)
		Chilopoda	Scolopendromorpha	Scolopendridae	-	-	-	-	2 (2.3)	2 (5.9)	187.7 (0.6)	17.2 (0.58)
		Arachnida	Araneae	Amaurobiidae	-	-	-	-	2 (2.3)	1 (2.9)	30.9 (0.1)	7.1 (0.24)
	Pholcidae			1 (2.6)	1 (5.3)	548.6 (3.1)	30 (1.2)	-	-	-	-	
	Clubionidae			-	-	-	-	1 (1.1)	1 (2.9)	34.1 (0.11)	3.7 (0.12)	
Ctenizidae	1 (2.6)			1 (5.3)	174.4 (0.97)	19 (0.79)	1 (1.1)	1 (2.9)	22.2 (0.07)	3.6 (0.12)		
Oxyopidae	1 (2.6)			1 (5.3)	6.7 (0.04)	14 (0.58)	-	-	-	-		
Lycosidae	5 (13.2)			3 (15.8)	1100.7 (6.1)	304.9 (12.7)	3 (3.4)	3 (8.8)	1110.3 (3.7)	63.1 (2.1)		
nD	1 (2.6)			1 (5.3)	37.4 (0.2)	15 (0.62)	-	-	-	-		
Clitellata	Haplotaxidae			Lumbricidae	-	-	-	-	5 (5.7)	3 (8.8)	4360.8 (14.5)	179.1 (6.0)
Gastropoda	nD			4 (10.5)	4 (15.8)	7434.8 (41.6)	822.3 (34.2)	8 (9.2)	6 (17.6)	4273.9 (14.3)	414 (13.9)	

Como podemos observar en la tabla 7, fueron hallados 29 tipos de presas (18 para machos, 22 para hembras y 10 que comparten ambos), el índice de importancia relativa (IRI) para hembras fue mayor en

larvas de Lepidoptera (735.8), Scarabaeidae (681.2), Gastrópoda (414) y Acrididae (402.9) mientras que para machos fueron Gastrópoda (822.3), Lycosidae (304.9) e Isopoda (295.5). El volumen medio de presas para machos fue 941.6 mm³/individuo y para hembras 881.3 mm³/individuo.

No se encontraron diferencias significativas en el largo medio de presas (U=284.5, p>0.05) y en el volumen (U=355, p>0.05) por estómago, en ambos sexos.

La amplitud del nicho de machos y hembras presentaron valores similares, aunque para el caso de los machos, dichos valores fueron levemente mayores (Tabla 8); dicha equitatividad la podemos observar en la figura 9A donde podemos ver las curvas de enrarecimiento en machos y hembras. El grado de similitud de los tipos de presas consumidas (a nivel de Familia) fue de 0.33 (Cj), es decir, que las dietas son similares en un 33%. El índice de Pianka fue de 0.8. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta entre machos y hembras de *O. americanus* (G=47.1; p<0.05). No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de presas entre estas categorías (U=298; p>0.05).

Tabla 8: Índices de Shannon-Weaver y Levins estandarizado para visualizar la amplitud del nicho trófico en machos y hembras de *O. americanus*.

	Hembras vs Machos		Hembras		Machos	
	H	M	Cálido	Frío	Cálido	Frío
Shannon	0.88	0.94	0.88	0.89	0.92	0.92
Levins	0.5	0.7	0.46	0.56	0.67	0.65
R	Distinto		Igual		Igual	
M-W	Igual		Igual		Igual	
Test-G	Distinto		Distinto		Distinto	
Nº Presas	87	38	55	32	25	13
Nº Estómagos	34	19	22	12	12	7

Variación Intrasexual Estacional

Hembras

El número de hembras analizadas en el período cálido fue de 22 y las del período frío 12. Las presas consumidas en la estación cálida fueron 55, con una media de 4.83 ± 0.47 (mín=1; Máx=8); para el caso de la estación fría el número de presas consumidas fue 32, con una media de 2.56 ± 0.45 (mín=1; Máx=5). En el período cálido se registraron 19 categorías taxonómicas de las cuales las más representativas en base al IRI fueron Scarabaeidae (1159.1), Larvas de Lepidoptera (552.3), Carabidae (291), Lumbricidae (249.1), Acrididae (168.1) y Lycosidae (158.8). En el período frío se registraron 14 categoría taxonómicas siendo los que presentaron mayor IRI Gastropoda (1646), Acrididae (1058.1), Larvas de Lepidoptera (983.3), Carabidae (124.5) y Scarabaeidae (119.2). El volumen medio de presas para la estación cálida fue $815,0 \text{ mm}^3/\text{individuo}$ y para la estación fría $547,0 \text{ mm}^3/\text{individuo}$.

La amplitud del nicho para hembras de distintas estaciones presentaron valores similares (Tabla 8); estos valores corresponden con las curvas de enrarecimiento presentadas en la figura 9B. El grado de similitud de los tipos de presas consumidas (a nivel de Familia) en las dos estaciones fue de 0.43 (Cj), es decir, que las dietas son similares en un 43%. El índice de Pianka fue de 0.55. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta de hembras de *O. americanus* entre estaciones ($G=37.7$); $p<0.05$) pero no en la cantidad de presas consumidas ($U=111$; $p>0.05$; $p=0.43$).

A: Curva Acumulacion entre Sexos

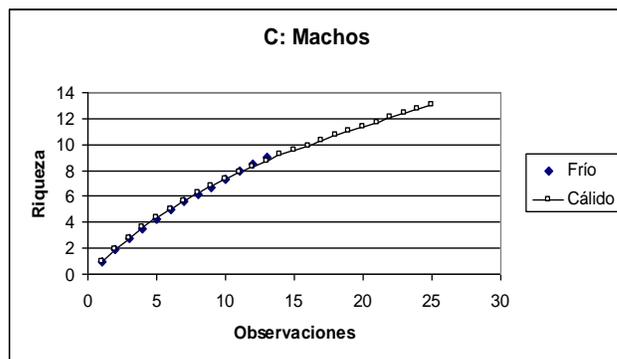
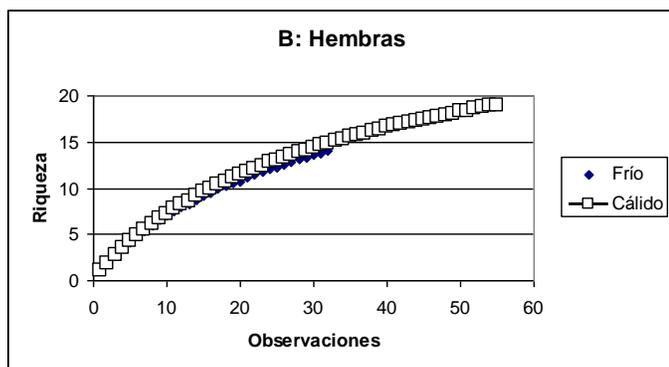
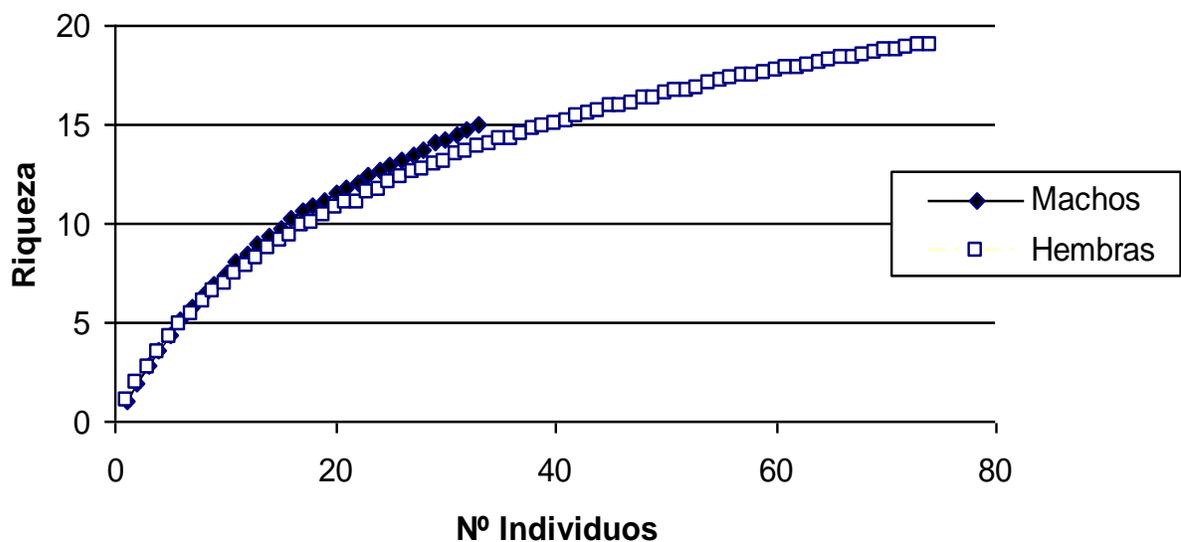


Figura 9: A: Representación gráfica de las curvas de enrarecimiento donde se observa la riqueza esperada para machos y hembras de *O. americanus*. B y C: Riqueza esperada para hembras y machos de *O. americanus* respectivamente.

Machos

En la estación cálida hubo 12 machos que presentaron contenido estomacal mientras que en la estación fría fueron 7. El número de presas consumidas en la estación cálida fue 25, con una media de 2.08 ± 0.36 (mín=1; Máx=4); en el caso de la estación fría el número de presas consumidas fue de 13, con una media de 1.86 ± 0.26 (mín=1; Máx=3). En la estación cálida se identificaron 13 categorías taxonómicas de las cuales, las más representativas en base al IRI fueron Isopoda (758.2), Scarabaeidae (592), Lycosidae (512), Larvas de Lepidoptera Notodontidae (276.1), Coleoptera no determinados (225.5) y Grillotalpidae (109.6). En el caso de la estación fría se lograron identificar 9 categorías taxonómicas con un IRI mayor en Gastropoda (4744.7), Carabidae (480.7), Acrididae (182.1) y Larvas de Tenebrionidae (156.5) y Cantharidae (124.5).

La amplitud del nicho para machos de distintas estaciones presentaron valores similares (Tabla 8); estos valores corresponden con las curvas de enrarecimiento presentadas en la figura 9C. El grado de similitud de los tipos de presas consumidas (a nivel de Familia) en las dos estaciones fue de 0.22 (Cj), y el índice de Pianka fue de 0.69. Se encontraron diferencias significativas en la composición de la dieta de machos de *O. americanus* entre estaciones ($G=34.4$; $p<0.05$) pero no en la cantidad de presas consumidas ($U=40.5$; $p>0.05$; $p=0.93$).

Discusión

Hábitos alimenticios

Los análisis cualitativos y cuantitativos de la dieta de la población de *Odontophrynus americanus*, sugieren que dicha especie presenta hábitos alimenticios generalistas. Esto coincide con otras referencias previamente publicadas (Gallardo, 1963; Barrio, 1964; Achaval & Olmos, 2007; Peltzer *et al.*, 2010). Sin embargo, Cossovich *et al.* (2011) consideran que es una especie de hábitos alimenticios especializados. En dicho trabajo solamente trabajaron con individuos adultos colectados en el verano (desde el año 1998 al año 2000).

Los individuos colectados tuvieron una dieta compuesta principalmente por artrópodos presentes en el 94% de los estómagos, seguido de moluscos (29%) y en mucha menor proporción de anélidos (2.5%). Diversas publicaciones han señalado a varios Phylla de animales presentes en la dieta de los anuros (Duellman & Trueb, 1994; Miranda *et al*, 2006; Sabagh & Carvalho-e-Silva, 2008) y en menor medida restos vegetales, hojas y semillas (Duellman & Trueb, 1994; Lajmanovich, 1996; Miranda *et al*, 2006). La falta de exigencias en cuanto a la elección del alimento ha desempeñado indudablemente un papel importante en el éxito ecológico de los anfibios (Young, 1971).

Debido a que los anfibios son ectotermos y tienen una piel muy permeable, son más susceptibles a las vicisitudes ambientales que el resto de los tetrápodos. Con excepción de unos pocos anuros, los anfibios terrestres generalmente son nocturnos, evitando las temperaturas altas del día y la baja humedad atmosférica (Duellman & Trueb, 1994). Con respecto a las presas que consumen, también deberían ser nocturnas y presentar ciertas características como talla, tipo de locomoción, que puedan influenciar su representatividad numérica en los contenidos estomacales (Guix, 1993). Si observamos las presas más representativas en la dieta de *O. americanus*, encontramos que las larvas (en especial larvas de lepidoptera y coleoptera), coleópteros (curculionidae y scarabaeidae) y gastrópodos (caracoles y babosas) son invertebrados de hábitos nocturnos y en menor medida diurnos. La pregunta que se puede formular es: Si son nocturnos, ¿de qué manera pueden encontrar, percibir, capturar y manipular a las presas? En el modo de forrajeo de los anuros la visión juega un papel importante en el comportamiento de captura de la presa aunque también lo hace en menor medida el olfato y la audición (Duellman & Trueb, 1994). Estudios en *Bufo americanus*, sugieren que el sapo no usa quimiorreceptores para localizar el alimento, dependiendo casi exclusivamente de la visión como mecanismo para detectar las presas (Heatwole, 1998). Si bien en *O. americanus* no existen estudios de los mecanismos de detección de la presa, se describen algunas características anatómicas que podrían ayudar a explicar tales mecanismos como ser: se entierran hasta 10 cm en cuevas hechas por ellos mismos con las patas posteriores (Achaval & Olmos, 2007), dichas cuevas podrían actuar como trampas permitiendo capturar presas con menos esfuerzo (sean nocturnas o diurnas). Para demostrar estas estrategias de vida son necesarios estudios de campo y de laboratorio enfocados en los mecanismos comportamentales de captura de presas.

Ontogenia

Hasta el momento existen pocos antecedentes sobre análisis ontogénico en la dieta de los anuros (Labanik, 1976; Donnelly, 1991; Hirai, 2002; Miranda *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2009; Brasileiro *et al.*, 2010). En lo referente al consumo de presas por parte de *O. americanus*, se observó que al aumentar el tamaño del depredador, el tamaño de las presas consumidas también se incrementó, aunque no pasa lo mismo con el número de presas, es decir que los individuos grandes y chicos tienden a comer la misma cantidad de presas. Hirai (2002) y Lajmanovich (1996) presentaron resultados similares en análisis realizados en *Pelophylax nigromaculatus* y juveniles de *Leptodactylus latrans*. Estos resultados estarían indicando la tendencia de alimentarse de presas de mayor tamaño a medida que el tamaño del depredador va en aumento, es decir, aprovechando al máximo el potencial que los individuos pueden utilizar a lo largo de su vida para almacenar y procesar el alimento. En base a los cambios en la composición de las presas se infiere un alejamiento del cuerpo de agua a medida que aumenta el tamaño (que actuaría como mecanismo de dispersión) (Lajmanovich, 1996). Para el caso de los juveniles de *O. americanus* podemos inferir lo mismo, las presas halladas indicarían esta tendencia de alimentarse de invertebrados de ambientes acuáticos como los colémbolos y caracoles (principalmente Succinea) y, a medida que aumentan de tamaño y se alejan de los charcos, de presas terrestres (diurnas y nocturnas) como Ortoptera (Acrididae), Hymenoptera, Hemiptera y Diptera (presas diurnas encontradas únicamente en los juveniles), Coleoptera (principalmente Curculionidae, tanto adultos como sus larvas), larvas (de Lepidoptera no determinadas, Coleoptera Curculionidae y Carabidae, Diptera y Hemiptera). Los adultos mostraron una tendencia al consumo de presas terrestres como Coleoptera (principalmente Scarabaeidae y Carabidae), larvas (Lepidoptera no determinados y Larvas de Cantharidae), y Gastropoda (babosas). Como menciona Brasileiro *et al.* (2010), los cambios ontogénicos en el consumo de presas podría deberse a diferencias en la electividad y/o en el modo de forrajeo. Por otro lado, las diferencias encontradas entre adultos y juveniles de *O. americanus* podrían deberse a las necesidades energéticas (supervivencia y reproducción en adultos y supervivencia y crecimiento en juveniles) y/o a los espacios que ocupan ambas edades, es decir, los juveniles ocupan un espacio de transición intermedio acuático-terrestre y los adultos exclusivamente terrestre (salvo para reproducirse). Especies como *Pseudis cardosoi* (Miranda *et al.*, 2006) donde tanto adultos como juveniles son acuáticos y ocupan el mismo sitio, presentan un solapamiento más acentuado en un recurso limitado como el

alimento. Esto no ocurre en *O. americanus* debido a las diferencias espacio-temporales en los estilos de vida de juveniles y adultos.

Las diferencias que puedan existir en la composición y abundancia de presas en la dieta entre distintas edades puede deberse, entre otros factores, a las limitantes anatómicas dadas por el tamaño (ancho mandibular, abertura de la boca) en relación al tamaño de la presa (Donnelly, 1991; Hirai, 2002, Brasileiro *et al.*, 2010). Como menciona Toft (1980), la forma del cuerpo, la estrategia de forrajeo y las tácticas antipredadoras covarían con la dieta. Es necesario entonces examinar los cambios ontogénicos de la dieta antes de que pueda ser analizada la estructura de la comunidad sobre la base de la utilización del alimento (Hirai, 2002).

Algunos artrópodos (en especial los coleópteros y formícidos) proveen poco valor energético porque tienen una relación superficie-volumen alta y por lo tanto una proporción relativa alta de quitina que es difícil de digerir. En cambio las larvas proporcionan mayor energía pues es una etapa en la cual muchos insectos almacenan muchos nutrientes para invertirlos luego en el proceso de metamorfosis (Bentancourt *et al.*, 2009). Las larvas han sido la segunda presa más consumida por ambas clases de edad en *O. americanus*, es decir que dicho recurso sería explotado de manera independiente al tamaño del cuerpo y esto podría, de cierta manera, explicar que ambas edades tengan relativamente la misma cantidad de presas por estómago (Guix, 1993; Hirai, 2002). Es decir que si fuera casi exclusivamente una dieta compuesta de Artrópodos (descartando las larvas) el número de presas por estómago sería mayor o tendería a ser mucho mayor para especies y/o edades que se alimenten casi exclusivamente de artrópodos de pequeño tamaño (como hormigas o termitas). Esto lo podemos ver claramente en el trabajo de Toft (1981) en donde se presentan anuros que consumen baja cantidad de presas (incluyendo larvas) como *Eleutherodactylus longirostris*, *Colostethus nubicola*, y presentan una equitatividad mayor (similar a la presentada en los adultos de *O. americanus*) y por otro lado especies como *Bufo typhonius*, *Bufo coniferus* que tienen casi exclusivamente hormigas en sus estómagos (más del 90%). El hecho de no encontrar similares valores en los índices de amplitud trófica entre adultos y juveniles es porque los juveniles tienden a presentar más abundancia en un tipo particular de presa; en este caso fueron altas las abundancias de Curculionidae y sus larvas (Coleoptera) y Succinea (Gastropoda).

La composición de la dieta asociada a las estrategias de forrajeo responde a varios factores, como restricciones fisiológicas, interacción entre niveles tróficos, disponibilidad de presas, y a cambios físicos

y/o ambientales (Huey & Pianka, 1981). En base a la ontogenia de la dieta y a los modos de vida de las presas pueden proponerse patrones comportamentales para ambas edades (variación intraespecífica) planteadas de manera similar a las características en los modos de forrajeo presentados por Toft (1981) y Huey y Pianka (1981) aunque en estos casos, para distintas especies (Tabla 9).

Tabla 9: Descripción de los estilos de vida de Adultos y juveniles de *O. americanus* en base a la composición de la dieta.

	Adultos	Juveniles
Modo de Forrajeo	“sit and wait” (este trabajo)	Activo y “sit and wait” (este trabajo)
Habitos de Vida	Nocturno – Fosorial (Gallardo, 1963; Barrio, 1964; Achaval & Olmos, 2007)	Nocturno - Diurno Fosorial – Acuático (Gallardo, 1963; este trabajo)
Dieta	Generalista (Peltzer <i>et al.</i> , 2010)	Intermedia (este trabajo)
Habitat	Terrestre (Gallardo, 1963; Barrio, 1964; Achaval & Olmos, 2007; este trabajo)	Acuático-Terrestre (este trabajo)
Pico de Actividad	Cálido (Gallardo, 1963; este trabajo)	Frío (este trabajo)
Presas	Terrestres (Peltzer <i>et al.</i> , 2010)	Terrestres-Acuáticas- Aéreas (este trabajo)
Tipo potencial de depredador	Activo (Toft, 1981)	Activo – “sit and wait” (Toft, 1981)
Cantidad de Presas	Bajo (este trabajo)	Bajo-Medio (este trabajo)
Tipo de Presa	Presas móviles (este trabajo)	Presas móviles (este trabajo)
Amplitud del nicho	Grande (este trabajo)	Medio (este trabajo)
Toxicidad en piel	Presente (Cej & Erspamer, 1966)	Se desconoce
Coloración	Críptica (Achaval & Olmos, 2007)	Menos críptica y más colorida (obs. Pers.)

Variación estacional

Las diferencias estacionales en la dieta pueden ser debidas principalmente a diferencias en el uso del hábitat y/o modos comportamentales en distintos períodos del año (Brasileiro *et al.*, 2010). Como se mencionó antes, las presas más representativas para ambas edades en *Odontophrynus americanus* fueron larvas de Lepidoptera, Coleoptera y Gastropoda. Dichas presas fueron consumidas en ambas estaciones, pero, la abundancia de cada una de ellas varió. En la estación fría ambas edades tuvieron una mayor representación volumétrica de caracoles (juveniles) y babosas (adultos); las diferencias se hacen notorias en el consumo de coleopteros (Curculionidae y sus larvas), hormigas, e isópodos en juveniles y Larvas de Lepidoptera, grillos y coleopteros (carabidae) en adultos. En la estación cálida ambas edades tuvieron una composición dominada por Larvas de Lepidoptera y Coleópteros (Scarabaeidae, Curculionidae y Carabidae); las diferencias son notorias en el consumo de hormigas, caracoles y larvas de Curculionidae para juveniles y arañas (Lycosidae), grillos, lombrices de tierra e isópodos para adultos. Los adultos mantuvieron una amplitud trófica relativamente constante entre estaciones (para 100 observaciones una riqueza de aproximadamente 20 tipos de presas para ambas estaciones), mientras que en juveniles se observaron diferencias (para la estación cálida 20 tipos de presas y para la estación fría 15 tipos de presas en 100 observaciones respectivamente). Estos resultados podrían indicar que los adultos mantienen un estilo de forrajeo “sit and wait” durante todo el año ya que invierten energía en capturar y manipular presas grandes (predominantemente dos presas por estómago en ambas estaciones) con un bajo costo fisiológico de búsqueda y digestión de la presa (Toft, 1981) tanto en la estación cálida (larvas de Lepidoptera), como en la fría (Babosas). Las mínimas diferencias encontradas en la riqueza de presas entre estaciones podría deberse a las fluctuaciones en la abundancia de las mismas (Miranda *et al.*, 2006; Brasileiro *et al.*, 2010). Para el caso de los juveniles, estos presentarían un forrajeo más activo en la estación fría (consumiendo alrededor de cinco presas por estómago) y un forrajeo “sit and wait” en la cálida (consumiendo alrededor de tres presas por estómago). Ya se mencionó en la sección anterior que pueden interpretarse las diferencias en la composición de la dieta como una respuesta a demandas energéticas diferenciales entre juveniles y adultos. Estas diferencias, también podrían deberse a fluctuaciones estacionales en la abundancia de las presas; en la estación cálida la frecuencia de las presas tiende a ser mayor que en la fría, quizás porque las presas tienen atributos distintos como el nivel

de actividad. Por ejemplo, en los insectos la diapausa les permite sobrevivir frente a condiciones desfavorables como ser los fríos excesivos y la falta de alimento durante el invierno. Por otra parte, la quiescencia es una respuesta temporal de los insectos frente a condiciones adversas como temperaturas extremas y falta de alimento aunque en este proceso una vez restablecidas las condiciones favorables, retoman la actividad (Bentancourt *et al.*, 2009). Las limitaciones morfológicas como la abertura de la boca, condicionarían el consumo de presas por parte de juveniles (Labanick, 1976; Hirai, 2002). Este hecho puede incrementar la competencia entre individuos de la misma edad por los recursos, al menos en la estación fría donde la abundancia del alimento es menor o la actividad de las presas es más baja, al tiempo que la actividad de los juveniles es mayor. Para una mayor comprensión de los cambios en la dieta de *O. americanus* es necesario conocer las fluctuaciones en los ciclos estacionales de las presas.

En los análisis efectuados por Toft (1980) para trece especies de Anuros de un ambiente tropical encontró que la abundancia, tanto en número como en biomasa de ranas por unidad de área, fue menor en la estación fría que en la cálida. Esto parece cumplirse para adultos de *O. americanus* (75 individuos colectados en la cálida y 30 en la fría considerando individuos que presentaron contenido como los que no) y también para otras especies de regiones templadas (Duellman & Lizana, 1994; Maneyro *et al.*, 2004; Miranda *et al.*, 2006; Brasileiro *et al.*, 2010), mientras que para juveniles fue al revés (180 individuos en la fría y 45 en la cálida). Toft (1980), sugiere que el alimento es o ha sido periódicamente una limitante ya que las diferencias morfológicas (tamaño, ontogenia) y comportamentales entre especies de anuros y los cambios en sus abundancias podrían ser en respuesta a las limitaciones causadas por el alimento y sus fluctuaciones entre estaciones. Esto mismo puede ocurrir en la ontogenia de una especie de Anuro como *O. americanus*. Como las condiciones adversas inciden en la dinámica de las poblaciones de presas y ranas, éstas podrían influenciar la composición de la dieta (Brasileiro *et al.*, 2010).

Donnelly (1991) encontró resultados similares en la variación temporal de las presas consumidas por *Dendrobates pumilio*. La inclusión de otro tipo de presa distinta a hormigas y termitas por parte de *D. pumilio* en algunos meses indica que las ranas responden a las fluctuaciones naturales que ocurren en las poblaciones de presas. A su vez, el consumo de otras presas, además de termitas y hormigas, puede estar relacionado a un balance energético, es decir, las ranas tal vez coman presas de cuerpo blando cuando están disponibles debido a que estos ítems contienen más energía que el animal puede aprovechar, o a que son más fáciles de digerir que las hormigas y termitas.

La actividad alimenticia podría superponerse al período reproductivo que para *O. americanus* está fuertemente asociado a grandes lluvias (Gallardo, 1963). Esto explicaría que fueran colectados más adultos en la estación cálida.

Variación intersexual

Se encontraron presas de distintas Clases: Insecta, Malacostraca, Chilopoda, Arachnida, Clitellata y Gastropoda. Dichas presas poseen hábitos de vida terrestres y varían sus proporciones entre sexos y en las distintas estaciones.

En el Uruguay existen pocos antecedentes de estudios de la variación intersexual de la dieta en Anuros (Maneyro *et al.*, 2004). Una de las posibles causas para esto sería la dificultad relativa en la captura de hembras en muchas especies de anfibios, las fluctuaciones poblacionales que puedan existir en machos y hembras en el tiempo (Lopez *et al.* 2009) o simplemente a que la actividad de la mayoría de los anuros es nocturna (Duelman & Trueb, 1994; Sabagh & Silva, 2008). Machos y hembras de *O. americanus* presentaron una amplitud de nicho similar aunque las diferencias en el test-G y Cj entre sexos indican que las dietas son distintas, por lo menos a nivel de Familia, en la identidad de las presas. Las hembras consumieron más Scarabaeidae, Acrididae, larvas de Lepidoptera y exclusivamente Lumbricidae mientras que los machos más Gastropoda, Lycosidae, Isopoda y exclusivamente larvas de Lepidoptera Notodontidae. Brasileiro *et al.* (2010) mostraron en *Thoropa taophora* resultados parecidos siendo la amplitud del nicho similar entre sexos pero variando la abundancia de las presas consumidas; las hembras consumieron más Isópodos marinos, ninfas de Tricoptera y Ortoptera, mientras que los machos comieron más Formicidae. Estos autores plantean que las diferencias en la dieta de machos y hembras podrían deberse a diferencias en los modos de forrajeo; los machos tienden a ser predadores pasivos (“sit-and-wait) especialmente en el período reproductivo y las hembras tienden a ser forrajeras activas. Para el caso de *O. americanus* los gastrópodos son una presa importante en ambos sexos en la estación fría, posiblemente por su alto aprovechamiento energético (a diferencia de los artrópodos, no se encontraron restos a nivel del intestino). Pese a que los tamaños de machos y hembras son similares, existen diferencias en la identidad de las presas consumidas. Esto quizás se deba a distintos comportamientos que ambos sexos podrían presentar: mayor o menor distancia entre los sitios de

forrajeo y los sitios reproductivos, mayor actividad y consumo de presas para la producción de ovocitos en las hembras o mejor calidad de presas por parte de los machos para un rápido aprovechamiento energético en los períodos reproductivos dedicado a la producción de esperma y para el canto, distintos patrones de respuesta a las condiciones ambientales como lluvia, temperatura, humedad. Estudios en *Leptodactylus latrans* revelaron que las dietas entre machos y hembras fueron distintas en la estación fría ($G=19.60$; $p<0.05$; $p=0.006$) pero no así en la cálida ($G=4.41$; $p>0.05$; $p=0.731$), y estos cambios fueron interpretados como una respuesta a la disponibilidad de presas en las distintas estaciones (Maneyro *et al.*, 2004). En ese trabajo la identidad de las presas se analizó hasta el nivel de Orden y quizás por esta razón se encontraron diferencias en la estación fría y no en la cálida. Al profundizar en el nivel de identidad de las presas quizás podrían encontrarse diferencias entre distintas clases de individuos, al menos en especies generalistas (Orden: Estación fría $G= 9.58$; $p>0.05$; $p=0.57$; Estación Cálida $G=17.76$; $p<0.05$; $p=0.02$; Familia: $G=47.1$; $p<0.05$).

Los análisis de los cambios estacionales intrasexuales en la dieta revelaron que tanto machos como hembras presentaron una amplitud de nicho similar. Sin embargo, los valores en los índices ($C_j=0.33$; $O_{jk}=0.8$) y en el análisis estadístico ($G=47.1$; $p<0.05$) demostraron que las dietas son distintas entre estaciones. Si la calidad de la dieta cambia con la ontogenia (Hirai, 2002), también podría cambiar en individuos del mismo sexo, dependiendo de la estación del año, la oferta y las necesidades energéticas vinculadas a la supervivencia y reproducción. Nuevamente una de las razones fundamentales es la variación en la abundancia de las presas que ocurre a lo largo del año en el ambiente. En la estación cálida las presas más representativas para machos de *O. americanus* fueron Isopoda, Scarabaeidae y Lycosidae, mientras que en la estación fría fueron Gastropoda y Carabidae. Para el caso de las hembras las presas más representativas en la estación cálida fueron Scarabaeidae, larvas de Lepidoptera, Carabidae y Lumbricidae mientras que en la estación fría fueron Gastropoda, Acrididae y larvas de Lepidoptera. Patrones similares fueron encontrados en otros Cycloramphidae como *Thoropa taophora* donde los machos comieron más hormigas en la estación fría y más isópodos marinos en la cálida mientras que las hembras consumieron más saltamontes en la estación fría y más hormigas en la cálida (Brasileiro *et al.*, 2010). Por lo tanto las diferencias encontradas entre estaciones quizás no solamente se deban a la variación en las abundancias de las presas; también podría ser por la ubicación que ambos sexos presentan a los sitios reproductivos. Las hembras podrían estar más lejos de los charcos de agua para tener una mayor oferta de presas como larvas de Lepidoptera que fueron muy representativas en ambas estaciones mientras que los machos estarían más cerca de los charcos para aprovechar tanto el

alimento como la llegada rápida a los sitios de canto debido a que la reproducción se lleva a cabo en un corto lapso de tiempo luego de fuertes lluvias. Para una mayor comprensión de los hábitos de vida de ambos sexos es necesario realizar trabajos que analicen los patrones reproductivos y relacionarlos con los hábitos alimenticios presentados en este trabajo.

Conclusiones Finales

La dieta de *Odontophrynus americanus* se caracteriza por ser generalista, con un patrón de forrajeo que varía de activa a pasiva (“sit & wait”) dependiendo de la edad, siendo más activa en juveniles de la estación fría y en adultos de la estación cálida.

No existe una relación clara entre el tamaño de los individuos y el tipo o cantidad de presas. El tamaño es una limitante morfológica para la obtención de energía ya que, si bien los juveniles presentaron similares cantidades de presas que los adultos, por una cuestión de relación superficie volumen son menos provechosas que las consumidas por los adultos (al menos en presas como los artrópodos). Los juveniles podrían compensar dicha limitante a través de cierto grado de selectividad hacia determinadas presas como larvas y caracoles que son fácilmente digeribles.

Se verifican diferencias en la composición de la dieta según el sexo, presentando amplitudes tróficas similares pero diferencias en la identidad de las presas.

Bibliografía

Achaval, F & Olmos, A. 2007. Anfibios y Reptiles del Uruguay. 3ra. Edición corregida y aumentada. Zonalibro, Montevideo. 160 pp.

Anderson, A. M.; Haukos, D. A. & Anderson, J. T. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa wet-lands of Northwest Texas. *Copeia*, 1999: 515-520.

Barrio, A. 1964. Caracteres eto-ecológicos diferenciales entre *Odontophrynus americanus* (Duméril et Bibron) y *O. occidentalis* (Berg) (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, 24: 385-390.

- Basso, N. G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de Anuros. Asociación Herpetológica Argentina. Serie Monografías, 1: 1-70.
- Benamú, M. A. 2007. Clave para la determinación de algunas familias de arañas (Araneae, Araneomorphae) del Uruguay. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 16: 1-19.
- Bentancourt, C. M.; Scatoni, I. B. & Morelli, E. 2009. Insectos del Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía – Facultad de Ciencias. 658 pp.
- Brasileiro, C. A., Martins, M. & Sazima, I. 2010. Feeding ecology of *Thoropa taophora* (Anura: Cycloramphidae) on a rocky seashore in southeastern Brazil. South American Journal of Herpetology, 5: 181-188.
- Caldwell, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy in and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). Journal of Zoology, 240: 75-101.
- Cei, J. M. & Erspamer, V. 1966. Biochemical taxonomy in south american amphibians by means of skin amines and polypeptides. Copeia, 1: 74-78.
- Cossovich, S.; Aun, L. & Martori, R. 2011. Análisis trófico de la herpetofauna de la localidad de Alto Alegre (Depto. Unión, Córdoba, Argentina). Cuadernos de Herpetología, 25: 11-19.
- Da Rosa, I.; Canavero, A.; Maneyro, R.; Naya, D. E. & Camargo, A. 2002. Diet of four sympatric anuran species in a temperate environment. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, 13: 12-20.
- Donnelly, M. A. 1991. Feeding patterns of the strawberry poison frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). Copeia, 3: 723-730.
- Duellman, W. E. & Lizana, M. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the Leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. Herpetología, 50: 51-64.

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

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. pp: 261–280.

Frost, D. R. 2009. Amphibian species of the world: An online reference. Versión 5.3 (12 February, 2009). Electronic Database accesible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History, New York, USA>. Último acceso: Octubre 2009.

Gallardo, J. M. 1963. Observaciones biológicas sobre *Odontophrynus americanus* (D. et B.) 1841. *Ciencia e Investigación*, 19: 177-186.

Giaretta, A. A.; Araújo, M. S.; Medeiros, H. F. & Facure, K. G. 1998. Food habits and ontogenetic diet shifts of the litter dwelling frog *Proceratophrys boiei* (wied). *Revista Brasileira de Zoología*, 15: 385-388.

Gotelli, N. J. & Graves, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Washington and London. Smithsonian Institution Press. 368 pp.

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

Heatwole, H. 1998. *Amphibian Biology*. Volume 3, *Sensory Perception*. Surrey Beatty & Sans Pty Limited, Australia. 972 pp.

Hirai, T. 2002. Ontogenetic change in the diet of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *Ecological Research*, 17: 639-644.

- Hirai, T. & Matsui, M. 1999. Feeding habits of the pond frog, *Rana nigromaculata*. Inhabiting rice fields in Kyoto, Japan. *Copeia*, 4: 940-947.
- Hirai, T. & Matsui, M. 2001. Attempts to estimate the original size of partly digested prey recovered from stomachs of Japanese anurans. *Herpetological Review*, 32: 14-16.
- Hodgkison, S. & Hero, J-M. 2003. Seasonal, sexual and ontogenetic variations in the diet of the `declining` frogs *Litoria nannotis*, *Litoria rheocola* and *Nyctimystes dayi*. *Wildlife Research*, 30: 345-359.
- Huey, R. B. & Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of the foraging mode. *Ecology*, 62: 991-999.
- Hutchinson, G. E. 1958. Concluding remarks. *Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row Publishers, Inc. New York. 656 pp.
- Labanick, G. M. 1976. Prey availability, consumption and selection in the cricket frog, *Acris crepitans* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, 10:293-298.
- Lajmanovich, R. C. 1996. Dinámica trófica de juveniles de *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae), en una isla del Paraná, Santa Fe, Argentina. *Cuadernos de herpetología*, 10: 11-23.
- Lavilla, E. O. 2005. Anfibios de la Reserva de Bagual. *Temas de Naturaleza y Conservación. Monografías de Aves Argentinas*, 4: 119-153.
- López-Alvarez, J. V. 1984. Observaciones sobre la alimentación natural de la trucha común (*Salmo trutta fario L.*) en algunos ríos de la cuenca del Duero. *Limnetica*, 1: 247-255.

López, J. A.; Scaratotti, P. A.; Medrano, M. C. & Ghirardi, R. 2009. Is the red spotted green frog *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) selecting its preys? The importance of the prey availability. *Revista de Biología Tropical*, 57: 847-857.

Magnusson, W. E.; Junqueira De Paiva, L.; Moreira Da Rocha, R.; Franke, C. R.; Kasper, L. A. & Lima, A. P. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetología*, 41: 324-332.

Maneyro, R. & Da Rosa, I. 2004. Temporal and spatial changes in the diet of *Hyla pulchella* (Anura, Hylidae) in Southern Uruguay. *Phyllomedusa*, 3: 101-113.

Maneyro, R.; Naya, D. E.; da Rosa, I.; Canavero, A & Camargo, A. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia (Série Zoologia)*, 94: 54-61.

Maneyro, R.; Forni D. & Santos, M. 1995. Anfibios del Departamento de Rocha. *Probides. Serie de Divulgación Técnica*, 1: 1-23.

Miranda, T.; Ebner, M.; Solé, M. & Kwet, A. 2006. Spatial, seasonal and intrapopulation variation in the diet of *Pseudis cardosoi* (Anura: Hylidae) from the Araucária plateau of Río Grande do Sul, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1: 121-130.

Peltzer, P. M.; Attademo, A. M.; Lajmanovich, R. C.; Junges, C. M.; Beltzer, A. H. & Sanchez, L. C. 2010. Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *Herpetological Journal*, 20: 261-269.

Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.

Pinkas, L.; Oliphant, M. S. & Iverson, Z. L. 1971. Food habits of albacore bluefin, tuna and bonito in California waters. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin*, 152: 1-350.

- Rosset, S. D. 2008. New species of *Odontophrynus* Reinhardt and Lütken 1862 (Anura: Neobatrachia) from Brazil and Uruguay. *Journal of Herpetology*, 42: 134-144.
- Sabagh, L.T. & Carvalho-e-Silva, A.M.P.T. 2008. Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25: 247-257.
- Sanabria, E. A.; Lorena, B. Q. & Acosta, J. C. 2005. Dieta de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) en un humedal del oeste de Argentina. *Revista Peruana de Biología*, 12: 472-477.
- Santos, E. M.; Almeida, A. V. & Vasconcelos, S. D. 2004. Feeding habits of six anuran (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in Northeastern Brazil. *Iheringia (Série Zoologia)*, 94: 433-438.
- Savage, J. M. & Cei, J.M. 1965. A review of the Leptodactylid frog genus, *Odontophrynus*. Department of biological sciences, University of southern California, Los Angeles, and Instituto de Biología, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. *Herpetología*, 21: 178-195.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Schoener, T. W. 1989. Should hindgut contents be included in lizards dietary compilations? *Journal of Herpetology*, 23: 455-458.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. Illinois University Press, Urbana, Illinois.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45: 131-141.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, 15: 139-144.

Vences, M.; Glaw, F. & Böhme, W. 1998. Evolutionary correlates of microphagy in alkaloid-containing frogs (Amphibia: Anura). *Zoologischer Anzeiger*, 236: 217-230.

Wiilf, B. 1957. The log likelihood ratio test (The G-test). *Annals of Human Genetics*, 21: 397-409.

Young, J. Z. 1971. *La vida de los vertebrados*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 660 pp.

Yu, T. L.; Gu, Y. S.; Du, J. & Lu, X. 2009. Seasonal variation and ontogenetic change in teh diet of a population of *Bufo gargarizans* from the farmland, Sichuan, China. *Biharean Biologist*, 3: 99-104.

Apéndice I

Tabla I.1: Número (N) Frecuencia de ocurrencia (FO) y Volumen (V) de las presas presentes en adultos y juveniles de *Odontophynus americanus*. nD (no Determinado).

Phylum	N		FO		V	
	(%N)		(%FO)		(%V)	
	J	A	J	A	J	A
Artropoda						
Clase						
Parainsecta						
Collembola						
Isotomidae	36 (4.3)	1 (0.8)	11 (6.1)	1 (1.9)	12.5 (0.08)	19.85 (0.05)
Insecta						
Coleoptera						
Scarabaeidae	27 (3.2)	20 (16)	20 (11.2)	10 (18.9)	757.7 (4.8)	4073 (10.37)
Curculionidae	129 (15.4)	4 (3.2)	61 (34.1)	3 (5.7)	1042.8 (6.6)	196.4 (0.5)
Carabidae	1 (0.12)	11 (8.8)	1 (0.56)	9 (17)	7.3 (0.04)	1147 (2.9)
Lampyridae	1 (0.12)	--	1 (0.56)	--	19.3 (0.12)	--
Elateridae	6 (0.72)	--	6 (3.4)	--	67.5 (0.43)	--
Staphylinidae	11 (1.3)	--	9 (5.0)	--	93.5 (0.59)	--
Erotylidae	1 (0.12)	--	1 (0.56)	--	1.5 (0.01)	--
Chrysomelidae	1 (0.12)	--	1 (0.56)	--	28.2 (0.18)	--
Cantharidae	--	1 (0.8)	--	1 (1.89)	--	102.3 (0.26)

nD	13	6	11	5	257.4	1017
	(1.6)	(4.8)	(6.1)	(9.43)	(1.6)	(2.6)
Hymenoptera						
Formicidae	69	1	35	1	167.7	11.28
	(8.3)	(0.8)	(19.6)	(1.9)	(1.1)	(0.03)
No Formicidae	5	--	3	--	72.5	--
	(0.60)	--	(1.7)	--	(0.46)	--
Hemiptera						
Heteroptera						
Tingidae	4	--	4	--	36.8	--
	(0.48)	--	(2.2)	--	(0.23)	--
nD	3	--	3	--	84.4	--
	(0.36)	--	(1.7)	--	(0.54)	--
Sternorrhyncha						
Aphididae	3	--	3	--	4.2	--
	(0.36)	--	(1.7)	--	(0.03)	--
Auchenorrhyncha						
Cicadellidae	1	--	1	--	2.8	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.02)	--
Diptera						
Nematocera						
Tipulidae	1	--	1	--	3.9	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.02)	--
nD	12	--	11	--	91.6	--
	(1.4)	--	(6.1)	--	(0.58)	--
Blattaria						
Blattellidae	5	2	4	2	479.6	1303
	(0.60)	(1.6)	(2.2)	(3.8)	(3.0)	(3.3)
Orthoptera						
Gryllotalpidae	1	3	1	3	16.4	881
	(0.12)	(2.4)	(0.56)	(5.7)	(0.10)	(2.2)
Acrididae	3	12	2	9	1187.2	2978
	(0.36)	(9.6)	(1.1)	(17)	(7.5)	(7.6)
Orthoptera nD	1	--	1	--	10.4	--

	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.07)	--
Psocoptera						
nD	1	--	1	--	0.7	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.004)	--
Odonata						
nD	--	1	--	1	--	113.4
	--	(0.8)	--	(1.9)	--	(0.23)
Lepidoptera						
nD	1	--	1	--	380.5	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(2.4)	--
Larvas						
nD	4	--	4	--	142.5	--
	(0.48)	--	(2.2)	--	(0.90)	--
Lepidoptera						
Geometridae	2	--	2	--	65.9	--
	(0.24)	--	(1.1)	--	(0.42)	--
Notodontidae	--	3	--	1	--	983.1
	--	(2.4)	--	(1.9)	--	(2.5)
nD	28	10	19	8	4515.4	10476
	(3.3)	(8)	(10.6)	(15.1)	(28.7)	(26.7)
Coleoptera						
Carabidae	10	1	8	1	205.9	15.7
	(1.2)	(0.8)	(4.5)	(1.9)	(1.3)	(0.04)
Lampyridae	2	--	2	--	108.9	--
	(0.24)	--	(1.1)	--	(0.69)	--
Cantharidae	2	5	2	3	44.3	508.6
	(0.24)	(4)	(1.1)	(5.7)	(0.28)	(1.3)
Elateridae	1	1	1	1	44.0	11.08
	(0.12)	(0.8)	(0.56)	(1.9)	(0.28)	(0.03)
Tenebrionidae	--	1	--	1	--	151.7
	--	(0.8)	--	(1.9)	--	(0.39)
Curculionidae	40	--	20	--	834.5	--
	(4.8)	--	(11.2)	--	(5.3)	--
nD	2	--	1	--	31.7	--

	(0.24)	--	(0.56)	--	(0.20)	--
Diptera						
nD	39	--	14	--	297.7	--
	(4.7)	--	(7.8)	--	(1.9)	--
Nematocera						
Tipulidae	1	--	1	--	18.2	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.12)	--
Xylophagidea	1	--	1	--	5.6	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.04)	--
nD	3	--	1	--	246.3	--
	(0.36)	--	(0.56)	--	(1.6)	--
Hemiptera						
Heteroptera						
Tingidae	1	--	1	--	5.5	--
	(0.12)	--	(0.56)	--	(0.03)	--
nD	1	1	1	1	63.3	28.77
	(0.12)	(0.8)	(0.56)	(1.9)	(0.40)	(0.07)
<hr/>						
Chilopoda						
<hr/>						
Scolopendromorpha						
Scolopendridae	15	2	14	2	141.7	187.7
	(1.8)	(1.6)	(7.8)	(3.8)	(0.90)	(0.49)
<hr/>						
Malacostraca						
<hr/>						
Isopoda						
Oniscidea						
nD	21	6	17	6	1281.2	432.7
	(2.5)	(4.8)	(9.5)	(11.3)	(8.1)	(1.1)
<hr/>						
Arachnida						
<hr/>						
Araneae						
Ctenidae	3	2	3	2	129.8	109.4
	(0.36)	(1.6)	(1.7)	(3.8)	(0.82)	(0.28)
Lycosidae	3	8	3	6	48.4	1807
	(0.36)	(6.4)	(1.7)	(11.3)	(0.31)	(4.6)

	Amaurobiidae	--	2	--	1	--	30.87
		--	(1.6)	--	(1.9)	--	(0.08)
	Pholcidae	--	1	--	1	--	274.3
		--	(0.8)	--	(1.9)	--	(0.7)
	Clubionidae	--	1	--	1	--	34.07
		--	(0.8)	--	(1.9)	--	(0.09)
	Oxyopidae	--	1	--	1	--	3.342
		--	(0.8)	--	(1.9)	--	(0.009)
	nD	12	1	11	1	59.0	18.7
		(1.4)	(0.8)	(6.1)	(1.9)	(0.37)	(0.05)
Mollusca							
	Gastropoda						
	nD	301	12	59	9	2223.2	7991
		(36)	(9.6)	(33.0)	(17)	(14.1)	(20.4)
Annelidae							
	Clitellata						
	Haplotaxia						
	Lumbricidae	7	5	4	3	401.5	4361
		(0.84)	(4)	(2.2)	(5.7)	(2.5)	(11.1)
TOTAL		835	125			15732	39268