

Utilización espacial y temporal de una comunidad de anuros de Kent's Marsh (Gamboa, Panamá)

MARÍA LAURA PONSSA

*Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo,
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo,
Miguel Lillo 251, 4000-San Miguel de Tucumán, Argentina
(e-mail: mlponssa@arnet.com.ar)*

Resumen: La utilización espacial y temporal del hábitat en anuros está relacionada, entre otras, con las funciones de reproducción y desarrollo de manera que su determinación es indispensable para la comprensión de los factores que condicionan la supervivencia de las especies de una comunidad. Este estudio examina los patrones de distribución espacial y temporal como posibles factores que favorecen la coexistencia de diferentes especies de anuros en un mismo ambiente neotropical. El estudio se llevó a cabo de junio a septiembre de 1998, durante la estación lluviosa, en una charca temporal en Kent's Marsh (Gamboa, Panamá). Durante el período de estudio se detectaron 14 especies de anuros, de las que 12 se encontraron cantando. La diversidad y abundancia de anuros fue mayor en la zona central, que fue la más heterogénea en cuanto a la vegetación. En el patrón general no se destaca un uso temporal diferencial, mostrándose más bien una superposición en la fenología de la mayoría de las especies durante la época lluviosa. El uso diferencial de los hábitats aparece como un posible mecanismo de segregación entre las especies.

Palabras clave: anuros, comunidad, distribución espacial, distribución temporal, tropical.

Abstract: Spatial and temporal utilization in an assemblage of anurans from Kent's Marsh, Gamboa, Panamá. – Spatial and temporal use of habitat in anurans has close relationship with reproduction and development, and its characterization is very important to understand the factors that determine how the species of a community survive. This study examines spatial and temporal patterns as possible factors that would allow that different species of anurans coexist in a same Neotropical environment. The study was carried out from June to September of 1998, trough the rain season, in a temporal pond, in Panama. During the sampling period 14 species were recorded, of which 12 species were calling. The diversity and abundance of species of anurans was larger in the central area of the site of study, and which was more heterogeneous according to the vegetation present. In general does not reveal differences in temporal use in most of the species. Differential use of habitats appears to be a possible separation mechanism among the species.

Key words: anurans, assemblage, spatial separation, temporal separation, tropical.

INTRODUCCIÓN

Una tendencia en el estudio de la ecología ha sido el análisis de un grupo taxonómico en una comunidad biótica, con el objetivo de determinar cómo las especies componentes coexisten (ROSSA-FERES & JIM, 1996). Hasta

hace algunos años la ecología de comunidades ha sido dominada por la asunción de que la competencia interespecífica es de importancia primaria en la determinación de la composición de especies en la mayoría de las comunidades (ROUGHGARDEN, 1983; SCHOENER, 1983). Pero el papel de la compe-

tencia en la estructura de la comunidad ha sido cuestionado, sugiriéndose que dicha estructura es el reflejo de la variación interespecífica en atributos ecológicos, asociados con utilización de recursos, más bien que con una partición sistemática de los recursos (ROUGHGARDEN, 1983; SCHOENER, 1983). Además de los recursos disponibles, la historia evolutiva de las especies particulares y las circunstancias históricas de un área también serán decisivas en la determinación de la composición de especies de una comunidad.

Existe evidencia experimental de interacción interespecífica, la cual generalmente consiste en determinar el cambio en abundancia y/o comportamiento de determinadas especies, cuando otras son eliminadas del medio (LAWLER & MORIN, 1993). Los resultados de estos experimentos presentan la limitación de no poder generalizarse a escalas reales de espacio y tiempo. En salamandras acuáticas se ha puesto de relieve la importancia potencial de las interacciones denso-dependientes en la regulación de las poblaciones de vertebrados (MORIN, 1983).

En anuros se han encontrado patrones de uso diferencial de recursos para la mayoría de las dimensiones de recursos (WILD, 1996). TOFT (1985) encontró que en anfibios y reptiles el hábitat es el recurso más importante en la determinación de la estructura de la comunidad. La fuerte competencia interespecífica entre especies separadas temporalmente pondría en duda la eficacia de la asincronía de los períodos reproductivos como un mecanismo para reducir la competencia interespecífica (MORIN, 1987). Otra posible consecuencia de las diferencias interespecíficas en la fenología de los períodos reproductivos es que el establecimiento de las especies depende de la densidad de una o más especies que llegan previamente a los sitios de

reproducción, aunque la densidad puede depender a su vez de la intensidad de la depredación sobre los renacuajos (MORIN, 1987).

La composición y abundancia de anfibios puede estar influenciada no sólo por las condiciones ambientales locales sino también por factores históricos tales como disturbios humanos (LIEBERMAN, 1986). La importancia de las características de la charca parece variar entre especies (STUMPEL & VAN DER VOET, 1997), de la misma manera que las diferencias interespecíficas en la fenología de la época de reproducción pueden simplemente reflejar respuestas individuales de las especies a cambios estacionales del ambiente (LAWLER & MORIN, 1993).

En síntesis, la estructura de una comunidad dependerá de la tolerancia a factores físicos, depredación, competencia inter e intraespecífica y de la variación temporal de estos factores. La utilización espacial y temporal del hábitat son componentes de dicha estructura. En anfibios este componente está directamente relacionado con las funciones biológicas de reproducción y desarrollo, entre otras, de manera que su determinación resulta indispensable para la comprensión e interpretación de los factores que condicionan la composición específica, comportamiento y supervivencia de las especies que forman una comunidad. En este estudio la hipótesis planteada fue que existe diferenciación en la utilización espacial y temporal por parte de las especies de una comunidad de anuros tropicales, lo que favorecería la coexistencia de varias especies en un mismo ambiente neotropical. Los objetivos propuestos fueron determinar la composición específica de anuros de Kent's Marsh, la abundancia relativa de las especies y sus patrones de uso espacial y temporal del hábitat.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio fue Kent's Marsh, ubicado en Gamboa, Panamá (9° 7' 30" N, 79° 42' 00" O), una charca temporal de forma casi rectangular de aproximadamente 430 x 45 m, cubierta por vegetación de tipo pastizal, la cual era cortada periódicamente. En la zona central de la charca, donde se registró la mayor diversidad de anuros, había un mayor estancamiento de agua y abundante *Typha* (planta anfibia tipo totora). El estudio fue realizado durante la época lluviosa, desde el 24 de junio al 15 de septiembre de 1998 (61 noches muestreadas). La profundidad de la charca varió de acuerdo al régimen de lluvias, registrándose una profundidad media durante el período de estudio de 4.66 cm (Tabla 1). En el área se determinaron cinco sectores de igual superficie (86 x 45 m), los cuales fueron examinados durante el día y la noche, desde las 19 h hasta la 1 h del día siguiente. El seguimiento se realizó mediante avistamientos (CRUMP & SCOTT, 1994), transectos acústicos (ZIMMERMAN, 1994) y muestreo de transectos (JAEGER, 1994). Durante el día, además de los métodos anteriores, se realizó reconocimiento de lugares de puesta (SCOTT & WOODWARD, 1994) (Tabla 1).

Las observaciones realizadas en el campo fueron registradas en planillas de datos con la

siguiente información: especies presentes, número de individuos presentes por especie, actividad (canto, amplexo), sexo (cuando fue posible determinarlo) y microhábitat donde se encontraba cada individuo. Este microhábitat se caracterizó de acuerdo al sustrato y la vegetación. En cuanto al sustrato se valoró si se trataba de suelo, agua o zonas de suelo y agua (zonas con agua de poca profundidad, donde el ejemplar se apoyaba en algún sustrato como desechos de vegetación o barro) y si existía vegetación en el suelo o en el agua. En cuanto a la vegetación se valoró su altura de acuerdo con las categorías siguientes: vegetación a ras del suelo, vegetación ≤ 50 cm, vegetación entre 50 y 100 cm, vegetación entre 100 y 160 cm y vegetación > 160 cm. En el caso de huevos y/o nidos, larvas y juveniles se tuvieron en cuenta ítems similares a los de los adultos. En cada área se determinó también el clima (lluvioso, despejado, nublado, parcialmente nublado), la temperatura del aire y, en sitios predeterminados al azar, la profundidad, pH y temperatura del agua.

Para caracterizar el hábitat se seleccionaron al azar 10 transectos (de 45 m cada uno) a través de la charca en cada área y en cada transecto 10 cuadrantes de 50 x 50 cm. En cada cuadrante se determinó: sustrato (% de agua, % suelo), vegetación, temperatura del aire y el agua, clima y pH del agua. Esta caracterización fue periódica y diurna.

Para el análisis de los datos se realizó análisis de componentes principales (PCA) a partir de una matriz con los datos estandarizados (los datos fueron estandarizados restandole su media y dividiéndolos entre su desviación estándar) y MANOVA. Se realizó un análisis de clusters sobre la base de las distancias euclídeas entre los pares de áreas, para agruparlas de acuerdo a sus similitudes. Las agrupaciones se realizaron sobre la base de las siguientes características:

TABLE 1. Características ambientales del área durante el período de estudio (24 de junio al 15 de septiembre de 1998).

TABLE 1. Environmental characteristics of the area trough period of study (June 24 - September 15 1998).

	Media	Rango	SD
T° aire (°C)	25.18	20-29	1.21
T° agua (°C)	27.012	22-39	1.55
pH	6.40	5.7-7	0.33
Profundidad (cm)	4.66	0-18	4.30

% de suelo, % de cada tipo de vegetación, profundidad, temperatura del agua y densidad de individuos de cada especie, considerada como el número total de registros de cada especie en cada área.

RESULTADOS

Cuatro familias estuvieron representadas en la charca durante el período de estudio: Bufonidae (una especie), Hylidae (ocho especies), Leptodactylidae (cuatro especies) y Microhylidae (una especie). De las 14 especies presentes, 12 se encontraron cantando, lo que se consideró un indicativo de que estaban en período reproductor. No se registraron vocalizaciones de *Bufo marinus* ni de *Agalychnis callidryas*. Las características ambientales del área durante el período de estudio se incluyen en la Tabla 1.

Utilización espacial y temporal

Las especies más abundantes fueron *Leptodactylus labialis* y *Physalaemus pustulosus* y las menos abundantes *Bufo marinus* (un individuo en los bordes del

área, sin vocalizar), *Agalychnis callidryas* (tres individuos al final del período de estudio, sin vocalizar) y *Phrynohyas venulosa* (dos individuos vocalizando, aunque se escuchó cantar un gran número de ejemplares de esta especie durante una lluvia torrencial en los días previos al comienzo del estudio) (Tabla 2). El microhábitat preferido por cada especie se muestra en la Tabla 3.

En el PCA realizado con los datos de adultos, tres ejes pueden retenerse para interpretación, ya que el cuarto posee un autovalor menor que 1.0. Esto significa que la combinación de variables aporta menos que una variable particular a la variación total. Los tres primeros ejes explican el 73% de la variación (Tabla 4).

En la Fig. 1 se muestra los resultados del PCA aplicado para el análisis de la utilización espacial de los adultos. *Leptodactylus insularum*, *L. labialis* y *L. pentadactylus* (Leptodactylidae) se ubican fundamentalmente en tierra, estas tres especies se relacionan positivamente con el eje 1 y negativamente con el eje 2. *Physalaemus pustulosus* se ubica en tierra y agua o en agua,

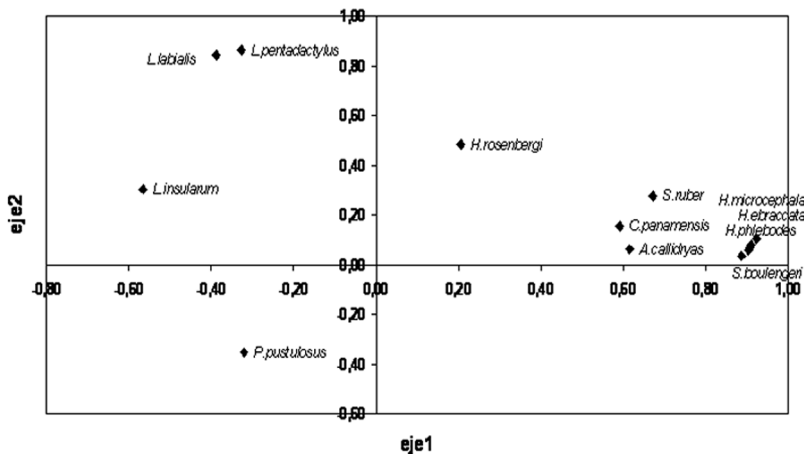


FIGURA 1. Diagrama de ordenamiento de las especies a lo largo de los dos primeros ejes del PCA.

FIGURE 1. Ordering diagram of the species considering the factors 1 and 2 of PCA.

TABLE 2. Especies presentes, abundancia relativa (%), proporción de sexos (%), indeterminados (%) y amplexos (%) observados en cada especie. Los individuos observados en amplexo no son considerados nuevamente en las celdas de porcentajes de machos y/o hembras.

TABLE 2. Recorded species, relative abundance (%), percentage of observed sexes (%), undetermined (%) and amplexus (%) of each specie. The specimens in amplexus are not included in the percentages of males and/ or females.

	Abundancia	Machos	Hembras	Indeterminados	Amplexos
Bufonidae					
<i>Bufo marinus</i>	0.04	0	0	100	0
Hylidae					
<i>Agalychnis callidryas</i>	0.12	0	0	50	50
<i>Hyla ebraccata</i>	2.8	92.31	1.05	3.08	3.08
<i>Hyla microcephala</i>	11.9	80.22	3.73	11.94	4.10
<i>Hyla phlebodes</i>	1.38	100	0	0	0
<i>Hyla rosenbergi</i>	3.98	92.63	3.16	4.21	0
<i>Scinax boulengeri</i>	0.32	100	0	0	0
<i>Scinax ruber</i>	4.26	97.25	0.73	1.83	0.92
<i>Phrynohyas venulosa</i>	0.08	100	0	0	0
Microhylidae					
<i>Chiasmocleis panamensis</i>	0.59	84.62	0	0	15.38
Leptodactylidae					
<i>Leptodactylus insularum</i>	4.81	69	3.88	27.13	0
<i>Leptodactylus labialis</i>	34.32	91.10	1.80	6.98	0.11
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	2.48	76.19	0	23.81	0
<i>Physalaemus pustulosus</i>	32.94	89.93	0.73	3.4	5.95

y se relaciona negativamente con ambos ejes. Estos cuatro representantes de la familia Leptodactylidae se relacionan de manera inversa con el eje 1 a como lo hacen los representantes de las familias Hylidae y Microhylidae, los cuales prefieren la vegetación en el agua.

El PCA demuestra que el primer eje (43.19% de la variación total) puede interpretarse como un índice de sustrato, teniendo en cuenta los valores que aportan los estratos para cada eje: suelo (-1.06), suelo y agua (-0.87), vegetación en el agua (2.65) y vegetación < 50 cm, que es el único estrato de altura sobre el suelo que aporta más de 0.70 al primer eje. El segundo eje presenta valores mayores a 0.70 para agua (-1.28), tierra (2.66) y vegetación < 1 m (-0.71), es decir, que también en este caso las variables de sustrato son las que realizan el mayor aporte

al eje 2. En cambio el eje 3 puede interpretarse como un índice de altura sobre el suelo ya que presenta valores superiores a 0.70 para suelo y agua (-0.88), vegetación en tierra (2.23), vegetación < 1 m (-0.78) y vegetación > 1.60 m (1.65).

En el MANOVA realizado para determinar si los agrupamientos resultantes del PCA son significativamente diferentes, se consideraron como grupos a *Physalaemus pustulosus*, las especies de *Leptodactylus* y los hílidos, existiendo diferencias significativas entre los tres grupos considerando las variables de ubicación espacial (lambda de Wilks = 0.003, $p < 0.001$).

En cuanto a la presencia de huevos y/ o larvas, sólo se detectaron puestas de ocho y larvas de tres de las especies presentes. A pesar de esto, la presencia de machos cantando de 12 de las 14 especies estaría indicando que todas

TABLE 3. Utilización espacial expresada como los porcentajes de registros (entre paréntesis) en los que se observaron las especies. Altura sobre el suelo: Vrs, vegetación a ras del suelo; $V \leq 0.5$ m, vegetación menor o igual a 50 cm; $V \leq 1$ m, vegetación menor o igual a 1 m; $V \leq 1.6$ m, vegetación menor o igual a 1.6 m; $V > 1.6$ m, vegetación mayor a 1.6 m; “ollita”, concavidades o huecos del terreno. Sustrato: A, agua; S, suelo; S & A, suelo y agua; Vs, vegetación en suelo; Va, vegetación en agua.

TABLE 3. Spatial utilization expressed as percentage (in parentheses) of observations of the different species. Height on the ground: Vrs, vegetation close to ground; $V \leq 0.5$ m, vegetation lower than or equal to 50 cm; $V \leq 1$ m, lower than or equal to 1 m; $V \leq 1.6$ m, lower than or equal to 1.6 m; $V > 1.6$ m, vegetation higher than 1.6 m; “ollita”, concavities or holes on the ground. Substrate: A, water; S, soil; S & A, soil and water; Vs, vegetation on ground; Va, vegetation in water.

	Utilización espacial	
	Altura sobre el suelo	Sustrato
Bufonidae		
<i>Bufo marinus</i>	Vrs (100)	S (100)
Hylidae		
<i>Agalychnis callidryas</i>	$V > 1.6$ m (100)	Va (100)
<i>Hyla ebraccata</i>	$V \leq 0.50$ m (56.41) Vrs ≤ 1 m (23.08)	Va (95)
<i>Hyla microcephala</i>	$V \leq 0.50$ m (57.37) $V \leq 1$ m (23.16)	Va (97.25)
<i>Hyla phlebodes</i>	$V \leq 0.50$ m (41.18) $V \leq 1$ m (29.41) $V \leq 1.6$ m (29.41)	Va (94.44)
<i>Hyla rosenbergi</i>	$V \leq 1.6$ m (52.38) $V \leq 0.5$ m (23.8)	Vs (46.66) S (26.67)
<i>Scinax boulengeri</i>	$V \leq 0.50$ m (50) $V \leq 1$ m (50)	Va (100)
<i>Scinax ruber</i>	$V \leq 0.50$ m (75)	Vs (48.28) Va (41.38)
Microhylidae		
<i>Chiasmocleis panamensis</i>	Vrs (100)	Va (66.67) Vs (33.33)
Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus insularum</i>	$V \leq 1.6$ m (56.41) Vrs (17.95)	S&A (47.62) S&A (36.51)
<i>Leptodactylus labialis</i>	Vrs (54) $V \leq 0.5$ m (19.5)	S (84.28)
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	$V \leq 0.5$ m (40); “ollita” (40)	S (86.36)
<i>Physalaemus pustulosus</i>	$V \leq 0.5$ m (53.45) Vrs (31.03)	A (66.17) S&A (24.21)

estas especies estaban reproduciéndose en esta charca. Los microhábitats en donde se encontraron puestas y/o larvas se muestran en las Tablas 5 y 6.

Las Figs. 2-5 muestran la variación temporal de la abundancia de cada especie.

Las especies que estuvieron presentes durante todo el estudio fueron *P. pustulosus*, *L. labialis*, *L. insularum* e *H. rosenbergi*, con diferentes picos de abundancia cada una, siendo las más abundantes las dos primeras. De estas cuatro especies sólo tres (*P.*

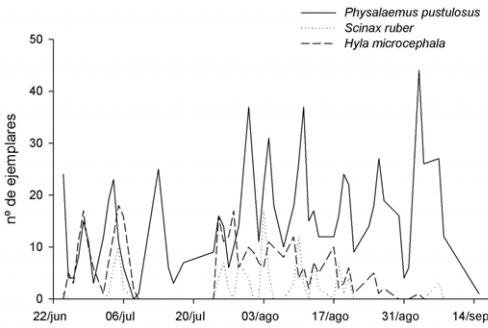


FIGURA 2. Variación temporal de la abundancia de *Physalaemus pustulosus*, *Scinax ruber* e *Hyla microcephala*.

FIGURE 2. Temporal variation of the abundance of *Physalaemus pustulosus*, *Scinax ruber* and *Hyla microcephala*.

pustulosus, *L. labialis* e *H. rosenbergi*) estuvieron presentes durante la última semana de estudio, que coincidió con el comienzo de un prolongado período de sequía característico de esta región en esta época. Las especies que aparecieron más esporádicamente fueron *S. ruber*, *C. panamensis* y *P. venulosa*. Estas tres especies, y particularmente las dos últimas, mostraron dependencia de las lluvias, apareciendo sólo durante o inmediatamente después de ellas.

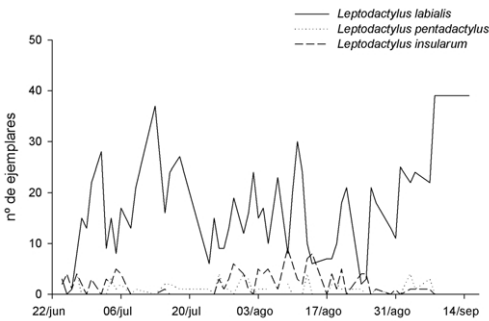


FIGURA 3. Variación temporal de la abundancia de *Leptodactylus pentadactylus*, *Leptodactylus labialis* y *Leptodactylus insularum*.

FIGURE 3. Temporal variation of the abundance of *Leptodactylus pentadactylus*, *Leptodactylus labialis* and *Leptodactylus insularum*.

TABLE 4. Resultados del PCA de distribución espacial de anfibios.

TABLE 4. Eigenvalues and variance percentage of PCA. Factors 1 to 3.

	Autovalor	Varianza (%)	Varianza acumulada (%)
Eje 1	5.183	43.19	43.196
Eje 2	2.032	16.93	60.134
Eje 3	1.582	13.18	73.317

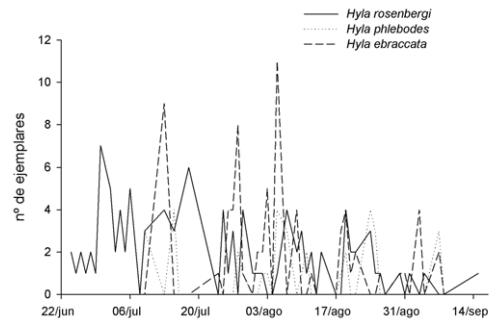


FIGURA 4. Variación temporal de la abundancia de *Hyla rosenbergi*, *Hyla phlebodes* e *Hyla ebraccata*.

FIGURE 4. Temporal variation of the abundance of *Hyla rosenbergi*, *Hyla phlebodes* and *Hyla ebraccata*.

Los porcentajes de días en que cada especie estuvo presente se muestran en la Tabla 7. De acuerdo al análisis multivariante de la varianza no existieron diferencias significativas en la distribución temporal de las especies de esta comunidad (λ de Wilks = 0.222, $p < 0.9$).

Caracterización espacial

El área que presentó mayor riqueza específica y densidad de individuos fue el área 3 (Fig. 6), que tuvo agua estancada durante todo el período de estudio, mientras que las otras áreas presentaban charcos temporales dependientes de las lluvias (Tabla 8). Por otro lado, las áreas 3 y 4 tuvieron mayor heterogeneidad ambiental, ya que la fisonomía de la vegetación fue más diversa

TABLE 5. Utilización espacial de las puestas de huevos expresada como el porcentaje de registros en los estratos vertical y horizontal. Posición vertical: PA, puesta en agua; PT, puesta en tierra; PVT, puesta en vegetación en tierra; PVA, puesta en vegetación en agua; PA&T, puesta en agua y tierra. Posición horizontal: PVrs, puesta asociada a vegetación al ras del suelo; $PV \leq 50$ cm, puesta asociada a vegetación menor o igual a 50 cm; $PV \leq 1$ m, puesta asociada a vegetación menor o igual a 1m; $PV \leq 1.60$ m, puesta asociada a vegetación menor o igual a 1.60 m; $PV > 1.60$ m, puesta asociada a vegetación mayor a 1.60 m.

TABLE 5. Spatial utilization of clutch expressed as percentage of observations. Vertical position: PA, clutch in water; PT, clutch on ground; PVT, clutch in terrestrial vegetation; PVA, clutch in aquatic vegetation; PA&T, clutch in water and ground. Vertical position: PVrs, clutch in association with small vegetation; $PV \leq 50$ cm, clutch in association with vegetation lower than or equal to 50 cm; $PV \leq 1$ m, clutch in association with vegetation lower than or equal to 1m; $PV \leq 1.60$ m, clutch in association with vegetation lower than or equal to 1.60 m; $PV > 1.60$ m, clutch in association with vegetation higher than 1.60 m.

	Utilización espacial										Temp. (°C)	Prof. (cm)	
	Altura sobre el suelo (%)					Sustrato (%)							
	PA	PT	PVT	PVA	PA&T	PVrs	$PV \leq 50$ cm	$PV \leq 1$ m	$PV \leq 1.60$ m	$PV > 1.60$ m			
Hylidae													
<i>Hyla phlebodes</i>	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	6.05	
<i>Hyla sp</i>	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	8.1	
<i>Scinax sp</i>	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33.05	12.75	
<i>Scinax ruber</i>	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0	30	6.3	
<i>Phrynohyas venulosa</i>	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0	32.25	6.7	
Microhylidae													
<i>Chiasmocleis panamensis</i>	100	0	0	0	0	0	50	0	50	0	30.87	5.33	
Leptodactylidae													
<i>Leptodactylus insularum</i>	100	0	0	0	0	25	0	25	50	0	30	5.07	
<i>Physalaemus pustulosus</i>	41.18	25	0	30.88	2.94	70.97	12.9	16.13	0	0	32.1	7.29	

que en las otras áreas (los diferentes tipos de vegetación se presentaron en proporciones relativas más equitativas). En el área 3 destaca un mayor porcentaje de vegetación

superior a 1.60 m que en cualquiera de las otras áreas (Fig. 7). Esta vegetación corresponde a un área central de *Typha* que estuvo intacta durante todo el período de estudio, mientras que el pastizal circundante que formaba el resto de ésta y las otras áreas era cortado periódicamente.

El análisis de la relación entre las áreas muestra que las áreas más similares entre sí son la 2 y la 5 por un lado, y la 1 y la 4 por otro, siendo el área 3 la más diferente a las otras cuatro (Fig. 8). Los agrupamientos resultantes entre pares de áreas pueden interpretarse como resultado del grado de similitud en los porcentajes de cada tipo de vegetación y/o a la densidad de individuos de cada especie, ya que los otros ítems considerados (proporción de suelo y agua, profundidad, temperatura del agua) no tuvieron valores significativamente diferentes

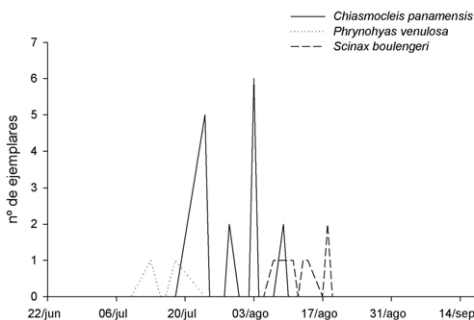


FIGURA 5. Variación temporal de la abundancia de *Phrynohyas venulosa*, *Chiasmocleis panamensis* y *Scinax boulengeri*.

FIGURE 5. Temporal variation of the abundance of *Phrynohyas venulosa*, *Chiasmocleis panamensis* and *Scinax boulengeri*.

TABLE 6. Utilización espacial de las larvas expresada como el porcentaje de registros en el estrato horizontal. Posición horizontal: LVrs, larvas asociadas a vegetación al ras del suelo; LV ≤ 50 cm, larvas asociadas a vegetación menor o igual a 50 cm; LV ≤ 1m, larvas asociadas a vegetación menor o igual a 1m; LV ≤ 1.60 m, larvas asociadas a vegetación menor o igual a 1.60 m; LV > 1.60 m, larvas asociadas a vegetación mayor a 1.60 m.

TABLE 6. Spatial utilization of tadpoles expressed as percentage of observations. Horizontal position: LVrs, larvae associated with vegetation close to ground; LV ≤ 50 cm, larvae associated with vegetation lesser or equal than 50 cm; LV ≤ 1 m, larvae associated with vegetation lower than or equal to 1 m; LV ≤ 1.60 m, larvae associated with vegetation lower than or equal to 1.60 m; LV > 1.60 m, larvae associated with vegetation higher than 1.60 m.

	Utilización espacial (posición horizontal) (%)					Temp. (°C)	Prof. (cm)
	LVrs	LV ≤ 50 cm	LV ≤ 1 m	LV ≤ 1.60 m	LV > 1.60 m		
Hylidae							
<i>Hyla phlebodes</i>	0	50	0	50	0	30.66	9.4
Microhylidae							
<i>Chiasmocleis panamensis</i>	0	50	0	50	0	30.75	6.3
Leptodactylidae							
<i>Leptodactylus insularum</i>	0	20	0	80	0	30	6.1

en las cinco áreas estudiadas (prueba Friedman Anova, $p < 0.005$ %) (Tabla 8).

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron que la composi-

ción específica de anuros en Kent’s Marsh (Tabla 8) (Figs. 6-8) exhibe asociación con tipos de microhábitat particulares. Las especies presentes en esta charca pertenecen a familias diferentes que presentan modos de reproducción y desarrollo característicos.

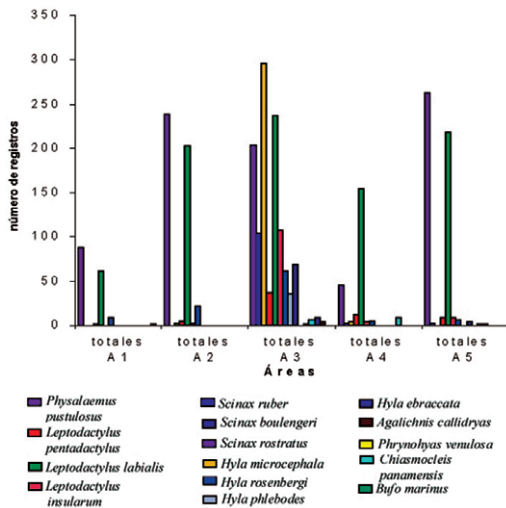


FIGURA 6. Número de individuos de cada especie por área registrados durante el periodo de estudio.

FIGURE 6. Number of recorded individuals of each specie in each area.

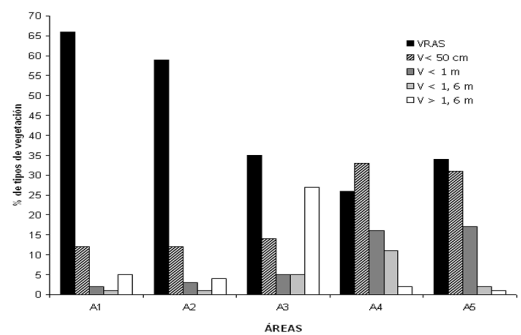


FIGURA 7. Porcentajes de tipos de vegetación presentes en cada área. Vegetación al ras del suelo (VRAS), vegetación menor o igual a 50 cm (V < 50 cm), vegetación menor o igual a 1m (V < 1 m), vegetación menor o igual a 1.6 m (V < 1.6 m) y vegetación mayor a 1.6 m (V > 1.6 m).

FIGURE 7. Percentages of different types of vegetation in each area. Vegetation close to the ground (VRAS), vegetation lesser or equal than 50 cm (V < 50 cm), vegetation lesser or equal than 1m (V < 1 m), vegetation lesser or equal than 1.6 m (V < 1.6 m), and vegetation higher 1.6 m (V > 1.6 m).

TABLE 7. Porcentaje de días en los que cada especie fue registrada en el área de estudio.

TABLE 7. Percentage of days in that each species was present in the studied area.

Bufonidae	
<i>Bufo marinus</i>	1.88
Hylidae	
<i>Agalychnis callidryas</i>	1.88
<i>Hyla ebraccata</i>	35.85
<i>Hyla microcephala</i>	75.47
<i>Hyla phlebodes</i>	28.3
<i>Hyla rosenbergi</i>	75.47
<i>Scinax boulengeri</i>	13.21
<i>Scinax ruber</i>	39.62
<i>Phrynohyas venulosa</i>	3.77
Microhylidae	
<i>Chiasmocleis panamensis</i>	7.55
Leptodactylidae	
<i>Leptodactylus insularum</i>	69.81
<i>Leptodactylus labialis</i>	100
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	52.83
<i>Physalaemus pustulosus</i>	100

Estos modos de reproducción implican diferentes componentes o procesos, desde canto, amplexo, puesta, desarrollo y, en algunos casos, cuidado parental. Cada uno de estos componentes está asociado a microhábitats o características ambientales

particulares. Los Hylidae son arbóreos y cantan desde vegetación acuática. En cambio el representante de la familia Microhylidae (*Chiasmocleis panamensis*) se encontró asociado a vegetación acuática, pero cantaba desde el agua, mientras que los Leptodactylidae cantan desde el suelo, ya sea desde agua (i.e. *P. pustulosus*, *L. insularum*) o desde tierra los que han alcanzado una mayor “independencia” del medio acuático (i.e. *L. labialis*). Los miembros del género *Leptodactylus* muestran una tendencia desde un modo de vida acuático a uno terrestre (HEYER, 1969; PRADO *et al.*, 2002). *Leptodactylus insularum*, un miembro del grupo *L. ocellatus*, se encontró cantando desde el agua y se encontraron nidos de espuma de esta especie en la superficie del agua, entre vegetación (PONSSA, 2002). Dos pasos más adelante en la transición propuesta por HEYER (1969), *L. labialis*, del grupo *L. fuscus*, cantaba desde el suelo o desde cámaras incubadoras.

Los anuros, como otros grupos de animales, exhiben una gran diversidad de especies en las áreas tropicales. Cuando muchas especies se reproducen al mismo tiempo en el mismo lugar es lógico asumir

TABLE 8. Características ambientales de cada área. N: número de semanas muestreadas, \bar{x} : media, SD: desviación estándar. En negrita, valor más alto de porcentaje de suelo no inundado, porcentaje de agua, porcentaje de cobertura vegetal y profundidad del agua.

TABLE 8. Environmental characteristics of each area. N: number of monitored weeks, \bar{x} : mean, SD: standard deviation. In bold, higher value of percentage of soil without water, percentage of water, percentage of vegetation, and depth of water.

	Área 1			Área 2			Área 3			Área 4			Área 5		
	N	\bar{x}	SD	N	\bar{x}	SD	N	\bar{x}	SD	N	\bar{x}	SD	N	\bar{x}	SD
% agua	7	0.94	1.8731	8	5.14	6.196	8	11.78	9.886	8	4.03	3.477	7	4.22	3.750
% suelo	7	99.05	1.8731	8	94.85	6.196	8	88.28	9.850	8	95.91	3.354	7	96.07	3.379
% cobertura vegetal	7	85.61	10.405	8	77.48	20.13	8	84.93	9.728	8	86.88	13.45	7	83.54	22.337
Profundidad	4	4.42	1.144	6	2.97	1.280	7	4.51	1.880	8	4.17	1.713	7	3.22	1.897
T° agua	3	34.57	4.8439	6	32.97	3.285	7	31.06	3.159	8	29.15	3.970	5	29.08	5.036
T° aire	6	29.65	3.3309	7	29.87	1.774	6	29.15	2.327	7	28.86	1.375	6	30.56	1.380
pH	1	6.4	—	1	6.65	—	2	6.21	0.084	3	6.23	0.331	2	6.17	0.357

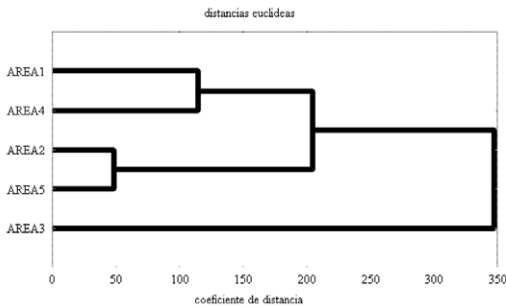


FIGURA 8. Dendrograma mostrando la relación entre las cinco áreas estudiadas.

FIGURE 8. Dendrogram showing the relationships among the five areas.

que mecanismos de reconocimiento de especies y aislamiento reproductivo operarán entre ellos (BOWKER & BOWKER, 1979). FOUQUETTE (1960) sintetizó los posibles mecanismos de aislamiento reproductivo en anuros y concluyó que el canto reproductivo es el más importante de ellos. Además del canto, también son importantes otras características del comportamiento (DUELLMAN, 1967; WELLS, 1977) y la distribución espacial (HEYER & BELLIN, 1973; CRUMP, 1974; CREUSERE & WHITFORD, 1976; BOWKER & BOWKER, 1979; TOFT & DUELLMAN, 1979; YANOSKY *et al.*, 1995; DUELLMAN & THOMAS, 1996; WILD, 1996; DALBECK *et al.*, 1997; HEALEY *et al.*, 1997; MALKMUS, 1997). La utilización espacial en anuros no sólo dependerá de la segregación interespecífica, sino de la tolerancia fisiológica a determinados factores ambientales.

Ya que diferentes especies prefieren microhábitats diferentes, cuanto más heterogéneo sea el ambiente mayor será la riqueza específica de la comunidad (KREBS, 1995). Esto se observa en Kent's Marsh, donde el área 3 presentó mayor riqueza específica y fue una de las más heterogéneas en cuanto a disponibilidad de microhábitats. Además,

esta área presentó zonas con agua estancada durante todo el período de estudio, de modo que las especies que dependen estrechamente del medio acuático para reproducirse y desarrollarse, encontraron en esta área el ambiente adecuado. En el ambiente estudiado, un componente importante en la determinación de las características de los microhábitats disponibles para los anuros fue la acción humana, ya que en las áreas marginales del sitio de estudio, la vegetación era cortada periódicamente, contribuyendo a mantener un ambiente homogéneo en ellas. Esto se vio más claramente en las áreas de la periferia (1, 2 y 5), donde hubo un gran porcentaje de vegetación al ras del suelo, limitando la disponibilidad de hábitats para determinadas especies.

Otro mecanismo de aislamiento reproductor es la sincronización de las estaciones reproductoras a diferentes tiempos como respuesta específica a competencia, temperatura, precipitaciones, etc. (CRUMP, 1974; LAWLER & MORIN, 1993; BRIDAROLLI & DI TADA, 1994; DUELLMAN & TRUEB, 1994; ROSSA-FERES & JIM, 1994). CARDOSO & HADDAD (1992) demostraron una organización temporal relacionada con la estacionalidad y el ritmo diario de vocalizaciones, que disminuye la interferencia entre las especies que se reproducen en un mismo ambiente y favorece su coexistencia. Sin embargo las diferencias interespecíficas en la fenología de la reproducción podría sólo reflejar respuestas individuales específicas a los cambios estacionales del ambiente (LAWLER & MORIN, 1993). Si bien todas las especies fueron más abundantes durante o inmediatamente después de lluvias fuertes, algunas, como *C. panamensis* y *P. venulosa*, desaparecieron durante los días sin lluvia, mientras que otras, como *L. labialis*, *P. pustulosus* y *L. insularum*, estuvieron aún en períodos

prolongados de sequía. Esto estaría relacionado con características morfológicas y de comportamiento que les permite ajustarse al régimen errático de lluvias y explotar ambientes sujetos a desecación. Por ejemplo, los miembros del género *Leptodactylus* presentes en Kent's Marsh y *P. pustulosus* ponen los huevos en nidos de espuma, lo cual evita su desecación, además de la competencia con otras larvas, y brinda protección contra depredadores (HEYER, 1969; DOWNIE, 1984, 1988; DOWNIE & SMITH, 2003).

De todas maneras, en el patrón general no se destaca un uso temporal diferencial por parte de la mayoría de las especies, destacándose más bien una superposición en la fenología de este conjunto de especies durante la época lluviosa. El uso diferencial estaría dado en el recurso hábitat.

Con respecto a la presencia de puestas y/o larvas, no se determinaron las causas por las que se encontraron pocas puestas y sólo de algunas especies cuyos machos estaban vocalizando. Podría suponerse que algunas características de la charca, tales como la inconstante presencia de agua en la mayor parte del área, los disturbios antrópicos periódicos o la presencia de predadores (fue detectada la presencia de larvas de coleópteros hidrofilidos) serían las causas de la ausencia de larvas o puestas de las otras especies.

CONCLUSIONES

Ya sea como medio o como resultado de la coexistencia, los anfibios de Kent's Marsh exhiben un evidente patrón de uso diferencial del recurso hábitat. Los resultados demuestran la importancia de la vegetación emergente en la riqueza de especies y abundancia de anuros adultos. Sin embargo, los datos aportados no permiten determinar las causas del patrón observado, pero se ha señalado que

la partición de recursos puede ser el resultado de competencia, depredación y de factores que operan independientemente de interacciones interespecíficas, tales como requerimientos fisiológicos o de una acción combinada de estos factores (CRUMP, 1974; TOFT, 1985; MORIN, 1987).

El análisis de la estructura de una comunidad tropical de anuros ayuda a comprender los requerimientos necesarios a tener en cuenta al momento de tomar decisiones de conservación que aseguren la supervivencia de las especies que forman una determinada comunidad. En relación con esto último, es destacable que el presente estudio se limitó a una estación y a un sitio determinado, de manera que sería útil que futuras investigaciones estén orientadas a comparar estos resultados con los de otras comunidades de anuros a fin de poder llegar a conclusiones y recomendaciones más generales.

Agradecimientos

Al Dr. Stanley Rand por su guía y apoyo durante la realización de este estudio. A la Dra. Monique Halloy por las sugerencias al manuscrito. Este estudio se realizó gracias a una beca "Short-Time" de la Smithsonian Tropical Research Institution (STRI). A los dos revisores anónimos que mejoraron enormemente el manuscrito. A Guillermo Suárez y Sebastián Barrionuevo por sus comentarios.

REFERENCIAS

- BOWKER, R.G. & BOWKER, M.H. (1979): Abundance and distribution of anurans in Kenyan pond. *Copeia*, 1979: 278-305.
- BRIDAROLLI, M.E. & DI TADA, I.E. (1994): Actividad reproductiva de *Leptodactylus gracilis*, *Leptodactylus mystacinus* y *Leptodactylus latinasus latinasus* (Anura:

- Leptodactylidae) a escalas de espacio y tiempo en tres áreas del cono urbano y rururbano de la ciudad de Río Cuarto (Dpto. Río Cuarto, Córdoba). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 10: 32-34.
- CARDOSO, A.J. & HADDAD, C.F.B. (1992): Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade Neotropical. *Acta Zoológica Lilloana*, 41: 93-105.
- CREUSERE, M.F. & WHITFORD, W.G. (1976): Ecological relationships in a desert anuran community. *Herpetologica*, 32: 7-18.
- CRUMP, M.L. (1974): Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 61: 1-68.
- CRUMP, M.L. & SCOTT, N.J. JR. (1994): Visual encounter surveys. Pp. 84-92, in: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayeck, L.C. & Foster, M.S. (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- DALBECK, L., HACHTEL, M., HEYD, A., SCHÄFER, K., SCHÄFER, M. & WEDDELING, K. (1997): Amphibians in the Rhein/Sieg-District and the city of Bonn: distribution, habitat preferences, assemblage structure and threats. *Decheniana*, 150: 235-292.
- DOWNIE, J.R. (1984): How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. *Copeia*, 1984: 778-780.
- DOWNIE, J.R. (1988): Functions of the foam in the foam-nesting leptodactylid *Physalaemus pustulosus*. *Herpetological Journal*, 1: 302-307.
- 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. (1967): Courtship isolating mechanism in Costa Rican hyliid frogs. *Herpetologica*, 23: 169-183.
- DUELLMAN, W.E. & THOMAS, R. (1996): Anuran amphibians from a seasonally dry forest in Southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon basin. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 180: 1-34.
- DUELLMAN, W.D. & TRUEB, L. (1994): *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- FOUQUETTE, M.J. JR. (1960): Isolating mechanism in three sympatric tree frogs in the Canal Zone. *Evolution*, 14: 484-497.
- HEALEY, M., THOMPSON, D. & ROBERTSON, A. (1997): Amphibian communities associated with billabong habitats on the Murrumbidgee floodplain, Australia. *Australian Journal of Ecology*, 22: 270-278.
- HEYER, W.R. (1969): The adaptative ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23: 421-428.
- HEYER, W.R. & BELLIN, M.S. (1973): Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador. *Herpetologica*, 29: 66-72.
- JAEGER, R.G. (1994): Transect sampling. Pp. 103-107, in: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayeck, L.C. & Foster, M.S. (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KREBS, CH.J. (1995): *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia*. Harla, México.
- LAWLER, S. & MORIN, P.J. (1993): Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology*, 74: 174-182.
- LIEBERMAN, S.S. (1986): Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana (New Serie)*, 15: 1-71.

- MALKMUS, R. (1997): Beitrag zur verbreitung der amphibien und reptilien des Transgadianalandes (Portugal) (Amphibia et Reptilia). *Faunistische Abhandlungen. Museum für Tierkunde. Dresden*, 21: 115-129.
- MORIN, P.J. (1983): Competitive and predatory interactions in natural and experimental populations of *Notophthalmus viridescens dorsalis* and *Ambystoma tigrinum*. *Copeia*, 1983: 628-639.
- MORIN, P.J. (1987): Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology*, 68: 675-683.
- PONSSA, M.L. (2002): Cuidado parental y comportamiento de cardumen de larvas en *Leptodactylus insularum* (Anura, Leptodactylidae). *Alytes*, 19: 183-195.
- PRADO, P. DE A., UETANABARO, M., HADDAD, C.F.B. (2002): Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia*, 2002: 1128-1133.
- ROSSA-FERES, D. DE C. & JIM, J. (1994): Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 323-334.
- ROSSA-FERES, D. DE C. & JIM, J. (1996): Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 56: 309-316.
- ROUGHGARDEN, J. (1983): Competition and theory in community ecology. *American Naturalist*, 122: 583-601.
- SCHOENER, T.W. (1983): Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 122: 240-285.
- SCOTT, N.J. & WOODWARD, B.D. (1994): Surveys at breeding sites. Pp. 118-125, in: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayeck, L.C. & Foster, M.S. (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- STUMPEL, A.H.P. & VAN DER VOET, H. (1997): Characterizing the suitability of new ponds for amphibians. *Amphibia-Reptilia*, 19: 125-142.
- TOFT, C. (1985): Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1985: 1-21.
- TOFT, C. & DUELLMAN, W.E. (1979): Anurans of the lower Río Llullapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica*, 35: 71-77.
- WELLS, K.D. (1977): The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior*, 25: 666-693.
- WILD, E.R. (1996): Natural history and resource use of four Amazonian tadpoles assemblages. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 176: 1-59.
- YANOSKY, A.A., MERCOLLI, C. & DIXON, J.R. (1995): Some aspects of the ecology of two sympatric sibling species, *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) and *L. chaquensis* (Ceil, 1950) (Anura: Leptodactylidae), in the humid Chaco of Argentina. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 31: 78-92.
- ZIMMERMAN, B.L., (1994): Audio strip transects. Pp. 92-97, in: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayeck, L.C. & Foster, M.S. (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.

ms # 180

Recibido: 08/07/03

Aceptado: 04/11/04