
VARIACIÓN ONTOGENÉTICA EN LA PALATABILIDAD
DE LOS RENACUAJOS DE *BUFO SPINULOSUS PAPILLOSUS*
PHILIPPI, 1902 (ANURA, BUFONIDAE)

FABIÁN GASTÓN JARA & MARÍA GABRIELA PEROTTI

Laboratorio de Fotobiología, CRUB-UNCOMA (CONICET), Quintral 1250, (8400) San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

fjara@crub.uncoma.edu.ar

gperotti@crub.uncoma.edu.ar

R E S U M E N. — Se evaluó la variación ontogenética de la palatabilidad en *Bufo spinulosus papillosus* expuestos a larvas del odonato *Rhionaeshna variegata* (Odonata, Aeshnidae). Los renacuajos fueron agrupados en cuatro categorías de desarrollo y fueron expuestos a la depredación directa determinándose el número de renacuajos consumidos al finalizar los experimentos. *Bufo spinulosus papillosus* no fue palatable en los primeros estadios del desarrollo (categorías I, estadios 24-26 y categoría II, estadios 32-34), mientras que los estadios de las categoría III (estadios 38-40) y categoría IV (estadios 42-45) fueron progresivamente palatables. Se observó un comportamiento de rechazo por parte de los depredadores luego de la captura de renacuajos de las categorías I y II. El patrón de palatabilidad encontrado en *Bufo spinulosus papillosus* difiere del observado en otras especies relacionadas del género *Bufo* (Brodie y Formanowicz, 1987; Kehr y Schnack, 1991; Lawler y Hero, 1997).

Palabras clave: *Bufo spinulosus papillosus*, palatabilidad, ontogenia, depredación.

A B S T R A C T. — We evaluated the ontogenetic variation in the palatability of *Bufo spinulosus papillosus* tadpoles exposed to odonate larvae of *Rhionaeshna variegata* (Odonata, Aeshnidae). We exposed tadpoles to direct predation and determined the number of consumed tadpoles in four developmental categories. *Bufo spinulosus papillosus* tadpoles of categories I (stages 24-26) and II (stages 32-34) were unpalatable, while categories III (stages 38-40) and IV (stages 42-45) were progressively palatable. We observed a post-capture rejection behavior when they caught unpalatable tadpoles in categories I and II. The palatability pattern observed in *Bufo spinulosus papillosus* was different from related *Bufo* species (Brodie and Formanowicz, 1987; Kehr and Schnack, 1991; Lawler and Hero, 1997).

Keywords: *Bufo spinulosus papillosus*, palatability, ontogeny, predation.

INTRODUCCIÓN

La depredación es uno de los factores más importantes en la determinación de la distribución de la especie de anuros, así como también de la estructura y composición de sus comunidades (Morin, 1983; Van Buskirk, 1988; Sredl y Collins, 1992). Los anuros son depredados por un gran número de taxa tanto en su fase embrionaria, larvaria como adulta. A lo largo de su ciclo de vida parecen ser más vulnerables en su

fase larvaria, sobre todo durante el clímax metamórfico, momento en el que pierden la capacidad natatoria (Wassersug y Sperry, 1977; Formanowicz y Brodie, 1982). La depredación en esta fase del ciclo de vida de los anuros puede estar reducida por el desarrollo de coloraciones crípticas, por presentar toxinas en la piel, o por cambiar sus comportamientos (Brodie *et al.*, 1978; Beiswenger, 1981; Branch, 1983; Brodie y For-

manowicz, 1987; Skelly y Werner, 1990; Rundio y Olson, 2001; Van Buskirk, 2001).

En el género *Bufo*, Laurenti, 1768, se han estudiado las defensas antidepredatorias en renacuajos observándose entre las más frecuentes cambios en el comportamiento y presencia de toxinas en la piel que los hace no palatables para ciertos depredadores (Formanowicz y Brodie, 1982; Skelly y Werner, 1990; Anholt *et al.*, 1996; Kiesecker *et al.*, 1996). La no palatabilidad es particularmente eficiente en este género para insectos acuáticos (larvas de odonatos y coleópteros) y algunos vertebrados (Formanowicz y Brodie, 1982; Kehr y Schnack, 1991; Lawler y Hero, 1997). Brodie *et al.* (1978) y Brodie y Formanowicz (1987) observaron que las larvas de *Bufo americanus*, Holbrook, 1836, no son palatables para larvas de odonatos en estadios tempranos (post-eclosión, 22-30) y del clímax metamórfico (46). Sin embargo, estadios intermedios (30-33) fueron palatables para estos depredadores. Lawler y Hero (1997) por su parte demostraron que las larvas de *Bufo marinus* (Linnaeus, 1758) no son palatables en el rango de estadios 25-41 para un depredador pez. Estos resultados demuestran que la ontogenia de la palatabilidad en este género presenta variabilidad y que varía con el tipo de depredador.

Bufo spinulosus papillosus es un sapo que habita tanto el bosque como la estepa patagónica, se reproduce en una amplia variedad de tipos de hábitat desde charcas temporarias hasta remansos de ríos y arroyos. En la naturaleza su desarrollo embrionario se extiende a lo largo de dos a tres meses (Jara, obs. pers.) compartiendo el hábitat con depredadores como larvas de aeshnidos (Odonata: Aeshnidae). El objetivo de este trabajo es estudiar la variación ontogenética en la palatabilidad de *Bufo spinulosus papillosus* frente a un depredador natural que coexiste con estos renacuajos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se trabajó con una población de *Bufo spinulosus papillosus* ubicada en el noroeste Patagónico, próxima a la ciudad de San Carlos de Bariloche, donde la especie se reproduce en una laguna permanente de 20 m² de superficie (41°10'52"S – 71°19'13,6"O, 906 msnm). Durante la primera semana de Octubre de 2003 se colectaron en el sitio de estudio oviposturas de *B. spinulosus papillosus* y larvas del depredador *Rhionaeschna variegata* (Fabricius, 1775) (Odonata: Aeshnidae), las que fueron empleadas para estudiar la palatabilidad de los renacuajos. Esta especie de odonato es la más común y abundante en los ambientes en los que habitan las larvas de *B. spinulosus papillosus* (Perotti *et al.* 2004). Las oviposturas (n= 4) se colocaron en piletones de 164 x 70 x 43 cm llenos hasta la mitad de su volumen con agua natural proveniente del arroyo Gutiérrez y se mantuvieron hasta la eclosión a temperatura ambiente y fotoperíodo natural. Luego de la eclosión las larvas fueron alimentadas *ad libitum* con algas y plantas acuáticas colectadas en el sitio de estudio.

Para evaluar si la palatabilidad de *B. spinulosus papillosus* varía ontogenéticamente se realizó un experimento de tipo factorial con dos factores: a) depredador, con dos niveles (presencia-ausencia) y b) ontogenia, con cuatro niveles (4 categorías de desarrollo: categoría I, estadios 24-26 (Gosner, 1960) (\bar{x} = 11,79 mm \pm SD= 1,09; n= 50), categoría II, estadios 32-34 (\bar{x} = 17,81 mm \pm SD=0,92; n= 50), categoría III, estadios 38-40 (\bar{x} = 30,5 mm \pm SD= 2,5; n= 50) y categoría IV, estadios 42-45 (\bar{x} = 31,86 mm \pm SD= 2,39; n= 50). El experimento duró 2 horas luego de las cuales se determinó la supervivencia (número de renacuajos vivos/réplica) y el número total de renacuajos palatables/réplica. Se consideró que un renacuajo era palatable cuando era completamente consumido por el depredador. Además, para complementar

estos resultados se realizaron observaciones de comportamiento cualitativas del depredador, para determinar capturas con posterior rechazo y capturas efectivas (consumo completo de la presa). Los tratamientos (total= 8) fueron replicados 10 veces y cada réplica presentó 6 renacuajos y un depredador en los tratamientos con depredador. Todas las presas y depredadores se emplearon una única vez.

Los depredadores fueron ubicados en recipientes individuales con 250 ml de agua y no fueron alimentados durante los dos días previos a los experimentos. Se emplearon larvas de *Rhionaeschna variegata* (talla \bar{X} = 28,99 mm \pm SD= 1,94; n= 40) para todas las categorías de desarrollo de renacuajos. Todos los experimentos se llevaron a cabo con luz artificial entre las 10:00 y las 16:00 h a una temperatura de 16 °C \pm 1. Para los experimentos se emplearon recipientes de 0,75 l de capacidad en los que se colocó un tubo cilíndrico plástico y hueco como sitio de percha para los depredadores. Se probó la normalidad y la homogeneidad de varianza de los datos. Debido a la ausencia de homogeneidad de varianza los datos de supervivencia fueron analizados mediante el test de Kruskal-Wallis. Se empleó el test U de

Mann-Whitney para detectar que tratamientos difirieron entre sí.

RESULTADOS

La tasa de supervivencia de renacuajos *Bufo spinulosus papillosus* decreció a lo largo de la ontogenia cuando fueron expuestos a *Rhionaeschna variegata* (Kruskal-Wallis U test₃= 17,94, P= 0,0005). El número de renacuajos consumidos fue mayor en estadios más avanzados (Kruskal-Wallis U test₃= 26,90, P< 0,00001) (Figura 1). Las comparaciones entre el número de renacuajos consumidos pueden verse en la Tabla 1. En las categorías I y II ningún renacuajo fue consumido por las larvas de *R. variegata* (Figura 1). Los estadios más avanzados (categorías III y IV; estadios 38-45 según Gosner, 1960) fueron los más susceptibles a la depredación. La supervivencia fue del 100% en todos los controles indicando que en el tiempo transcurrido del experimento la mortalidad natural fue nula.

Se observaron dos estrategias de captura en *Rhionaeschna variegata*. Una de ellas consistió en la espera al acecho ("sit and wait"), donde el depredador espera la aproximación de una

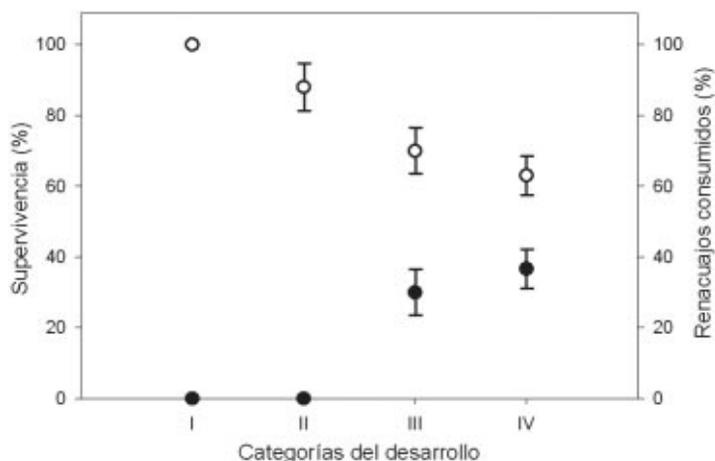


Figura 1. Porcentaje de supervivencia (símbolos blancos) y de renacuajos consumidos (símbolos negros) de *B. spinulosus papillosus* en cuatro categorías del desarrollo expuestas a larvas *R. variegata*. (X \pm SE).

presa, luego extiende la "máscara" (labio modificado) y conduce la presa hacia la boca. En la otra estrategia observada, el depredador detecta a la presa, realiza un acercamiento lento y cuando se encuentra a una distancia óptima para capturarla extiende la máscara. En el caso de renacuajos de estadios no palatables, se observó un rechazo pos-captura seguido de movimientos de limpieza de las piezas bucales, además no se observaron más de dos intentos de captura en cada réplica.

DISCUSIÓN

En general se ha observado que los huevos, embriones o renacuajos de *Bufo* son menos palatables que los de otros anfibios (Henrickson, 1990; Reading, 1990; Denton y Beebee, 1991; Peterson y Blaustein, 1991). Además, los estudios sobre palatabilidad en diferentes especies del género *Bufo* indican una gran variabilidad. Por ejemplo, Brodie y Formanowicz (1987) encontraron que los estadios post-eclosión de *Bufo americanus* no son palatables para depredadores vertebrados e invertebrados. Por otro lado, Lawler y Hero (1997) obser-

varon que la palatabilidad de *Bufo marinus* decrece a lo largo de la ontogenia frente a un depredador pez. También, se ha observado que *Bufo arenarum* puede resultar palatable a lo largo de toda la ontogenia para algunos depredadores insectos como los belostomátidos (Kehr y Schnack, 1991). De acuerdo a nuestros resultados los renacuajos de *Bufo spinulosus papillosus* no son palatables para el depredador *Rhionaeschna variegata* en estadios tempranos del desarrollo observándose además, un incremento progresivo de la palatabilidad a lo largo de la ontogenia. Se ha observado que la experiencia previa de los depredadores con estadios no palatables reduce la mortalidad en estadios palatables (Brodie y Formanowicz, 1987). Las larvas de *B. spinulosus papillosus* en sus hábitat naturales forman densas agregaciones mixtas (Jara, 2002). De acuerdo a los resultados presentados en este trabajo, dichas agregaciones mixtas estarían compuestas por estadios palatables y no palatables, sugiriendo que este comportamiento podría reducir la tasa de depredación en los estadios más susceptibles.

La hipótesis de no palatabilidad en estadios tempranos del desarrollo como

Categorías de desarrollo (estadios de desarrollo)	U Mann - Whitney	P
I vs II (24-26 vs 32-34)	50	1
I vs III (24-26 vs 38-40)	10	0,0025
I vs IV (24-26 vs 42-45)	5	0,0006
II vs III (32-34 vs 38-40)	10	0,0025
III vs IV (38-40 vs 42-45)	41	0,49

Tabla 1. Comparación del porcentaje de renacuajos consumidos en las 4 categorías de desarrollo de *Bufo spinulosus papillosus* expuestos a larvas de *R. variegata*. Los valores en negrita indican diferencias significativas, $\alpha = 0,05$.

resultado de la presencia de toxinas presente en la yema de los huevos (Brodie y Formanowicz, 1987) podría explicar el 100% de supervivencia observado en la categoría I (estadios 24-26) en *Bufo spinulosus papillosus*. Algunos estudios, proponen que la no-palatabilidad en estadios avanzados del desarrollo (clímax metamórfico) está asociada al desarrollo e incremento de la actividad de glándulas granulares responsables de la producción de toxinas (Garton y Mushinsky, 1979; Formanowicz y Brodie, 1982; Brodie y Formanowicz, 1987). Es posible que en estadios avanzados de *B. spinulosus papillosus* estas glándulas aún no estén bien desarrolladas (categoría 4, estadios 42-45) resultando palatables para estos depredadores. Sin embargo este aspecto no fue analizado en este estudio, resultando una hipótesis a ser testeada en el futuro.

En los ambientes patagónicos que habita *B. spinulosus papillosus* existen otros depredadores como insectos, arañas semiacuáticas (Jara y Perotti, 2004) y vertebrados, por lo que se pretende continuar investigando la efectividad de este mecanismo de protección frente a otros depredadores.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subsidiado en parte por el proyecto B-940 de la Universidad Nacional del Comahue. Agradecemos al Prof. Dr. J. Muzón por la determinación de las ninfas de odonatos. El Dr. F. Cruz realizó una lectura crítica de la primera versión del manuscrito. Las Dras. M. C. Diéguez y D. Milano colaboraron con la preparación de los experimentos.

LITERATURA CITADA

ANHOLT, B. R.; D. K. SKELLY & E. E. WERNER. 1996. Factors modifying antipredator behaviour in larval

toads. *Herpetologica* 52 (3): 301-313.

BEISWENGER, R. E. 1981. Predation by grey jays on aggregating tadpoles of the boreal toad (*Bufo boreas*). *Copeia* 1981 (2): 459-460.

BRANCH, L. C. 1983. Social behavior of the tadpoles of *Phyllomedusa vaillanti*. *Copeia* 1983 (2): 420-428.

BRODIE JR, E. D.; D. R. JR. FORMANOWICZ & E. D. BRODIE III. 1978. The development of noxiousness of *Bufo americanus* tadpoles to aquatic insect predators. *Herpetologica* 34: 302-306.

BRODIE JR, E. D. & D. R. JR. FORMANOWICZ. 1987. Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica* 43 (3): 369-373.

DENTON, J. & T. J. C. BEEBEE. 1991. Palatability of anuran eggs and embryos. *Amphibia - Reptilia* 12: 111-114.

FORMANOWICZ, D. R. JR & E. D. BRODIE JR. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia* 1982: 91-97.

GARTON, J. D. & H. R. MUSHINSKY. 1979. Integumentary toxicity and unpalatability as a defensive mechanism in *Gastrophryne carolinensis*. *Canadian Journal of Zoology* 57: 1965-1973.

GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for stage in anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.

HENRICKSON, B. - I. 1990. Predation on amphibian eggs and tadpoles by common predators in acidified lakes. *Holarctic Ecology* 13: 201-206.

JARA, F. G. 2002. Aspectos ecológicos y comportamentales en larvas de dos anuros Patagónicos: *Pleurodema bufoninum* (Leptodactylidae) y *Bufo spinulosus papillosus* (Bufonidae)". Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche. 106 pp.

- JARA, F. & M. G. PEROTTI. 2004. *Pleurodema bufoninum* and *Bufo spinulosus papillosus*. Predation", *Herpetological Review* 35 (2): 162.
- KEHR, A. I. & J. A. SCHNACK. 1991. Predator – prey relationship between giant water bugs (*Belostoma oxyurum*) and larval anurans (*Bufo arenarum*). *Alytes* 9 (3): 61-69.
- KIESECKER, J. M.; D. P. CHIVERS & A. R. BLAUSTEIN. 1996. The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles. *Animal Behaviour* 52: 1.237-1.245.
- LAWLER, K. L. & J. – M. HERO. 1997. Palatability of *Bufo marinus* tadpoles to a predatory fish decreases with development. *Wildlife Research* 24: 327-334.
- MORIN, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs* 53 (2): 119-138.
- PETERSON, J. A. & A. R. BLAUSTEIN. 1991. Unpalatability in anuran larvae as a defence against natural salamander predators. *Ethology Ecology and Evolution* 3: 63-72.
- PEROTTI, M. G.; M. C. DIEGUEZ; F. JARA & P. PEREZ. 2004. Consideraciones sobre el efecto de las variables del clima y las interacciones biológicas sobre las comunidades acuáticas de humedales patagónicos. Actas del taller: Los Mallines en la Patagonia Argentina, Esquel, Chubut, 4 y 5 Marzo, 2004. 17 pp. INTA, Ciefap, ITAMA, PAN
- READING, C. J. 1990. Palmate newt predation on common frog, *Rana temporaria*, and common toad, *Bufo bufo* tadpoles. *Herpetological Journal* 1: 462-465.
- RUNDIO, D. E. & D. H. OLSON. 2001. Palatability of southern torrent salamander (*Rhyacotriton variegatus*) larvae to pacific giant salamander (*Dicamptodon tenebrosus*) larvae. *Journal of Herpetology* 35 (1): 133-136.
- SKELLY, D. K. & E. E. WERNER. 1990. Behavioral and life – historical responses of larval american toads to an odonate predator. *Ecology* 71 (6): 2.313-2.322.
- SREDL, M. J. & J. P. COLLINS. 1992. The interaction of predation, competition, and habitat complexity in structuring an amphibian community. *Copeia* 3: 607-614.
- VAN BUSKIRK, J. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. *Ecology* 69 (3): 857-867.
- VAN BUSKIRK, J. 2001. Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 482-489.
- WASSERSUG, R. J. & D. G. SPERRY 1977. The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology* 58: 830-839.