

Revista Española de Herpetología



Asociación Herpetológica Española

Volumen 19 (2005)

VALENCIA

Dieta y solapamiento del subnicho trófico de nueve especies de leptodactílidos en el Parque General San Martín (Argentina)

JAVIER A. LÓPEZ, PAOLA M. PELTZER & RAFAEL C. LAJMANOVICH

*Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL)
José Maciá 1933, 3016 Santo Tomé, Santa Fe, Argentina
(email: yojalg@yahoo.com.ar)*

Resumen: Se estudió la dieta y se determinó la táctica trófica de nueve especies de leptodactílidos (Anura: Leptodactylidae) en un remanente fluvio-forestal asociado al río Paraná Medio (Parque General San Martín, La Picada, Entre Ríos). Además, se analizó la correlación entre el tamaño de las presas y la morfometría de los taxones estudiados. Finalmente, se determinó el solapamiento de la dieta entre las nueve especies de anuros. En 104 especímenes analizados se encontraron 792 presas, 628 (79%) en los estómagos y 164 (21%) en los intestinos. Las especies de anuros consumieron una amplia variedad de artrópodos, principalmente insectos y arácnidos, siendo Coleoptera y Araneae los órdenes más importantes. Dentro del espectro trófico se reconocieron, principalmente, artrópodos de hábitos terrestres, edáficos (habitantes del mantillo), habitantes de la vegetación baja, frecuentadores de flores y frutos, y algunos acuáticos. Además, se verificó una correlación del tamaño medio de las presas con el ancho de la boca y largo del cuerpo de las distintas especies de anfibios. Por último, los resultados del análisis de solapamiento mostraron que las dietas de las nueve especies de anfibios tienen en general un bajo grado de solapamiento.

Palabras clave: dieta, Leptodactylidae, solapamiento trófico.

Abstract: Diet and trophic subniche overlap of nine leptodactylid species in Parque General San Martín (Argentina). – We studied the diet and estimated the trophic tactic of nine species of leptodactylids (Anura: Leptodactylidae) in a fluvial-forestal remnant associated to the Middle Paraná river (General San Martín Park, La Picada, Entre Ríos). We also analyzed the correlation between the anurans' morphometrics and prey sizes. Finally, we analyzed the trophic overlap among the studied anurans. In 104 specimens analyzed we found 792 prey items, 628 (79%) in the stomach and 164 (21%) in the intestine. The anuran species consumed a large spectrum of arthropods, mostly insects and arachnids. Identified prey were terrestrial, edaphic, low vegetation arthropods, flower and fruit visitors, and some aquatic arthropods. Coleoptera and Araneae were the most important prey items. We showed a correlation between anuran species morphometrics and prey sizes. Finally, we found a low diet overlap among the nine species.

Key words: diet, Leptodactylidae, trophic overlap.

INTRODUCCIÓN

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). Por lo tanto, la disponibilidad y utilización de los recursos tróficos desempeñan un papel importante en la dinámica poblacional, en las relaciones interespecíficas, y son factores relevantes para la descripción, organización y evolución

de las comunidades de anuros (PIANKA, 1974; TOFT & DUELLMAN, 1979; LAJMANOVICH, 1996). Las estrategias alimentarias de los anfibios incluyen la elección de la presa y el modo en que la presa es localizada y capturada (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Muchas especies que cohabitan temporal y espacialmente se han especializado en la captura de diferentes presas y de distintos tamaños para disminuir la competencia (MCARTHUR & LEVINS, 1967; WILSON, 1975).

Existen varios trabajos de las interacciones tróficas en comunidades de anuros (e.g. TOFT, 1980; BASSO, 1990; PARMELEE, 1999). En ambientes asociados al Río Paraná Medio existen trabajos que describen la dieta de especies particulares (e.g. PELTZER & LAJMANOVICH, 1999, 2000, 2001, 2002; LÓPEZ *et al.*, 2002, 2003), pero pocos trabajos que estudien las relaciones tróficas interespecíficas (LAJMANOVICH, 1995, 2000; DURÉ & KHER, 2001).

Con el propósito de ampliar el conocimiento sobre la ecología trófica de las comunidades de anfibios subtropicales, este trabajo tiene como objetivos analizar la composición de la dieta y estudiar el solapamiento del subnicho trófico de nueve especies sintópicas de leptodactílicos en un remanente fluvio-forestal asociado al sistema del río Paraná Medio, sobre la base de un análisis cuali-cuantitativo de sus dietas.

MATERIAL Y MÉTODOS

El muestreo se llevó a cabo en el Parque General San Martín (31° 40' S, 60° 30' W), La Picada, Entre Ríos, Argentina. El Parque es un área natural protegida de uso múltiple que abarca ca. 594 ha. En la región convergen distintas formaciones biogeográficas que aportan una diversa flora y fauna de diferentes linajes biogeográficos. Principal-

mente están representados bosques fluviales (Distrito de Selvas Mixtas) con fisonomía de la Provincia Paranaense (Dominio Amazónico), bosques de la Provincia del Espinal (Dominio Chaqueño, ecotono de los Distritos del Ñandubay y del Algarrobo) y bosque exótico de ligustros (CABRERA, 1976).

La zona presenta un clima templado, subhúmedo-húmedo, mesotermal (PANIGATTI *et al.*, 1981). La temperatura media anual es de 18.5°C, con máximas que llegan a 44°C y mínimas de 7°C. La precipitación media anual es de 1000 mm, con mínimas de 600 y máximas de 1200 mm anuales. Las mayores temperaturas medias, junto con elevados registros de humedad, ocurren entre los meses de diciembre y febrero.

Los muestreos se realizaron cada siete días desde la primera semana de diciembre de 1999 hasta la última semana de marzo de 2000 y consistieron en la selección de cuatro ambientes (Pajonal, Bosque exótico hidrófilo, Bosque xerófilo y Playa) donde se colocaron trampas de caída húmedas ("wet pit fall traps") siguiendo las técnicas propuestas por VOGT & HINE (1982) y CORN (1994). Los especímenes fueron sacrificados *in situ* para minimizar la digestión de las presas. Los anuros fueron depositados en la colección de referencia de anfibios del Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL) bajo el acrónimo PL (PL-190 a PL-193, PL-900 a PL-913, PL-943, PL-951, PL-957, PL-984 a PL-1067).

Para cada espécimen se midieron la longitud hocico-cloaca (LHC) y el ancho de la boca (AB) con un calibre digital de precisión 0.1 mm y se determinó su sexo sobre la base de caracteres externos (cayos nupciales, saco vocal) e internos (gónadas). Se analizaron 104 tractos gastrointestinales pertenecientes a nueve especies de leptodactílicos siguiendo la técnica utilizada por LAJMANOVICH (1995, 1996). Cada presa

fue medida (largo, LP) con un calibre digital de precisión 0.1 mm y determinada hasta el nivel taxonómico permitido por su grado de digestión, utilizando como referencia las guías de BRUES *et al.* (1954), GERSCHMAN & SCHIAPELLI (1963), BREWER & ARGUELLO (1980) y PEÑA (1998). Se consideraron como individuos aquellas presas que conservaban estructuras claves para su identificación (cabezas, élitros, mandíbulas, etc.). El volumen de las presas se calculó mediante el método de desplazamiento de agua, con una precisión de 0.01 ml. Se trabajó con los contenidos estomacales e intestinales ya que se ha demostrado que al revisar solamente los contenidos estomacales se pierde información y se tiende a encontrar solo las presas más grandes y no digeridas (SCHOENER, 1989; PELTZER *et al.*, 2000).

Se calculó para cada categoría de presa la frecuencia de ocurrencia (FO) de acuerdo a la fórmula de LESCURE (1971). La diversidad trófica (H) se calculó utilizando la metodología propuesta por HURTUBIA (1973). También se calculó la diversidad trófica media (H*) y, para estimar la muestra mínima necesaria, se halló la diversidad trófica acumulada (Hk). Además, se calcularon los valores del Índice de Importancia Relativa (IRI) (PIANKA *et al.*, 1971) para determinar la contribución de cada categoría de alimento a la dieta de la especie. En los resultados sólo se menciona el valor del IRI de las categorías presa que más contribuyeron a la dieta de cada especie. La amplitud del nicho trófico (Nb) se obtuvo mediante el índice de LEVINS (1968).

En las especies en las que se contaba con más de tres ejemplares de cada sexo, se aplicó el test de la probabilidad exacta de Fisher a la frecuencia de ocurrencia de las categorías de presa más importantes, para establecer si existían diferencias entre machos y hembras (HIRAI & MATSUI, 2002).

Para establecer si el tamaño de las presas ingeridas (LP) está relacionado con el tamaño corporal (LHC) y ancho de boca (AB) de los anuros estudiados, se realizaron análisis de correlaciones lineales simples. Los registros morfométricos de depredadores y presas se transformaron a su logaritmo natural con el fin de asegurar su distribución normal y reducir la dispersión de los datos (SOKAL & ROHLF, 1979). También, en los casos en los que el tamaño muestral lo permitió, se aplicó el test U de Mann-Whitney para establecer si existían diferencias entre machos y hembras en el tamaño corporal, ancho de boca y largo de las presas consumidas.

Para el análisis de solapamiento del subnicho trófico o similitud de la dieta, se utilizó el índice simétrico propuesto por PIANKA (1973, 1974). Este índice genera valores entre cero (sin solapamiento) y uno (con solapamiento total). Luego, se construyó una matriz de solapamiento de dieta en base a los valores del IRI, que fue representada en un dendograma aplicando el coeficiente cuantitativo de disimilitud (distancia promedio de la diferencia entre caracteres) (KOVACH, 1999), para obtener una visualización más sencilla de las relaciones de solapamiento entre las distintas especies (BASSO, 1990).

RESULTADOS

Los 104 especímenes analizados pertenecen a nueve especies (*Leptodactylus gracilis*, *L. mystacinus*, *L. ocellatus*, *L. chaquensis*, *L. latinasus*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. albo-notatus*, *P. riograndensis* y *Pseudopaludicola falcipes*). En la Tabla 1 se detalla la distribución de los anuros por ambiente. Todos los ejemplares capturados fueron adultos. En total, se identificaron 792 presas, 628 (79%) estomacales y 164 (21%) intestinales, clasificadas en 75 categorías taxonómicas. Diferentes aspectos de la dieta

TABLE 1. Número de ejemplares de cada especie capturados en los cuatro ambientes muestreados.

TABLE 1. Number of frogs of each species captured in the four habitats sampled.

	Pajonal (n = 43)	Bosque exótico hidrófilo (n = 34)	Bosque xerófilo (n = 22)	Playa (n = 5)
<i>L. gracilis</i> (n = 21)	10	5	5	1
<i>L. mystacinus</i> (n = 10)	7	3	–	–
<i>L. ocellatus</i> (n = 7)	1	3	1	2
<i>L. chaquensis</i> (n = 7)	2	1	2	2
<i>L. latinasus</i> (n = 13)	7	1	5	–
<i>P. biligonigerus</i> (n = 3)	–	–	3	–
<i>P. albonotatus</i> (n = 14)	5	4	5	–
<i>P. riograndensis</i> (n = 14)	1	12	1	–
<i>P. falcipes</i> (n = 15)	10	5	–	–

TABLE 2. Resumen de diferentes aspectos de la alimentación de los leptodactílidos estudiados. La táctica trófica se infirió siguiendo los criterios utilizados por BASSO (1990). E: estómago, I: intestino, TD: tracto digestivo completo, Nb: amplitud del nicho trófico, Lg: *Leptodactylus gracilis*, Lm: *L. mystacinus*, Lo: *L. ocellatus*, Lc: *L. chaquensis*, Ll: *L. latinasus*, Pb: *Physalaemus biligonigerus*, Pa: *P. albonotatus*, Pr: *P. riograndensis*, Pf: *Pseudopaludicola falcipes*.

TABLE 2. Summary of different aspects of the diet of the studied leptodactylid species. We inferred the trophic tactic following BASSO (1990) criteria. E: stomach, I: intestine, TD: entire digestive tract, Nb: trophic niche breadth, Lg: *Leptodactylus gracilis*, Lm: *L. mystacinus*, Lo: *L. ocellatus*, Lc: *L. chaquensis*, Ll: *L. latinasus*, Pb: *Physalaemus biligonigerus*, Pa: *P. albonotatus*, Pr: *P. riograndensis*, Pf: *Pseudopaludicola falcipes*.

	Lg	Lm	Lo	Lc	Ll	Pb	Pa	Pr	Pf
N.º individuos	21	10	7	7	13	3	14	14	15
Muestra mínima	13	7	5	5	9	–	8	9	10
N.º presas en TD	127	52	79	62	27	28	148	108	161
N.º (y %) de presas en E	96 (76)	18 (35)	56 (71)	42 (68)	21 (77)	14 (50)	129 (87)	101 (94)	151 (94)
N.º (y %) de presas en I	31 (24)	34 (65)	23 (29)	20 (32)	6 (23)	14 (50)	19 (13)	7 (6)	10 (6)
Nb	1.84	2.17	0.86	0.89	4.42	3.47	1.3	0.91	1.4
Espectro trófico	34	16	21	25	15	7	26	18	22
Categorías (y %) de presas en E	19 (56)	6 (37)	13 (62)	16 (64)	10 (66)	3 (43)	17 (65)	13 (72)	14 (64)
Categorías (y %) de presas en I	4 (12)	7 (44)	1 (5)	3 (12)	4 (27)	1 (14)	2 (8)	1 (6)	2 (9)
Categorías (y %) de presas en TD	11 (32)	3 (19)	7 (33)	9 (36)	1 (7)	3 (43)	7 (27)	4 (22)	6 (27)
Restos animales (no identificados)	15 E-3 I	5 E-4 I	3 E-5 I	3 E-5 I	9 E-5 I	1 E-2 I	10 E-12 I	6 E-9 I	7 E-10 I
Restos vegetales	8 E-11 I	5 E-5 I	2 E-2 I	4 E-5 I	2 E-3 I	–	6 E	–	–
Material mineral	2 E-8 I	1 E-4 I	2 E-1 I	1 I	2 E-6 I	–	1 TD	–	–
Nematodos	3 E	1 E-9 I	1 I	–	2 E-4 I	–	1 I	–	–
Estrategia trófica	pasiva	pasiva	pasiva	pasiva	pasiva	intermedia	intermedia	intermedia	activa

de las nueve especies se resumen en la Tabla 2. Los restos vegetales y minerales encontrados en varios de los tractos digestivos no fueron tomados como parte constitutiva de la dieta ya que se considera que su ingesta ocurre por accidente durante la captura de las presas.

En todos los casos el tamaño medio de las

presas presentó una desviación estándar muy elevada debido a la variabilidad de las presas ingeridas por los individuos de cada una de las nueve especies de anfibios (Tabla 3). Por lo tanto, en solo cuatro especies el largo del cuerpo o el ancho de la boca de cada espécimen se correlacionó significativamente

TABLE 3. Medidas (mm) y correlaciones morfométricas de anuros y sus presas. LHC: longitud hocico-cloaca, AB: ancho de boca, LP: longitud de las presas consumidas, M: machos, H: hembras (entre paréntesis se indica el tamaño de la muestra en ambos sexos). Lg: *Leptodactylus gracilis*, Lm: *L. mystacinus*, Lo: *L. ocellatus*, Lc: *L. chaquensis*, Ll: *L. latinasus*, Pb: *Physalaemus biligonigerus*, Pa: *P. albonotatus*, Pr: *P. riograndensis*, Pf: *Pseudopaludicola falcipes*.

TABLE 3. Measurements (mm) and morphometric correlations of anurans and their prey. LHC: snout-vent length; AB: mouth width; LP: prey length; M: males; H: females (sample size in both sexes is given in parentheses). Lg: *Leptodactylus gracilis*, Lm: *L. mystacinus*, Lo: *L. ocellatus*, Lc: *L. chaquensis*, Ll: *L. latinasus*, Pb: *Physalaemus biligonigerus*, Pa: *P. albonotatus*, Pr: *P. riograndensis*, Pf: *Pseudopaludicola falcipes*.

	LHC	AB	LP	LHC vs. LP	AB vs. LP
Lg	47.3 ± 2.79	14.5 ± 0.69	8.3 ± 4	R ² = 0.44 p = 0.001	R ² = 0.02 p = 0.53
	M: 46.7 ± 3.5 (10)	M: 14.46 ± 0.78 (10)	M: 8.04 ± 3.39 (10)		
	H: 47.86 ± 1.95 (11)	H: 14.59 ± 0.63 (11)	H: 8.49 ± 4.64 (11)		
Lm	52.8 ± 3.56	17.1 ± 1.13	6 ± 3.84	R ² = 0.13 p = 0.34	R ² = 0.03 p = 0.66
	M: 51.9 ± 3.25 (6)	M: 16.64 ± 0.84 (6)	M: 5.7 ± 3.82 (6)		
	H: 56.1 ± 3.25 (2)	H: 18.6 ± 0.14 (2)	H: 7.1 ± 5.2 (2)		
Lo	62.3 ± 7.68	20.5 ± 2.27	9.8 ± 4.88	R ² = 0.58 p = 0.047	R ² = 0.61 p = 0.037
	M: 63.35 ± 7.42 (6)	M: 21.02 ± 2.05 (6)	M: 8.2 ± 2.59 (6)		
	H: 56.3 (1)	H: 17.6 (1)	H: 19.5 (1)		
Lc	67.53 ± 6.14	20.6 ± 1.63	10.9 ± 4.27	R ² = 0.08 p = 0.53	R ² = 0.74 p = 0.013
	M: 66.47 ± 6.06 (6)	M: 20.51 ± 1.76 (6)	M: 10.99 ± 5.77 (6)		
	H: 73.5 (1)	H: 21.1 (1)	H: 10.26 (1)		
Ll	32 ± 1.46	10.2 ± 0.48	7.7 ± 2.51	R ² = 0.01 p = 0.78	R ² = 0.26 p = 0.19
	M: 31.6 ± 0.96 (9)	M: 10.02 ± 0.24 (9)	M: 7.13 ± 2.63 (6)		
	H: 33.27 ± 2.2 (3)	H: 10.67 ± 0.74 (3)	H: 9.6 ± 0.28 (2)		
Pb	23.4 ± 4.5	8.2 ± 3.06	4 ± 2.63	R ² = 0.79 p = 0.3	R ² = 0.94 p = 0.16
	M: 25.1 ± 4.81 (2)	M: 9.95 ± 0.64 (2)	M: 5.27 ± 1.97 (2)		
	H: 20 (1)	H: 4.7 (1)	H: 1.4 (1)		
Pa	25 ± 3.84	6.6 ± 0.73	3.5 ± 2.68	R ² = 0.07 p = 0.36	R ² = 0.09 p = 0.3
	M: 24.17 ± 4.33 (8)	M: 6.31 ± 0.74 (8)	M: 2.67 ± 0.73 (8)		
	H: 26.08 ± 3.12 (6)	H: 6.97 ± 0.55 (6)	H: 4.82 ± 4.11 (5)		
Pr	20.2 ± 1.99	5.7 ± 0.57	2.5 ± 0.6	R ² = 0.03 p = 0.6	R ² = 0.09 p = 0.35
	M: 20.37 ± 2.52 (7)	M: 5.61 ± 0.65 (7)	M: 2.25 ± 0.48 (6)		
	H: 19.98 ± 1.33 (6)	H: 5.85 ± 0.49 (6)	H: 2.88 ± 0.59 (5)		
Pf	16.7 ± 2.17	4.7 ± 0.68	1.9 ± 0.74	R ² = 0.33 p = 0.041	R ² = 0.06 p = 0.39
	M: 16.4 ± 2.26 (7)	M: 4.76 ± 0.75 (7)	M: 1.84 ± 0.76 (7)		
	H: 17.03 ± 2.2 (7)	H: 4.71 ± 0.66 (7)	H: 1.87 ± 0.79 (6)		

con el tamaño de las presas ingeridas (*L. gracilis*, *L. ocellatus*, *L. chaquensis* y *P. falcipes*) (Tabla 3). No obstante, al relacionar el tamaño promedio de las presas con el tamaño medio y el ancho medio de la boca de cada una de las nueve especies estudiadas se pudo observar una correlación estadísticamente significativa ($R^2 = 0.86$, $p = 0.0001$ y $R^2 = 0.88$, $p = 0.0001$, respectivamente).

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño corporal, ancho de boca y largo de las presas consumidas entre machos y hembras de *L. gracilis* ($U' = 63.5$, $p = 0.57$; $U' = 61.5$, $p = 0.67$, y $U' = 59.5$, $p = 0.78$, respectivamente), *L. latinasus* ($U' = 20.0$, $p = 0.28$; $U' = 23.5$, $p = 0.08$, y $U' = 10.0$, $p = 0.29$, respectivamente), *P. albonotatus* ($U' = 29.0$, $p = 0.57$; $U' = 38.5$, $p = 0.07$, y $U' = 28.0$, $p = 0.27$, respectivamente), *P. riograndensis* ($U' = 22.5$, $p = 0.89$; $U' = 25.5$, $p = 0.57$, y $U' = 23.5$, $p = 0.14$, respectivamente) y *P. falcipes* ($U' = 28.0$, $p = 0.70$; $U' = 25.5$, $p = 0.94$, y $U' = 22.5$, $p = 0.89$, respectivamente). Estas diferencias no se pudieron analizar en *L. mystacinus*, *L. ocellatus*, *L. chaquensis* y *P. biligonigerus* debido al reducido tamaño de la muestra (Tabla 3).

Además, la frecuencia de ocurrencia de las categorías de presa más importantes en la dieta de *L. gracilis*, *L. mystacinus*, *L. latinasus*, *P. albonotatus*, *P. riograndensis* y *P. falcipes* no difirió entre machos y hembras ($p > 0.05$ en todos los casos). En las tres especies restantes no se pudo analizar esta diferencia debido al reducido número de ejemplares (menos de tres para uno o ambos sexos).

Descripción de la dieta por especie

Leptodactylus gracilis. Todos los tractos digestivos analizados ($n = 21$) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron

Araneae (IRI: 796), Carabidae (IRI: 723), ninfas de Hemiptera (IRI: 447), Hymenoptera (IRI: 275), larvas de Coleoptera n.i. (no identificable) (IRI: 175), huevos de Formicidae (IRI: 146), y Orthoptera (IRI: 130).

Leptodactylus mystacinus. Todos los tractos digestivos analizados ($n = 10$) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron larvas de Coleoptera n.i. (IRI: 1173), Acari (IRI: 789), Dermaptera (IRI: 355), *Solenopsis* sp. (Hymenoptera, Formicidae) (IRI: 222), huevos de Formicidae (IRI: 178), *Calosoma* sp. (Coleoptera, Carabidae) (IRI: 166), Isopoda (IRI: 161), Carabidae (IRI: 152), y *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae) (IRI: 135).

Leptodactylus ocellatus. Todos los tractos digestivos analizados ($n = 7$) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron Acari (IRI: 992), Coleoptera (IRI: 832), Dermaptera (IRI: 468), Carabidae (IRI: 450), Coreidae (IRI: 397) y *Rhammatocerus pictus* (Orthoptera, Acridiidae) (IRI: 360). También fueron importantes en la dieta las presas pertenecientes a las categorías Curculionidae, Elateridae, Hymenoptera y Araneae.

Leptodactylus chaquensis. Todos los tractos digestivos analizados ($n = 7$) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron Dermaptera (IRI: 1207), Elateridae (IRI: 542), Dysticidae (IRI: 335), huevos de Formicidae (IRI: 305), Cicadidae (IRI: 268), Araneae (IRI: 224), Hemiptera (IRI: 213), Cicadellidae (IRI: 208), Acridiidae (IRI: 162), y Opilionidae (IRI: 101).

Leptodactylus latinasus. Ocho de los 13 tractos digestivos analizados contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron Araneae (IRI: 1061) y larvas de Coleoptera

n.i. (IRI: 561). También tuvieron una componente importante en la dieta Julidae, Blattidae, Orthoptera n.i., Isopoda y Gryllidae.

Physalaemus biligonigerus. Todos los tractos digestivos analizados (n = 3) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron *Solenopsis* sp. (Hymenoptera Formicidae) (IRI: 4268), Elateridae (IRI: 1629) y Cicindiledae (IRI: 1314). También fueron encontrados Chrysomelidae y Araneae y, en menor medida, Chilopoda y Acari.

Physalaemus albonotatus. Todos los tractos digestivos analizados (n = 14) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron Araneae (IRI: 1622), *Solenopsis* sp. (Hymenoptera, Formicidae) (IRI: 695), Collembola (IRI: 384), larvas de Coleoptera n.i. (IRI: 290), Bruchidae (IRI: 273) y Chrysomelidae (IRI: 226). También tuvieron una componente importante en la dieta de *P.*

albonotatus las categorías taxonómicas Grillotalpidae y Gerridae.

Physalaemus riograndensis. Todos los tractos digestivos analizados (n = 14) contenían presas. Las categorías de alimento que contribuyeron en mayor medida fueron Araneae (IRI: 4066), Coleoptera (IRI: 1762) y Collembola (IRI: 1101). También fueron importantes otras cuatro categorías de presas: Hymenoptera n.i., Chilopoda, *Crematogaster quadriforme* (Hymenoptera, Formicidae) y Opilionidae.

Pseudopaludicola falcipes. Catorce de los 15 tractos digestivos analizados contenían presas. La categoría de alimento con mayor importancia relativa fue Collembola (IRI: 3694). En un segundo plano se ubican Araneae (IRI: 894) e Isopoda (IRI: 325); por último, se pueden mencionar Bruchidae, Acari y Coleoptera n.i.

Solapamiento de la dieta

En base a los valores del IRI se puede

TABLA 4. Solapamiento de la dieta en los nueve leptodactílicos estudiados sobre la base de los valores del IRI. Pc: *Pseudopaludicola falcipes*, Pr: *Physalaemus riograndensis*, Pa: *P. albonotatus*, Pb: *P. biligonigerus*, Lc: *Leptodactylus chaquensis*, Lo: *L. ocellatus*, Lm: *L. mystacinus*, Lg: *L. gracilis*, Ll: *L. latinasus*.

TABLE 4. Diet overlap of the nine species of leptodactylids studied based on IRI values. Pc: *Pseudopaludicola falcipes*, Pr: *Physalaemus riograndensis*, Pa: *P. albonotatus*, Pb: *P. biligonigerus*, Lc: *Leptodactylus chaquensis*, Lo: *L. ocellatus*, Lm: *L. mystacinus*, Lg: *L. gracilis*, Ll: *L. latinasus*.

Índice de solapamiento de Pianka	Pc	Pr	Pa	Pb	Lc	Lo	Lm	Lg	Ll
Pc	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Pr	0.11	1	–	–	–	–	–	–	–
Pa	0.21	0.22	1	–	–	–	–	–	–
Pb	0.15	0.15	0.31	1	–	–	–	–	–
Lc	0.04	0.19	0.23	0.13	1	–	–	–	–
Lo	0.11	0.15	0.30	0.23	0.51	1	–	–	–
Lm	0.11	0.15	0.23	0.18	0.25	0.36	1	–	–
Lg	0.13	0.23	0.22	0.29	0.52	0.50	0.26	1	–
Ll	0.05	0.13	0.07	0.09	0.11	0.32	0.09	0.21	1

observar que el solapamiento entre pares de especies es inferior al 30% en más del 80% de los casos (Tabla 4). Sin embargo, existe un solapamiento elevado entre leptodactílidos del género *Leptodactylus*, a excepción de *L. latinus* que sólo alcanza un solapamiento de dieta considerable con *L. ocellatus* ($O_{jk} = 0.32$). El solapamiento es bajo entre las especies de *Physalaemus*, y entre estas y los *Leptodactylus*. A su vez, *P. falcipes* posee un solapamiento bajo con las otras ocho especies analizadas.

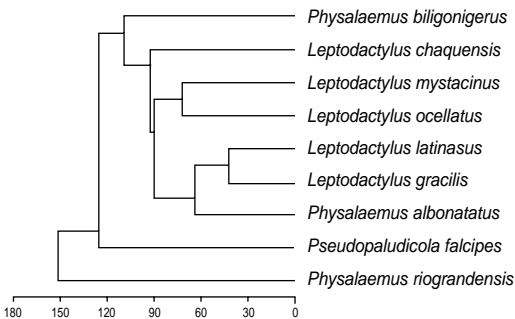


FIGURA 1. Dendrograma en base a la matriz de solapamiento que permite la discriminación de grupos según su similitud trófica. Los grupos que se distinguen utilizando esta técnica están formados por especies entre las cuales la similitud de la dieta es mayor (esto implica mayor solapamiento) (BASSO, 1990).

FIGURE 1. Dendrogram based on the overlap matrix. It allows the discrimination of groups by trophic similarity. In this analysis, the species are clustered by their diet similarity (this implies greater overlap) (BASSO, 1990).

En el dendrograma confeccionado con los valores del IRI (Fig. 1), tanto *P. falcipes* como *P. riograndensis* se separan del resto (C.Dis. = 129.486 y 153.881 respectivamente), y se forma un grupo heterogéneo compuesto por *P. albonotatus*, *P. biligonigerus* y los cinco *Leptodactylus* (C.Dis. = 114.384).

DISCUSIÓN

Tanto el análisis de las diferencias morfométricas entre machos y hembras y el

tamaño de sus presas, como la comparación de la frecuencia de ocurrencia de las categorías de presa más importantes en sus dietas, apoyan la hipótesis de que no existen diferencias entre sexos en la dieta de los leptodactílidos analizados. Por este motivo consideramos que resulta válido analizar sus dietas sin discriminar entre sexos.

La dieta de las cinco especies del género *Leptodactylus* estudiadas se compone básicamente de artrópodos terrestres móviles de tamaño mediano. Siguiendo el criterio propuesto por LESCURE (1964) para *Bufo bufo*, se puede proponer que los *Leptodactylus* de mayor tamaño prefieren presas “caminantes y secas” (e.g. escarabajos y arañas) antes que “reptantes y pegajosas” (e.g. babosas). Como los *Leptodactylus* analizados son los menos selectivos de los leptodactílidos estudiados para capturar sus presas (táctica pasiva de depredación), la diversidad de las categorías taxonómicas encontradas en los contenidos estomacales e intestinales de estos anuros estaría fuertemente condicionada por la disponibilidad de invertebrados en los biotopos utilizados por las especies durante el período del año evaluado.

Los niveles de solapamiento de dieta más elevados, que fueron de alrededor del 50%, se dieron entre *L. ocellatus*, *L. chaquensis* y *L. gracilis* (véase Tabla 4). Pero, ya que *L. gracilis* es más pequeña que *L. ocellatus* y *L. chaquensis*, el solapamiento taxonómico-numérico de la dieta no implica una competencia directa por los recursos tróficos entre las tres especies. De esta manera, se infiere que la interacción entre *L. ocellatus* y *L. chaquensis* puede ser mayor. Si bien las distintas especies del género *Leptodactylus* que habitan en el Parque tienen a los coleópteros como uno de los principales componentes de sus dietas, las familias de coleópteros más consumidas varían entre las

especies. Esto podría deberse a la diferencias en la disponibilidad de coleópteros de distintos tamaños en los microhabitats donde se alimentan las distintas especies de *Leptodactylus*.

La dieta descrita para *L. gracilis* no difiere significativamente de la mencionada para esta especie en otro trabajo (GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992), pero la descripción aquí realizada permite ampliar y precisar el conocimiento de la ecología trófica de esta rana en ambientes riparios. En cambio, para *L. mystacinus* se encontró una diferencia remarcable respecto a la bibliografía, donde no se menciona para esta especie el consumo ni de larvas de Coleoptera ni de Acari, dos categorías que dominan la alimentación de los *L. mystacinus* del Parque General San Martín. De todas formas, la dieta de este leptodactílido no ha sido muy estudiada y las referencias son escasas y cualitativas (GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992).

Si se comparan los resultados expuestos en este trabajo con los obtenidos por otros autores que han descrito la dieta de *L. ocellatus* (GALLARDO, 1964; MARTORI *et al.*, 1983; BASSO, 1990; LAJMANOVICH, 1996; DA ROSA *et al.*, 2002; TEIXEIRA & VRCIBRADIC, 2003) se pueden observar ciertas similitudes importantes. Los Coleoptera, Orthoptera, Araneae y Acari aparecen siempre como uno de los mayores contribuyentes en la dieta de estas ranas. Una diferencia importante es la ausencia de larvas, ya sea de Coleoptera o Lepidoptera, en los tractos digestivos de *L. ocellatus* del Parque, siendo ésta una de las categorías presa más importantes para esta especie en otros lugares de su área de distribución. También es de destacar que, para los adultos, se menciona una tendencia al consumo de otros pequeños anfibios (GALLARDO & VARELA DE OLMEDO, 1992; TEIXEIRA & VRCIBRADIC, 2003), incluso

conespecíficos y peces (TEIXEIRA & VRCIBRADIC, 2003). Este comportamiento alimentario no se presentó en el caso de las ranas criollas aquí analizadas posiblemente porque, si bien los especímenes capturados eran adultos, el tamaño medio de los mismos (62.3 ± 7.68 mm) se encuentra lejos del tamaño máximo alcanzado por los adultos de la especie (130 mm).

GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992) mencionan para *L. chaquensis* el consumo de pequeños vertebrados (anfibios y reptiles), pero en el presente trabajo solo se encontraron artrópodos y platelmintos en los tractos de la especie. No obstante, los Coleoptera son el componente principal en la alimentación de *L. chaquensis*. Por otro lado, los resultados sobre la alimentación de *L. latinasus* aquí descritos muestran una gran similitud con los obtenidos por BASSO (1990) y los descritos por GALLARDO & VARELA DE OLMEDO (1992).

En los integrantes del género *Physalaemus* que habitan en el Parque se observa una mayor incorporación en la dieta de presas más pequeñas y en un número elevado (e.g. hormigas, colémbolos y arañas pequeñas). Este tipo de presa se puede hallar en concentraciones grandes de individuos (parches de alta densidad). Es importante mencionar que en este grupo de leptodactílicos sólo dos o tres categorías presa son las más importantes en la dieta por lo que se deduce que la estrategia de depredación no es tan pasiva como en los integrantes del género *Leptodactylus* estudiados. Por este motivo, inferimos para los *Physalaemus* una conducta de depredación entre pasiva y activa.

Las especies del género *Physalaemus* poseen un bajo solapamiento de sus dietas debido a la ingesta en diferentes proporciones de las categorías presa más importantes (con un índice de importancia relativa más

elevado: Araneae y *Solenopsis* sp.) y de las que tienen un valor de IRI secundario (e.g. diferentes familias de Coleoptera y Collembola). A su vez, el solapamiento taxonómico-numérico de la dieta con los *Leptodactylus* que se capturaron en el mismo ambiente es bajo. Ya que los *Physalaemus* son más pequeños, teniendo en cuenta que el tamaño de las presas se correlacionó positivamente con el de los anuros, el rango de tamaños de las presas consumidas por unos y otros miembros de los respectivos géneros fue distinto.

El único integrante del género *Pseudopaludicola* que habita en el Parque, *P. falcipes*, evidencia un comportamiento activo de búsqueda y captura de Collembola (insectos edáficos, habitantes del mantillo). Esto concuerda con los resultados obtenidos por BASSO (1990) para esta especie; la única diferencia relevante es que ese autor menciona como segunda categoría en importancia al orden Diptera y en tercer lugar al orden Araneae, mientras que las *P. falcipes* del Parque General San Martín consumieron en mayor medida pequeñas arañas que integrantes del orden Diptera (*Drosophila* sp. y Culicidae). El tamaño de las presas consumidas por *P. falcipes* es el menor entre las especies estudiadas y esto, sumado a su dieta especializada, disminuye significativamente el solapamiento trófico con el resto de los leptodactílicos que se alimentan en el mismo lugar.

Cuando se habla del solapamiento del subnicho trófico hay que tener en cuenta otros factores además de la similitud o solapamiento entre las dietas. El tamaño de las presas es un factor relevante como separador del subnicho trófico (MCARTHUR & LEVINS, 1967; WILSON, 1975). Si bien no se encontró una relación clara entre el tamaño de las presas y el ancho de la boca y largo de cada espécimen, pues esta correlación sólo se

pudo demostrar en algunas ocasiones, sí fue altamente significativa la relación entre el tamaño medio y ancho medio de la boca de las distintas especies y el largo de las presas que consumían. De lo expuesto se deduce que el tamaño de las presas elegidas por cada especie de anuro estudiada contribuye a disminuir el solapamiento trófico y explica gran parte de las diferencias encontradas en las dietas de los anuros analizados. En base a los resultados obtenidos, se concluye que los leptodactílicos estudiados del Parque General San Martín, presentan un bajo solapamiento del subnicho trófico.

Agradecimientos

Al Lic. Muzzachiodi por la colaboración en tareas de campo. Al actual director del Parque General San Martín, Lic. Alfredo Berduc, por permitirnos realizar el presente trabajo en el mismo. A la dirección de Pesca y Recursos Naturales de la Provincia de Entre Ríos por la autorización para realizar los muestreos de anuros. El presente trabajo forma parte de la tesis de grado del Lic. Javier A. López (Licenciatura en Biodiversidad, Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina).

REFERENCIAS

- BASSO, N.G. (1990): *Estrategias Adaptativas de una Comunidad Subtropical de Anuros*. Cuadernos de Herpetología, Serie Monografías núm. 1, Asociación Herpetológica Argentina, Argentina.
- BREWER, M.M. & ARGUELLO, N.V. (1980): Guía ilustrada de insectos comunes de la Argentina. *Fundación Miguel Lillo, Miscelanea*, 67: 1-131.
- BRUES, CH., MELANDER, T.A. & CARPENTER,

- F.M. (1954): Classification of insects. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 108: 1-917.
- CABRERA, A.L. (1976): Regiones fito-geográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2: 1-85.
- CORN, P.S. (1994): Straight-line drift fences and pitfall traps. Pp. 109-117, in: Heyer, W.R., Donnelly, M.A., Mc Diarmid, R.W., Hayek, L.C. & Foster, M.S. (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- DA ROSA, I., CANEVARO, A., MANEYRO, M., NAYA, D.E. & CAMARGO, A. (2002): Diet of four sympatric anuran species in a temperate environment. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2.^a época, 13: 12-20.
- DUPELLMAN, W.E. & TRUEB, L. (1986): *Biology of the Amphibia*. McGraw-Hill, New York, USA.
- DURÉ, M. & KEHR, A.I. (2001): Differential exploitation of trophic resources by two pseudid frogs from Corrientes, Argentina. *Journal of Herpetology*, 35: 340-343.
- GALLARDO, J.M. (1964): Consideraciones sobre *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Anura) y especies aliadas. *Physis*, 24: 373-384.
- GALLARDO, J.M. & VARELA DE OLMEDO, E. (1992): *Anfibios de la Republica Argentina: Ecología y Comportamiento*. Profadu (CONICET), Argentina.
- GERSCHMAN DE PIKELIN, B.S. & SCHIAPELLI, R. (1963): Clave para la determinación de familias de arañas argentinas. *Physis*, 24: 43-72.
- HIRAI, T. & MATSUI, M. (2002): Feeding ecology of *Bufo japonicus formosus* from the montane region of Kyoto, Japan. *Journal of Herpetology*, 36: 719-723.
- HURTUBIA, J. (1973): Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 991-999.
- KOVACH, W.L. (1999): *MVSP- MultiVariate Statistical Package for IBM-PC, Version 3.1* Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- LAJMANOVICH, R.C. (1995): Relaciones tróficas de bufónidos (Anura: Bufonidae) en ambientes del río Paraná, Argentina. *Alytes*, 13: 87-103.
- LAJMANOVICH, R.C. (1996): Dinámica trófica de juveniles de *Leptodactylus ocellatus* (Amphibia: Anura), en una isla del Paraná, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 10: 11-23.
- LAJMANOVICH, R.C. (2000): Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia*, 25: 1-10.
- LESCURE, J. (1964): L'alimentation du crapaud commun *Bufo bufo* Linnaeus, 1758. *Vie Milleu*, 15: 757-764.
- LESCURE, J. (1971): L'alimentation du crapaud *Bufo regularis* Reuss et de la grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Gunther) au Sénégal. *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire*, 33(A): 446-466.
- LEVINS, R. (1968): *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, USA.
- LÓPEZ, J.A., PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C. (2002): *Hyla punctata* (NCN). Diet. *Herpetological Review*, 33: 125-126.
- LÓPEZ, J.A., PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C. (2003): *Physalaemus riograndensis* (NCN). *Herpetological Review*, 34: 360.
- MARTORI, R., DI TADA, I. & BEDANO, J.

- (1983): Tácticas tróficas de la batracofauna del embalse de Río Tercero (Córdoba, Argentina). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 1: 10.
- MCARTHUR, R.H. & LEVINS, R. (1967): The limiting similarity, convergence and divergence of co-existing species. *American Naturalist*, 101: 377-385.
- PANIGATTI, J., WEBER, J. & PILLATI, O. (1981): *Estado Actual y Futuro de los Problemas de Suelo de Santa Fe*. INTA Rafaela, Santa Fe, Argentina.
- PARMELEE, J.R. (1999): Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers, Natural History Museum, The University of Kansas*, 11: 1-59.
- PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C. (1999): Análisis trófico en dos poblaciones de *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae) de Argentina. *Alytes*, 16: 84-96.
- PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C. (2000): Dieta de *Hyla nana* (Anura: Hylidae) en charcas temporarias de la llanura aluvial del río Paraná. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 11: 71-73.
- PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C. (2001): *Hyla raniceps* (NCN). (Diet). *Herpetological Review*, 32: 247-248.
- PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C. (2002): Food habits of the green frog *Lysapsus limellus* (Anura, Pseudidae) in lentic environments of Paraná River, Argentina. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 101: 53-58.
- PELTZER, P.M., LAJMANOVICH, R.C. & CACIVIO, P.M. (2000): Diet of *Phyllomedusa hypochondrialis azurea* Cope, 1862 (Anura: Hylidae) in temporary ponds of Chaco, Argentina. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 93: 5-11.
- PEÑA, L.E. (1998): *Introducción al Estudio de los Insectos de Chile*. Impresos Universitaria. Santiago de Chile.
- PIANKA, E.R. (1973): The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- PIANKA, E.R. (1974): Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 71: 2141-2145.
- PIANKA, 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 Bulletin*, 152: 1-105.
- SCHOENER, T.W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 189: 27-39.
- SCHOENER, T.W. (1989): Should hindgut contents be included in lizard dietary compilations? *Journal of Herpetology*, 23: 455-458.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1979): *Biometría*. Blume, Madrid, España.
- TEIXEIRA, R.L. & VRCIBRADIC, D. (2003): Diet of *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) from coastal lagoons of southeastern Brazil. *Cuadernos de Herpetología*, 17: 111-118.
- TOFT, C.A. (1980): Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45: 131-141.
- TOFT, C.A. & DUELLMAN, W.E. (1979): Anurans of the lower río Lullapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica*, 35: 71-77.

- VOGT, R.C. & HINE, R.L. (1982): Evaluation of techniques for assessment of amphibian and reptile populations in Wisconsin. Pp. 201-217, *in*: Scott, N.J., Jr. (ed.), *Herpetological Communities*. U.S. Fish and Wildlife Service Wildlife Research Report 13, Washington D.C.
- WILSON, D.S. (1975): The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist*, 109: 769-784.

ms # 191 Recibido: 14/07/04 Aceptado: 14/04/05
--

ISSN-0213-6686

Rev. Esp. Herp. 19 (2005)

Valencia

ABDALA, C.S.: Una nueva especie del género <i>Liolaemus</i> perteneciente al complejo <i>darwinii</i> (Iguania: Liolaemidae) de la provincia de Catamarca, Argentina	7
LÓPEZ, J.A., PELTZER, P.M. & LAJMANOVICH, R.C.: Dieta y solapamiento del subnicho trófico de nueve especies de leptodactílidos en el Parque General San Martín (Argentina)	19
SOUZA, F.L.: Geographical distribution patterns of South American side-necked turtles (Chelidae), with emphasis on Brazilian species	33
ROCA, V., SÁNCHEZ-TORRES, N. & MARTÍN, J.E.: Intestinal helminths parasitizing <i>Mauremys leprosa</i> (Chelonia: Bataguridae) from Extremadura (western Spain) ..	47
SZYNDLAR, Z. & ALFÉREZ, F.: Iberian snake fauna of the early / middle Miocene transition	57
KALIONTZOPOULOU, A., CARRETERO, M.A. & LLORENTE, G.A.: Differences in the pholidotic patterns of <i>Podarcis bocagei</i> and <i>P. carbonelli</i> and their implications for species determination	71
SILLERO, N., CELAYA, L. & MARTÍN-ALFAGEME, S.: Using Geographical Information Systems (GIS) to make an atlas: a proposal to collect, store, map and analyse chorological data for herpetofauna	87
VENEGAS, P.J. & BARRIO, J.: A new species of harlequin frog (Anura: Bufonidae: <i>Atelopus</i>) from the northern Cordillera Central, Peru	103
EGEA-SERRANO, A., OLIVA-PATERNA, F.J. & TORRALVA, M.: Selección de hábitat reproductor por <i>Rana perezi</i> Seoane 1885 en el NO de la Región de Murcia (SE Península Ibérica)	113
SANABRIA, E.A., QUIROGA, L.B. & ACOSTA, J.C.: Termorregulación de adultos de <i>Bufo arenarum</i> (Hensel, 1867) (Anura: Bufonidae) en diferentes microhábitats de los humedales de Zonda, San Juan, Argentina	127
Recensiones bibliográficas	133
Normas de publicación de la <i>Revista Española de Herpetología</i>	134
Instructions to authors for publication in the <i>Revista Española de Herpetología</i> ..	137

The *Revista Española de Herpetología* is the peer-reviewed scientific journal of the **Asociación Herpetológica Española** (AHE). It is indexed in/abstracted by the following services: BiologyBrowser, BIOSIS, CINDOC, Herpetological Contents, Revicien, and Zoological Record.