

---

## DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE UNA COMUNIDAD DE ANUROS DE LAS YUNGAS ANDINAS DE ARGENTINA

---

MARCOS VAIRA

Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2, (4400) Salta, Argentina.  
E-mail: mvaira@cootepal.com.ar

**RESUMEN.** Se determina la distribución espacial de una comunidad de anuros en las selvas subtropicales de montaña del NW de Argentina (Yungas Andinas) y su relación con el gradiente altitudinal y la disponibilidad de ambientes acuáticos para la reproducción. Un total de 19 especies fueron detectadas en los muestreos efectuados en trece sitios diferentes. La riqueza de especies disminuyó con el incremento de la altitud, registrándose cambios en la composición entre los sectores bajos y altos. Ninguna de las especies se distribuyó en forma regular en todos los sitios analizados ni utilizó todas las clases de ambientes acuáticos disponibles para la reproducción. Una gran proporción de las especies utilizó principalmente ambientes lénticos. Las distribuciones restringidas de la mayoría de las especies no parece explicarse exclusivamente por la ausencia de ambientes potenciales para su reproducción o por efectos de la competencia interespecífica. La composición y distribución de las especies en este sector de selvas podría entenderse mejor si se consideran además de las restricciones ecológicas y ambientales los patrones globales de distribución de las especies. La determinación de la distribución de las especies permitiría aplicar medidas de conservación más eficaces para las poblaciones locales del sector de Yungas Andinas estudiado.

Palabras clave: Yungas Andinas, Anuros, Argentina, Distribución Espacial.

**ABSTRACT.** The spatial distribution and its relationship with altitudinal gradient and aquatic breeding sites availability were determined for an anuran assemblage of an area of Subtropical Montane Forest in northwest Argentina (Andean Yungas). Nineteen species were recorded in 13 sites sampled. Species richness decreased at upper sites and species composition differed from lowland to upland. None of any of the species was distributed regularly within the sites and no species was found at each of the aquatic breeding sites studied. Most species breed in temporary or permanent lentic waters, and a few breeds primarily in streams. Availability of aquatic breeding sites or interspecific competition do not seem to be the main restricting factors to species distributions. Global patterns of distribution added to studies on habitat availability and competition could provide a better explanation to local distributions. To determine species distribution yielded valuable information to conservation efforts of local populations.

Key words: Andean Yungas, Anurans, Argentina, Spatial Distribution.

### INTRODUCCIÓN

La región de selvas subtropicales de montaña del Noroeste de Argentina [más recientemente consideradas como ecoregión de las Yungas Andinas junto a la porción sur de estas selvas en Bolivia por Dinerstein *et al.* (1995) y Olson *et al.* (1998)] constituye una de las regiones con mayor riqueza de anuros de la República Argentina (Lavilla *et al.*, 2000). Si bien los estudios herpetológicos en la región de las Yungas

Andinas de Argentina comenzaron a realizarse de manera sistemática en la década de 1960 por R. F. Laurent y sus colaboradores (Laurent, 1980) el grado de relevamiento e inventario de especies aún es incompleto y la mayor parte de la información publicada trata esencialmente de aspectos sistemáticos y en mucho menor grado se aportan datos sobre la diversidad, distribución, ecología y conservación de la fau-

na de esta región altamente amenazada (Lavilla *et al.*, 2000).

Un rasgo sobresaliente de las Yungas Andinas es su fuerte gradiente altitudinal que va de los 400 a los 3000 msnm (Brown y Grau, 1993, 1995) el cual ha sido asociado a una distribución diferencial de ciertos mamíferos (Heinonen y Bosso, 1994) pero nunca analizada para el caso de los anfibios anuros. Estudios efectuados en la herpetofauna de otras regiones de montaña han determinado claramente una relación inversa entre la riqueza específica y la altitud (Brown y Alcalá, 1961; Scott, 1976; Lizana, *et al.*, 1988; Fauth *et al.*, 1989). Asimismo, se ha destacado que las características topográficas de las selvas de montaña con predominio de ambientes lóticos (ríos y arroyos de montaña) y la casi completa ausencia de ambientes lénticos de grandes dimensiones como lagunas o extensas áreas inundables, podrían favorecer la presencia de anuros con modos de reproducción adaptados a cuerpos de agua torrentosos o a sus riberas, restringiendo la presencia de otras especies con modos reproductivos estrechamente vinculados a los ambientes lénticos (Duellman, 1988).

Podría suponerse entonces que las características topográficas de las Yungas Andinas tuvieran alguna incidencia sobre la distribución espacial de la comunidad de anuros que las habitan, ya sea por efectos de la altitud o por la disponibilidad diferencial de ambientes acuáticos para la reproducción. Sin embargo, estas posibles relaciones nunca han sido estudiadas.

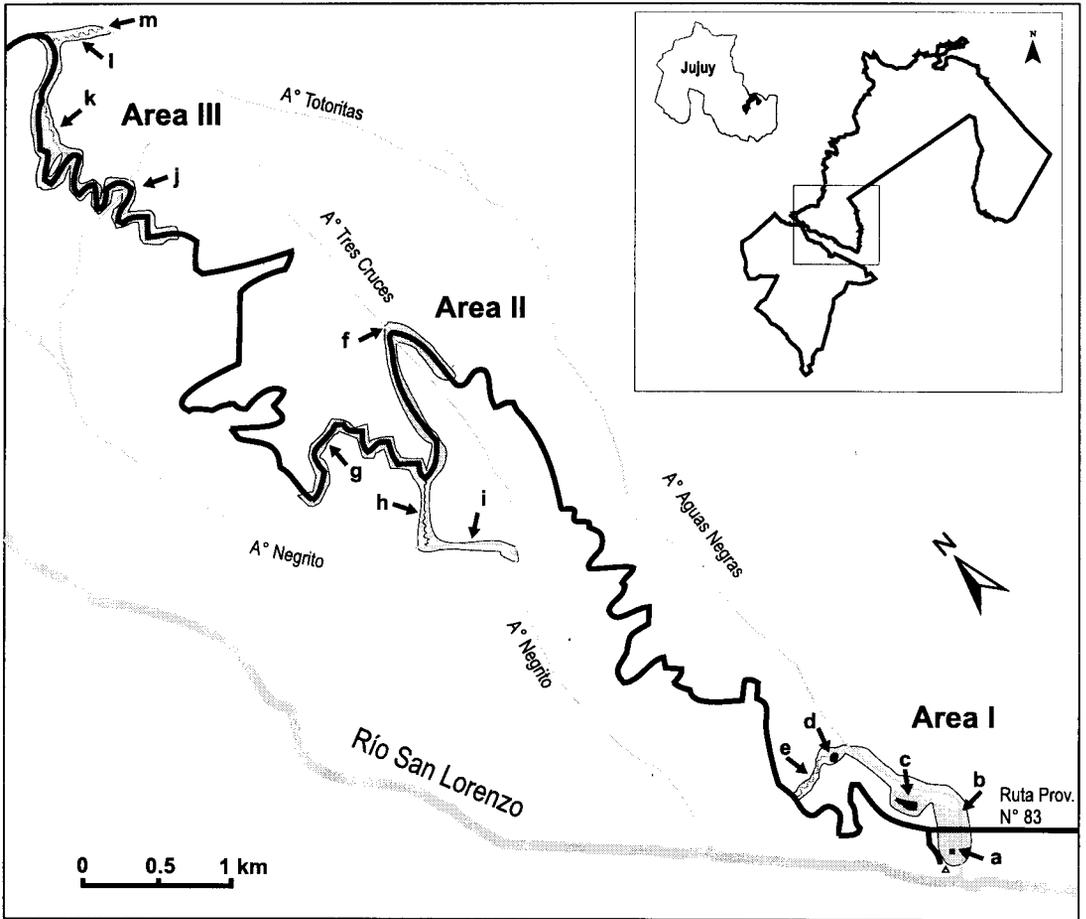
Este trabajo es eminentemente descriptivo y tiene como objetivos principales determinar la distribución espacial de una comunidad de anuros de un sector de Yungas Andinas de Argentina comparando la composición de especies a lo largo de un gradiente altitudinal y su relación con la disponibilidad de ambientes acuáticos para la reproducción.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**El área de estudio.** El estudio se realizó en el Parque Nacional Calilegua que se encuentra ubicado en la porción SE de la

Provincia de Jujuy, Argentina entre el Trópico de Capricornio y los 24° de latitud S y entre los 65° y 64° 30' de longitud W (Fig. 1). El Parque protege unas 76.000 hectáreas en el faldeo oriental de las Serranías de Calilegua entre los 500 y los 3200 metros de altura. Dado el propósito de este trabajo, la caracterización que se brinda es general, sin ahondar en descripciones detalladas de los aspectos fisonómicos ni florísticos que pueden consultarse con mayor detalle en Brown y Grau (1993 y 1995). El clima del área tiene una gran fluctuación debido al gradiente altitudinal que se establece en una distancia muy corta. En las partes bajas la media anual es de 21° C con medias mensuales medianas a altas mientras que en las zonas altas presenta noches frescas en verano y puede nevar o granizar ocasionalmente en invierno (Burgos y Vidal, 1951). Las lluvias son marcadamente estacionales y se concentran entre los meses de noviembre a abril acumulando hasta el 80% de la precipitación anual de la región (Bianchi, 1981). Toda el área se caracteriza por la presencia de una vegetación selvática exuberante con predominio de un estrato arbóreo alto (entre 20 a 40 m) cerrado y semicaducifolio, que se encuentra habitualmente cargado de epífitas (cactáceas, helechos y bromelias) y un importante estrato herbáceo representado particularmente por una altísima variedad de helechos. Sin embargo, la marcada heterogeneidad altitudinal típica de las Yungas Andinas también puede observarse en el interior del Parque, que presenta diferentes regiones con características bien distintivas, marcadas principalmente por variaciones en la composición florística y en los estratos leñosos dominantes.

En la porción central del Parque se encuentra un camino de montaña que fue abierto hace más de 25 años el cual fue seleccionado para la realización de este estudio (Fig. 1). El sector presenta un relieve montañoso muy quebrado donde alternan laderas de pendientes abruptas o muy abruptas con exposición NE y SW. Presenta valles amplios con ríos y arroyos angostos o encajonados cuyos cauces fluctúan estacionalmente con crecientes periódicas en la



**Figura 1.** Ubicación geográfica del área de estudio y de los 13 sitios (a-m) muestreados en el camino de montaña que atraviesa el Parque Nacional Calilegua. Una descripción de las características fisonómicas y de la altitud de cada sitio se indica en el Apéndice I.

estación de lluvias provocando grandes arrastres de material aluvional. El camino recorre el interior del Parque en un trayecto de 23 kilómetros ascendiendo desde los 600 a los 1750 metros de altitud. En la porción más baja y plana, se encuentran dos lagunas permanentes y numerosos charcos temporarios y efímeros. El tránsito vehicular y las tareas de mantenimiento en las porciones más altas y escarpadas han propiciado la formación de charcos temporarios y efímeros de variadas dimensiones. La presencia de este disturbio ha creado sitios para la reproducción de los anuros en sectores altitudinales de la selva donde la fuerte pendiente de las laderas no permitiría naturalmente la formación de este tipo

de ambientes lénticos.

A lo largo del camino fueron seleccionadas tres áreas de similares extensiones (Fig. 1) una en la parte baja (600 a 800 m), otra en la parte media (1000 a 1200 m) y una última en la parte alta del camino (1500 a 1700 m) donde se efectuaron relevamientos intensivos de las especies de anuros presentes. Dentro de cada área se eligieron no menos de cuatro sitios diferentes que representarían dos tipos de ambientes principales: (a) el interior de selva y (b) el borde de selva y áreas abiertas. Se caracterizó como interior de selva a los sectores con buen desarrollo de la riqueza y densidad de la cubierta vegetal y una cobertura estimada del estrato leñoso entre el 60% y

el 80%. Las zonas de borde de selva y áreas abiertas incluían sitios con mayor grado de disturbio, con crecimiento secundario de la selva o con una cubierta vegetal escasa. Se consideraron aquí los sectores de selva al costado del camino, las playas amplias o sin cobertura vegetal de los arroyos de montaña y una laguna permanente originada aparentemente por el derrumbe parcial de un antiguo camino maderero que generó un endicamiento de las aguas de escorrentía. Trece sitios fueron seleccionados a lo largo de la transecta para representar al menos un tipo principal de ambiente en cada una de las áreas. Para la elección de los sitios se tuvo en cuenta que en cada área estuvieran representados el mayor número de ambientes considerados como adecuados para la reproducción de los anuros. Así, en cada una de las tres áreas se encontraban representados tanto los ambientes terrestres como los acuáticos, y para este último caso toda la variedad posible de cuerpos de agua existentes en cada sitio. Los hábitats acuáticos de reproducción fueron clasificados en lóticos (arroyos) y lénticos (lagunas y charcos) y subdivididos basándose en sus dimensiones y perdurabilidad. Para el caso de los cuerpos de agua lóticos, tres tipos fueron identificados: 1) Arroyos permanentes de playas amplias y expuestas sin cobertura arbórea importante, de pendiente baja a moderada y con un régimen de crecidas estivales con fuertes incrementos de caudal. Las aguas son turbias la mayor parte del tiempo, excepto en la época seca (indicados como Arroyos Tipo I); 2) Arroyos semipermanentes con playas estrechas o muy encajonados con una importante cobertura arbórea que provee sombra a todo el cauce. Pendientes altas o abruptas que provocan la formación de pequeñas cascadas. Presentan regímenes de crecidas estivales muy violentas pero el nivel del cauce baja muy rápidamente cuando cesan las lluvias. Las aguas son cristalinas la mayor parte del tiempo (indicados como Arroyos Tipo II) y 3) Ollas en las márgenes de los arroyos formadas por el anegamiento de sus playas pedregosas. La mayoría presenta una conexión con el cauce principal del arroyo. La velocidad de la corriente disminuye formando re-

mansos de profundidad variable aunque nunca superior a los 30 cm. Carecen de vegetación enraizada en el fondo o en la periferia y el sustrato es de arena, limo o arcilla. Pueden perdurar casi todo el año aunque con fuertes variaciones de nivel.

Los cuerpos de agua lénticos identificados fueron: 1) Cuerpos permanentes de superficies mayores a los 50 m<sup>2</sup>; 2) Cuerpos permanentes de superficie menor a 20 m<sup>2</sup>; 3) Charcos temporarios de superficie variable pero nunca mayores a los 10 m<sup>2</sup> formados en depresiones del terreno alimentados por agua de lluvia o de escorrentía y con un nivel de agua superior a los 15 cm durante la mayor parte de la temporada de lluvias, y 4) Charcos efímeros de pequeñas dimensiones (diámetro inferior a los 30 cm) alimentados por agua de lluvia o de escorrentía con niveles de agua que no superan los 15 cm y cuya duración depende exclusivamente de las precipitaciones estivales secándose por completo si el intervalo entre lluvias supera los 3 a 5 días. En total 31 cuerpos de agua diferentes fueron relevados intensivamente en los trece sitios elegidos.

Ninguno de los sitios fue seleccionado al azar dada la compleja topografía del sector que obligó a utilizar sendas preexistentes y sitios que fueran accesibles la mayor parte del año. Si bien estas sendas son muy poco utilizadas, los registros obtenidos en estos sitios pueden haber resultado sesgados para las especies que se ven influenciadas por este tipo de disturbio. A fin de corroborar que la elección de los sitios permitiera una comparación lo más precisa posible entre las diferentes áreas; y para asegurar que no se hubiera submuestreado ningún ambiente potencial de reproducción o que una determinada especie pudiera estar poco representada en los sitios elegidos, se registraron de manera no sistematizada otros sectores a lo largo de la transecta altitudinal durante los desplazamientos entre las áreas de muestreo. Ninguno de estos relevamientos mostró una composición de especies o de ambientes para la reproducción mayor a la de los sitios preseleccionados. Por lo tanto, los resultados que se expresan en este trabajo sólo se refieren a los datos obtenidos de forma sistemática en los 13 sitios indicados en la Figura 1. Una des-

cripción más detallada de las características de cada uno se incluye en el Apéndice I.

**Muestreos.** Los muestreos fueron realizados a intervalos regulares desde Mayo de 1995 a Abril de 1997. Cada sitio fue intensamente registrado en la temporada seca y de lluvias tanto de día como de noche. Los censos en cada uno de los sitios consistían en la búsqueda de individuos y huevos en los bordes e interior de los cuerpos de agua seleccionados, en la vegetación, huecos de árboles, interior de grietas o debajo de troncos caídos y hojarasca del suelo. Todas las búsquedas se efectuaron intentando minimizar los daños o la alteración de los ambientes. Cuando fue posible, los ejemplares se determinaron sin capturarlos. En caso de dudas sobre la identificación específica, se capturó el ejemplar aunque la mayoría de los individuos fueron liberados preservando sólo una muestra mínima de ejemplares de referencia que se encuentran depositados en la colección herpetológica del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta. La actividad reproductiva de las especies fue determinada por la presencia de huevos, hembras oviplenas y/o parejas en amplexo en cada sitio. En el caso de hallazgos de machos vocalizando o de ejemplares simplemente activos pero sin otra evidencia reproductiva se calificó a la especie como presente en el sitio pero no se consideró al sitio como ambiente de reproducción para la misma.

Dos especies (*Eleutherodactylus discoidalis* y *Gastrotheca christiani*) presentan modos reproductivos asociados exclusivamente a ambientes terrestres prescindiendo de cuerpos de agua en todas las etapas de su ciclo de vida (Lavilla *et al.*, 2000). Esta característica dificulta las comparaciones de la disponibilidad de hábitat entre los diferentes sitios, ya que todo ambiente terrestre podría considerarse como hábitat potencial para la reproducción de estas especies. Dada la imposibilidad de asegurar que toda la variedad de hábitats terrestres posibles hubiera sido muestreada con la misma intensidad en cada sitio, las comparaciones entre sitios se efectuaron sólo para el conjunto de especies con modos de reproducción asociados a cuerpos de agua

los cuales fueron detectados más fácilmente y muestreados con intensidad similar en cada uno de los sitios.

Para las comparaciones entre los diferentes sitios se calculó el índice de similitud de Jaccard entre todas las combinaciones posibles de los 13 sitios muestreados. Este índice varía entre 0 (ninguna similitud entre los sitios) y 1 (sitios idénticos). Los valores obtenidos fueron luego utilizados como base para un análisis de agrupamiento por el método de los promedios. Las comparaciones fueron efectuadas basándose en la presencia de especies por sitio.

## RESULTADOS

**Registro de las especies.** Un total de veintitrés especies se conocen hasta la actualidad para el Parque Nacional Calilegua (Lavilla *et al.*, 2000; Vaira en prensa) de las cuales 19 (83%) se encontraron en la transecta altitudinal analizada. Sin embargo, sólo se obtuvo evidencia reproductiva de 16 de ellas (Tabla 1). Veintinueve ejemplares de *Phrynohyas venulosa* fueron detectados en dos sitios diferentes del área baja (Sitios a y c; Fig. 1) durante dos estaciones reproductivas consecutivas (años 1995 y 1996). Todos los registros correspondieron a machos vocalizando y no pudo detectarse la presencia de hembras o de oviposturas de la especie. En el caso de *Bufo gallardoi* (n = 8 ejemplares) y *Leptodactylus chaquensis* (n = 2 ejemplares), los registros correspondieron exclusivamente a individuos activos pero sin evidencia reproductiva o de vocalizaciones (Tabla 1).

**Distribución altitudinal de las especies.** El análisis de la distribución mostró no sólo una disminución del número de especies con el incremento de la altitud (Fig. 2) sino también un cambio en la composición específica a diferentes alturas (Fig. 3). Los sitios con mayor riqueza de especies correspondieron al sector más bajo de la transecta (entre 600 a 800 metros) con 14 especies, diez de las cuales se restringieron exclusivamente a esta área. En las porciones altas de la transecta (1000 a 1700 m) se registró un máximo de nueve especies, de las cuales cin-

	a	b	c	d	e	f	g	i	j	k	l	m	N <sup>o</sup>
<i>Bufo arenarum arenarum</i>	E	H,A	H,A	-	H	E	E	H,A	E	-	E	-	4
<i>Bufo gallardoii</i>	-	-	-	-	-	E	-	-	-	E	E	-	-
<i>Bufo paracnemis</i>	-	E	H,A	-	H	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Melanophryniscus r. rubriventris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	H,O,A	H,O,A	H,O,A	H,O,A	4
<i>Hyla andina</i>	-	H,O,A	C	C	-	H,O,A	E	H,O,A	-	-	C	C	3
<i>Phrynohyas venulosa</i>	C	-	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scinax fuscovarius</i>	H,O,A	-	H,O,A	H	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Gastrotheca christiani</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	H,O	-	1
<i>Phyllomedusa boliviana</i>	H,O,A	-	H,O,A	H,A	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Leptodactylus elenae</i>	-	O	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Leptodactylus fuscus</i>	-	O	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Leptodactylus gracilis</i>	-	-	-	-	-	H,O	H,O	-	-	-	-	-	2
<i>Leptodactylus latinasus</i>	-	O	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	E	-	E	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Physalaemus cuqui</i>	H,O,A	-	H,O,A	-	H	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Pleurodema borellii</i>	E	-	-	-	-	H,A	H,A	-	-	-	H,A	H	4
<i>Eleutherodactylus discoidalis</i>	-	O	-	-	-	-	-	-	O	H,O	C	C	3
<i>Odontophrynus americanus</i>	C	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Telmatobius oxycephalus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	O	-	-	E	1
spp. presentes	8	8	11	3	3	5	4	2	4	3	7	5	
spp. con evidencia reproductiva	3	7	8	2	3	3	2	2	3	2	3	2	

H: huevos; O: hembras oviplenas; A: parejas en amplexo; C: machos vocalizando; E: ejemplares activos sin evidencia reproductiva

**Tabla 1.** Registros de actividad de las especies en los diferentes sitios estudiados. La columna «N<sup>o</sup>» corresponde a la cantidad de sitios donde se detectó evidencia reproductiva de cada especie

co se limitaron a esa franja altitudinal (Tabla 1). Sólo dos especies fueron registradas con una distribución casi continua a lo largo de la transecta altitudinal (*Bufo a. arenarum* e *Hyla andina*). *Pleurodema borellii* y *Eleutherodactylus discoidalis* mostraron una distribución más discontinua en la transecta aunque con registros en sectores bajos y altos de la transecta. El resto de las especies se distribuyeron diferencialmente limitando su presencia a sectores bajos o altos, pero nunca a ambos (Tabla 1).

### Distribución de las especies por sitio.

Ninguna especie fue detectada ocupando todos los sitios estudiados, aunque la mayoría estuvo presente en más de un sitio (Tabla 1). *Gastrotheca christiani* fue la única registrada exclusivamente en un solo sitio, pero dado que se trató de una especie detectada exclusivamente en el interior de profundas grietas de las rocas su distribución restringida podría deberse simplemente a un arteificio provocado por la dificultad para registrarla.

Del total de especies con registros de actividad reproductiva, el 50% (8 especies) se reprodujo en tres o cuatro sitios diferentes, el 31% (5 especies) sólo en dos y el 19% (3 especies) en un sitio exclusivamente (Tabla 1). El sitio con el mayor número de especies presentes correspondió a la laguna

de borde de selva en la porción más baja de la transecta (Sitio c, Fig. 1) donde fueron detectadas 11 especies, aunque sólo ocho de ellas evidenciaron conductas reproductivas (Tabla 1). El resto de los sitios fueron utilizados en promedio por unas cinco especies (rango 2 – 8). Sólo en un sitio no fue registrada ninguna especie (Sitio h, Fig. 1) el sitio está caracterizado por una pendiente muy abrupta que escasamente permite la formación de pequeños charcos efímeros luego de intensas lluvias. Sin embargo, la cantidad de ambientes acuáticos muestreados en cada sitio no mostró relación directa con el número de especies presentes ( $r_s = 0.49$ ,  $P = 0.10$ ) (Fig. 4).

Si bien no existieron dos sitios con idéntica composición de especies, el análisis de agrupamientos mostró que los sitios más próximos entre sí fueron los más semejantes, con una clara diferenciación entre los sitios más bajos y más altos de la transecta (Fig. 5).

### Distribución de las especies por tipo principal de ambiente.

La mayoría de las especies fueron halladas tanto en ambientes de interior de selva como en los bordes de selva y áreas abiertas (ambientes con disturbio). Once de las 16 especies con registros de actividad reproductiva utilizaron ambientes de interior de selva, mien-

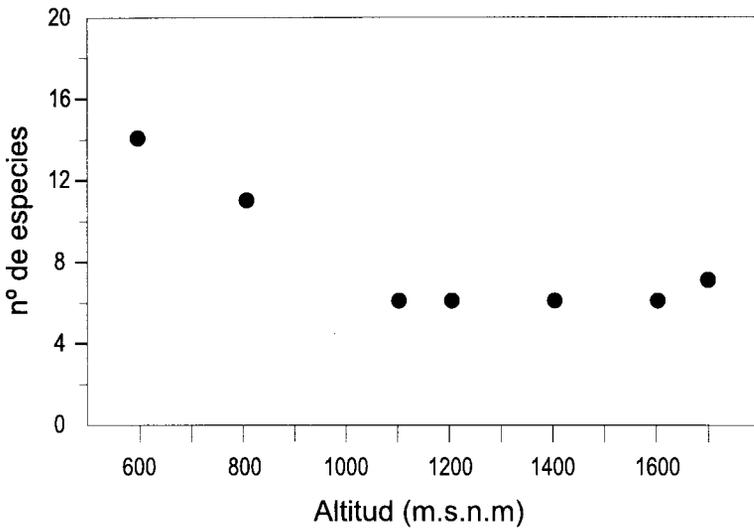


Figura 2. Número de especies registradas a diferentes alturas de la transecta estudiada.

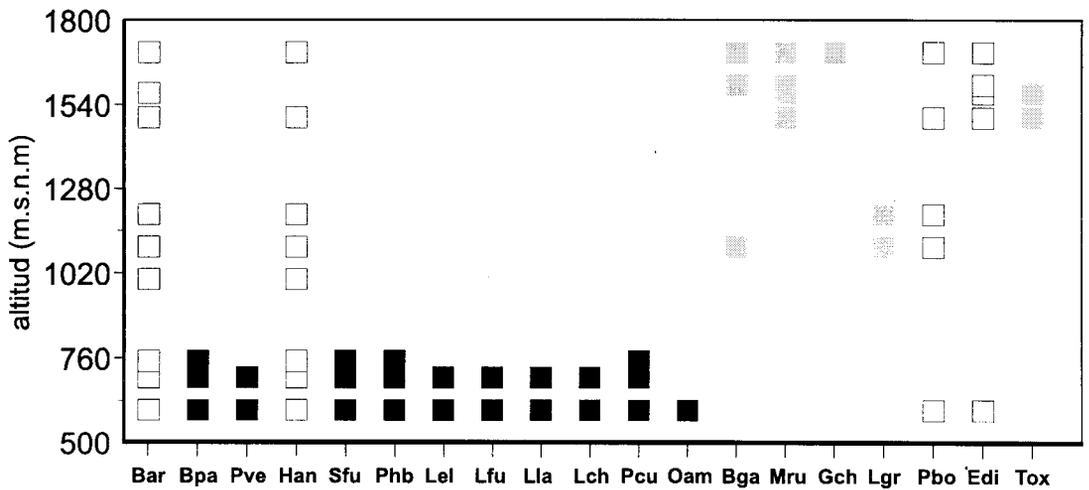
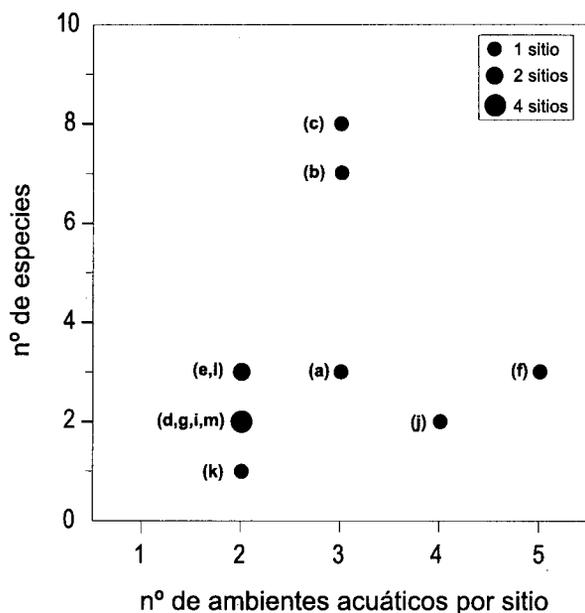


Figura 3. Distribución de las diecinueve especies a diferentes alturas de la transecta. Los cuadrados blancos indican las especies con registros en todo el rango de altitud, los cuadrados negros corresponden a las especies detectadas por debajo de los 1000 m de altitud y los grises a las presentes exclusivamente por encima de los 1100 metros de altitud. **Abreviaturas:** **Bar:** *Bufo arenarum arenarum*; **Bpa:** *Bufo paracnemis*; **Pve:** *Phrynohyas venulosa*; **Han:** *Hyla andina*; **Sfu:** *Scinax fuscovarius*; **Phb:** *Phyllomedusa boliviana*; **Lel:** *Leptodactylus elenae*; **Lfu:** *Leptodactylus fuscus*; **Lla:** *Leptodactylus latinasus*; **Lch:** *Leptodactylus chaquensis*; **Pcu:** *Physalaemus cuqui*; **Oam:** *Odontophrynus americanus*; **Bga:** *Bufo gallardoi*; **Mru:** *Melanophryniscus r. rubriventris*; **Gch:** *Gastrotheca christiani*; **Lgr:** *Leptodactylus gracilis*; **Pbo:** *Pleurodema borellii*; **Edi:** *Eleutherodactylus discoidalis*; **Tox:** *Telmatobius oxycephalus*.

tras que la totalidad de la comunidad utilizó ambientes de borde de selva o áreas abiertas para su reproducción (Tabla 2). *Leptodactylus elenae*, *L. fuscus*, *L. gracilis*, *L. latinasus* y *Odontophrynus americanus*

fueron las únicas especies que no se registraron en ambientes de interior de selva.

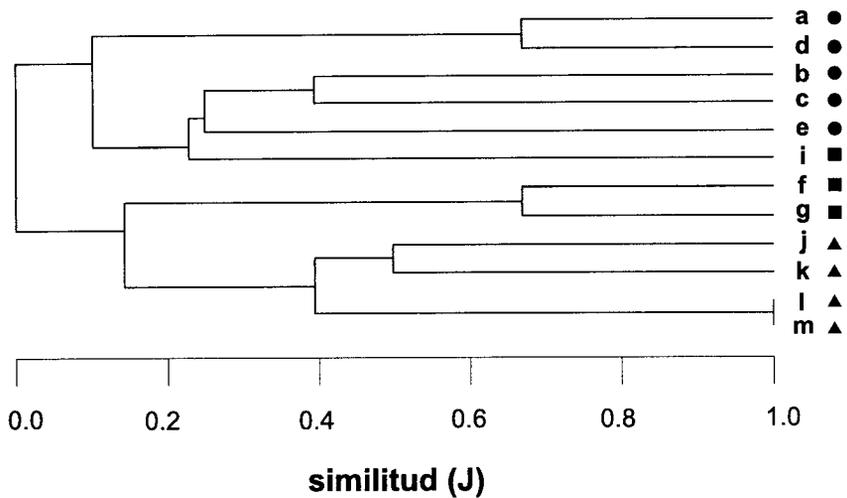
**Distribución de las especies en los diferentes ambientes acuáticos.** Pocas espe-



**Figura 4.** Relación entre el número de especies presentes por sitio y la cantidad de ambientes acuáticos muestreados. Las dimensiones de los círculos representan el número de sitios para cada combinación registrada.

	Tipo Principal de Hábitat		Ambientes acuáticos utilizados					
			Ambientes lénticos			Ambientes lóticos		
	Interior de selva	Borde de selva y Áreas Abiertas	Cuerpos permanentes	Cuerpos temporarios	Cuerpos efímeros	Arroyos Tipo I	Arroyos Tipo II	Ollas
Bar	x	x	x	x		x		x
Bpa	x	x	x					x
Mru	x	x		x	x			
Han	x	x	x	x		x	x	x
Sfu	x	x	x	x				
Phb	x	x	x					
Lel		x	x	x				
Lfu		x	x	x				
Lgr		x		x				
Lla		x	x	x				
Pcu	x	x	x	x				
Pbo	x	x		x				
Oam		x				x		x
Tox	x	x					x	
N° de spp	11	16	9	10	1	3	2	4

**Tabla 2.** Uso de los distintos hábitats principales y de los ambientes acuáticos por los anuros del Parque Nacional Calilegua. La descripción para cada tipo de ambiente se indican en el texto. Las abreviaturas de las especies corresponden a las indicadas en la Figura 3.



**Figura 5.** Análisis de agrupamiento de los 13 sitios estudiados basado en la presencia de especies. La variable similitud expresa el valor del Coeficiente de Similitud de Jaccard entre los sitios (0= ninguna similitud entre sitios; 1= sitios idénticos). Las siglas **a-m** corresponden a la identificación de los sitios representados en la Figura 1, los símbolos corresponden a la altitud de cada sitio. Círculos: sitios entre 600 - 800 m; Cuadrados: sitios entre 1000 - 1200 m y Triángulos: sitios entre 1500 - 1700 m. El sitio **h** no se consideró en el análisis ya que no se registraron especies.

cies se restringieron a un ambiente acuático específico. A excepción de *Phyllomedusa boliviana*, *Leptodactylus gracilis* y *Pleurodema borellii* que utilizaron sólo cuerpos de agua permanentes o temporarios y de *Telmatobius oxycephalus* que se registró siempre en los bordes o el interior de arroyos torrentosos, el resto de las especies estuvo presente en más de un tipo de ambiente acuático (Tabla 2). Las especies más generalistas fueron *Bufo a. arenarum* e *Hyla andina* que utilizaron tanto ambientes lóticos como lénticos. El resto de las especies utilizaron en mayor medida ambientes lénticos y especialmente los cuerpos de agua permanente o los charcos temporarios (Tabla 2). Un aspecto importante de destacar fue el uso casi exclusivo de ambientes acuáticos efímeros para la reproducción en el caso de *Melanophryniscus r. rubriventris*. Proporcionalmente, un número escaso de especies utilizó ambientes lóticos y sólo una de ellas de manera estricta (*T. oxycephalus*).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Del mismo modo que lo registrado en otras regiones de montaña, la riqueza y

composición de las especies de anuros del sector estudiado varió sensiblemente con el incremento de altitud. La mayor parte de las especies limitaron su distribución a una porción altitudinal de la transecta, a excepción de *Bufo a. arenarum* e *Hyla andina* que se distribuyeron en forma casi regular en todos los sitios analizados. La explicación más probable a la amplia distribución altitudinal de estas dos especies puede encontrarse en la capacidad demostrada para reproducirse en casi todos los tipos de ambientes acuáticos presentes en el Parque y la condición de especies altamente tolerantes a juzgar por su amplia distribución a escala regional (Cei, 1980).

Si bien los datos obtenidos en este estudio no permiten establecer en forma concluyente los factores que determinan la distribución de las especies a lo largo de la transecta analizada, un análisis de la evidencia obtenida podría sugerir alguna de las probables causas. La disponibilidad de ciertos tipos de ambientes acuáticos a lo largo de la transecta podría ser una limitante a la distribución de las especies que requieren necesariamente de estos ambientes para su reproducción (Duellman, 1988). Así, la existencia de lagunas sola-

mente en el sector más bajo del camino puede ser la causa principal de la distribución restringida de *Phyllomedusa boliviana* que se reprodujo exclusivamente en este tipo de ambientes. Sin embargo, una gran proporción de las especies presentes se mostró más generalistas en el uso de ambientes acuáticos, reproduciéndose indistintamente en cuerpos permanentes o temporarios; estos últimos estuvieron disponibles a lo largo de la mayor parte de la transecta. Por ello, la carencia de un hábitat reproductivo adecuado podría no ser el factor más significativo para la restricción en la distribución de especies como *Bufo paracnemis*, las especies de *Leptodactylus* del grupo cavícola (*L. elenae*, *L. fuscus*, *L. latinasus* y *L. gracilis*), *Physalaemus cuqui*, *Odontophrynus americanus*, *Melanophryniscus r. rubriventris* y *Scinax fuscovarius*. Si bien la disponibilidad de ambientes acuáticos lénticos en la porción alta de la transecta fue originada por disturbios antrópicos, ninguna de las especies de porciones más bajas de la transecta se mostró limitada al uso de ambientes sin disturbio, por lo que podría esperarse que pudieran haber ocupado estos ambientes alterados en las porciones altas de la transecta.

La afinidad extrema a un tipo particular de ambiente tampoco parece ser un factor limitante de la distribución. Ninguno de los registros de especies estuvo asociado a alguna especie vegetal en particular como las bromelias, que son utilizadas como ambiente exclusivo de reproducción por muchas ranas de las selvas tropicales (Duellman y Trueb, 1986).

La existencia de interacciones competitivas podría considerarse como la causa de la distribución restringida de *Leptodactylus gracilis* a la franja de los 1000 a los 1200 metros de altitud. Las cuatro especies cavícolas del género *Leptodactylus* presentes en el Parque tienen el mismo modo reproductivo con requerimientos de hábitat muy similares (Lavilla y Rougès, 1992) por lo que una competencia por el uso de los ambientes podría haber provocado la exclusión de *L. gracilis* de los sectores más bajos de la transecta. A diferencia de lo registrado para este sector de las Yungas, la especie ocupa normalmente ambientes de baja alti-

tud en todo el rango de su extensa distribución regional (Ceí, 1980). Sin embargo, estudios efectuados en otras comunidades de anuros han demostrado que aún en sitios con una riqueza mucho mayor de especies y una disponibilidad mucho menor de ambientes para la reproducción, las especies particionan efectivamente el recurso evitando la competencia interespecífica (Crump, 1974).

Sin desestimar la importancia del estudio de las relaciones ecológicas y de las restricciones ambientales en la interpretación de la distribución local de las especies, incorporar al análisis aspectos biogeográficos e históricos de la batracofauna de la región puede resultar esencial (Zimmerman y Simberloff, 1996). La comunidad de anuros del Parque Nacional Calilegua está conformada principalmente por especies ampliamente distribuidas en las porciones chaqueñas más bajas y aledañas a los ambientes de selva, exceptuando los probables ingresos andinos de *Telmatobius*, *Gastrotheca* e *Hyla andina* (Duellman, 1979; Duellman *et al.*, 1997). Por lo tanto, la distribución local de las especies podría estar condicionada por limitantes fisiológicas o comportamentales intrínsecas de las especies que históricamente han colonizado las Yungas, más que por el efecto de la competencia interespecífica o por la ausencia de ambientes adecuados para la reproducción.

**Implicancias del estudio de la distribución espacial en la conservación de las especies de anuros de las Yungas Andinas.** Probablemente, las especies con amplios rangos de distribución regional y que abarcan diferentes tipos de ambientes sean las menos sujetas a las alteraciones ambientales o antrópicas. Por ello, determinar la distribución local y reconocer el grado de especificidad a un ambiente de las distintas especies permitiría evaluar los riesgos de exposición a la declinación o desaparición de las poblaciones. Claros ejemplos para la región lo constituyen *Melanophryniscus r. rubriventris* y *Gastrotheca christiani*, dos especies endémicas de las Yungas Andinas (Lavilla *et al.*, 2000) que parecen estar restringidas a la porción más alta del sector estudiado y que presentan

requerimientos de hábitats bastante específicos. Por lo tanto, la protección de esta franja altitudinal de selvas (1000 a 2000 msnm) es vital para la conservación de los endemismos de la región. Aun así, dado que la mayor parte de los fenómenos de declinación masiva de poblaciones de anuros han sido reportados en regiones de montaña bajo protección en distintas partes del mundo (Richards *et al.* 1993; Pounds y Crump, 1994; Lips, 1998, 1999), sería de gran importancia implementar programas de monitoreo en estas poblaciones para establecer su estado actual de conservación (Vaira, en prensa).

Por otra parte, si la ocupación de los distintos ambientes de selvas de montaña por ciertas especies de anuros ocurriera a través de procesos de inmigración de individuos de las regiones bajas adyacentes, una degradación intensa de estos sectores podría reducir sensiblemente los fenómenos migratorios (Alford y Richards, 1999) y provocar la extinción local de numerosas poblaciones de anuros de las Yungas Andinas aún cuando esta estrecha franja altitudinal de selvas permaneciera protegida.

### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado como parte de un proyecto financiado por una beca de CONICET y formó parte también de proyectos Seed Grant de la DAPTF (E. O. Lavilla, Titular) y del Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta (Proyecto N° 633). Los permisos para la realización de los muestreos en el Parque Nacional Calilegua fueron otorgados por la Delegación Técnica de Parques Nacionales Regional Noroeste cuya cooperación se agradece. Mi agradecimiento expreso a G. Nicolossi, P. Giorgi, G. Soria, P. Perovic, G. and A. Barberis por su colaboración en las tareas de campo.

### LITERATURA CITADA

- ALFORD, R.A. & S.J. RICHARDS. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review in Ecology and Systematics* 30: 133-165.
- BIANCHI, A.R. 1981. Las precipitaciones en el Noroeste Argentino. INTA, EERA, Salta
- BROWN, A.D. & H.R. GRAU. 1993. La Naturaleza y el Hombre en las Selvas de Montaña. Colección Nuestros Ecosistemas. Proyecto GTZ-Desarrollo Agroforestal en Comunidades Rurales del Noroeste Argentino. Salta, Argentina.
- BROWN, A.D. & H.R. GRAU. 1995. Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. Proyecto de Desarrollo Agroforestal/LIEY, Tucumán, Argentina.
- BROWN, W.C. & A. C. ALCALÁ. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forests of Cuernos Negros, Philippine Islands. *Ecology* 42: 628-636.
- BURGOS, J.J. & A.L. VIDAL. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornewhite. *Meteoros* 1: 3-32
- CEI, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zool. Ital., N.S., Monogr.* 2: 1-609
- DINERSTEIN, E., D. M. OLSON, D. J. GRAHAM, A. L. WEBSTER, S. A. PRIMM, M. P. BOOKBINDER & G. LEDEC. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América latina y el Caribe. Fondo Mundial para la Naturaleza + Banco Mundial, Washington, D. C., 135 pp.
- DUELLMAN, W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. *En: W.E. DUELLMAN (ed.) The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal.* Museum of Natural History Monograph 7: 371-460.
- DUELLMAN, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American Tropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 79-104.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB. 1986. *Biology of Amphibians.* Mc. Graw Hill Book Co.: New York.

- DUELLMAN, W.E., I. DE LA RIVA & E.R. WILD. 1997. Frogs of the *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of andean group of *Hyla*. *Scientific Papers Museum of Natural History University of Kansas* 3: 1-14.
- FAUTH, J.E., B.I. CROTHER & J.B. SLOWINSKI. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness, and abundance of the Costa Rica leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 21: 178-185.
- HEINONEN, S. & A. BOSSO. 1994. Nuevos aportes para el conocimiento de la mastofauna del Parque Nacional Calilegua (Pcia. de Jujuy, Argentina). *Mastozoología Neotropical* 1: 51-60.
- LAURENT, R.F. 1980. Herpetofauna of the forest remnants of northwestern Argentina. *National Geographic Society Research. 1977 Reports*: 417-427
- LAVILLA, E.O. & M. ROUGÈS. 1992. Reproducción y Desarrollo de Anuros Argentinos. Asociación Herpetológica Argentina. Serie Divulgación, La Plata, Argentina
- LAVILLA, E.O., M. VAIRA, M.L. PONSSA & L. FERRARI. 2000. Batracofauna de las Yungas Andinas de Argentina: Una síntesis. *Cuad. herpetol.* 14: 5-26.
- LIPS, K.R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12: 106-117.
- LIPS K.R. 1999. Mass mortality of the anuran fauna at an upland site in Panamá. *Conservation Biology* 13: 117-125.
- LIZANA, M., M.J. CIUDAD & V. PÉREZ-MILLADO. 1988. Distribución altitudinal de la herpetofauna en el macizo central de la Sierra de Gredos. *Revista Española de Herpetología* 3: 55-67.
- OLSON, D., E. DINERSTEIN, P. HAEDO, S. WALTERS, C. LOUCKS, Y. KURA, K. KASSEM, A. WEBSTER & M. BOOKBINDER. 1998. Ecoregions of Latin America and the Caribbean (Mapa). Conservation Science program, WWF-US
- POUNDS, J.A. & M.L. CRUMP. 1994. Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8: 72-85.
- RICHARDS, S.J., K.R. MCDONALD & R.A. ALFORD. 1993. Declines in populations of Australia's endemic tropical rainforest frogs. *Pacific Conservation Biology* 1: 66-77.
- SCOTT Jr, N.J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- VAIRA, M. En prensa. Anurans of a subtropical montane forest in northwestern Argentina: ecological survey and a proposed list of species of conservation concern. *Biodiversity and Conservation*.
- ZIMMERMAN, B.L. & D. SIMBERLOFF. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *Journal of Biogeography* 23: 27-46.

Sitio	Ubicación (Fig. 1)	Tipo de Hábitat Principal	Altura (m.s.n.m)	Pendiente	Descripción
Piletón	a	borde de selva	600	plana	Piletón artificial de cemento rodeado de vegetación herbácea con predominio de <i>Equisetum</i> sp. y <i>Panicum</i> sp. Charcos temporarios y efimeros en los alrededores con vegetación herbácea baja o suelo desnudo. Estrato arbustivo y arbóreo escaso de altura media.
Aguas Negras	b	área abierta y borde de selva	600	leve a suave	Comprende un sector del cauce del A <sup>o</sup> Aguas Negras y las porciones de selva sobre las barrancas. Bosque de altura media, abierto, decidido por sequía con sotobosque leñoso y herbáceo. Presencia de lianas y de epífitas xerofíticas. Ambiente lótico permanente con grandes fluctuaciones de caudal. Sedimentos en suspensión en época de lluvias. Cauce de 5 a 10 m de ancho de canto rodado con sectores arenosos. Charcos temporarios y efimeros en los alrededores con vegetación herbácea baja, suelo desnudo o canto rodado. Sin cobertura arbórea
Laguna Escondida	c	área abierta y borde de selva	700	suave a moderada	Laguna permanente rodeada por bosque de altura media, abierto, decidido por sequía con sotobosque leñoso. Ambientes lóticos temporarios y efimeros en los alrededores con vegetación herbácea baja o suelo desnudo.
La Lagunita	d	interior de selva	750	suave a moderada	Laguna permanente rodeada por bosque de altura media, cerrado, decidido por sequía con sotobosque leñoso. Charcos temporarios y efimeros en los alrededores con vegetación herbácea baja o suelo desnudo.
Sendero a La Lagunita	e	interior de selva	750	suave a moderada	Sendero pedestre. Bosque de altura media, cerrado, decidido por sequía con sotobosque leñoso. Un charco temporario y pequeños charcos efimeros con vegetación herbácea baja y suelo desnudo.
Tres Cruces	f	borde e interior de selva	1100	moderada a abrupta	Comprende un sector del A <sup>o</sup> Tres Cruces. Ambiente lótico permanente con fluctuaciones de caudal. Sedimentos en suspensión en época de lluvias. Cauce sombreado de 2 a 4 m de ancho de piedras y sectores arenosos. Con cobertura arbórea. Charcos con vegetación herbácea baja en las banquetas del camino.
Mesada de las Colmenas	g	área abierta y borde de selva	1200	abrupta	Bosque de altura media, cerrado con sotobosque leñoso y herbáceo. Abundancia de lianas y epífitas. Charcos con vegetación herbácea baja o suelo desnudo en las banquetas del camino
Sendero a La Cascada	h	interior de selva	1200 a 1000	muy abrupta	Sendero pedestre. Bosque de altura media, cerrado con sotobosque leñoso y herbáceo. Abundancia de lianas y epífitas. Pequeños charcos efimeros.
Arroyo Negro	i	área abierta	1000	moderada a abrupta	Comprende un sector del A <sup>o</sup> Negro. Ambiente lótico permanente con fuertes fluctuaciones de caudal. Sedimentos en suspensión en época de lluvias. Cauce abierto de 4 a 10 m de ancho de piedras, canto rodado y sectores arenosos. Sin cobertura arbórea.
Aguada del Tigre	j	área abierta y borde de selva	1575	abrupta	Ambiente lótico permanente con fluctuaciones de caudal. Cristalino la mayor parte del año. Cauce encajonado semicubierto por vegetación arbórea y abundante cobertura herbácea en sus paredones de piedra. Charcos con vegetación herbácea baja y suelo desnudo en las banquetas del camino.
Sendero al Monoilto	k	borde de selva	1600	abrupta	Sendero pedestre. Bosque bajo y abierto. Sotobosque mixto. Abundantes epífitas y helechos. Abundantes troncos caídos en descomposición. Charcos temporarios y efimeros con vegetación herbácea baja.
Sendero Abra Colorada	l	interior de selva	1700	abrupta	Sendero pedestre. Bosque cerrado con estrato arbóreo muy epifitado. Estrato herbáceo con predominio de helechos. Abundantes troncos caídos en descomposición. Charcos temporarios y efimeros con vegetación herbácea baja o suelo desnudo. Gran cantidad de epífitas.
A <sup>o</sup> Los Cedros	m	interior de selva	1500	abrupta	Ambiente lótico permanente con fuertes fluctuaciones de caudal. Sedimentos en suspensión luego de lluvias fuertes. Cristalino gran parte del año. Cauce sombreado angosto y encajonado de 2 a 4 m de ancho de piedras, canto rodado y escasos sectores arenosos. Cobertura arbórea en casi toda su extensión

**Apéndice I.** Caracterización de los 13 sitios seleccionados para los muestreos de actividad reproductiva de los anuros del Parque Nacional Calilegua