

## APORTES PRELIMINARES SOBRE LA REPRODUCCIÓN EN UNA COMUNIDAD DE ANUROS CHAQUEÑOS EN ARGENTINA

MARÍA GABRIELA PEROTTI \*

In the present study the reproductive modes and some reproductive characteristics from an amphibian community of the chacoan region in Argentina were determined. There are four modes of reproduction recognized. Fifty percent of the species exhibit the most common reproductive mode (mode 1), while the rest of the species exhibit a variety of characteristics related to terrestrial life. The reproductive characteristics determined in 11 of 22 species are female size, egg size, number of mature eggs, and female weight. Species with terrestrial habits have fewer eggs than aquatic ones. Without consideration of reproductive mode, a negative correlation between clutch size and egg size is observed.

### Introducción

La organización de una comunidad está influenciada por las simultáneas interacciones de las especies que la forman (MacArthur, 1972; Pianka, 1982; Inger y Colwell, 1977) y las respuestas de éstas especies resultarán en estrategias adaptativas, que pueden tener que ver con la utilización de los recursos alimenticios, el espacio físico, la reproducción.

Referido específicamente a comunidades herpetológicas, según Crump (1982), hay un vacío en la integración de las estrategias de las historias de vida de los anfibios y la dinámica de la comunidad. Cada especie exhibe un juego particular de adaptaciones reproductivas en respuesta a su entorno, incluyendo la estructura y estabilidad de la comunidad a la cual pertenece. La interpretación de la naturaleza adaptativa de los factores reproductivos debería incluir un examen de la relación de éstos factores con aquellos que permiten la coexistencia de las especies dentro de las comunidades. Y, aunque las variables que operan la comunidad son importantes en moldear los patrones reproductivos, la variedad de tácticas reproductivas de las especies componentes afecta la estructura y estabilidad de la comunidad.

Respecto a estrategias adaptativas relacionadas a la reproducción, muchos estudios han demostrado que los mayores factores que influyen en los patrones reproductivos son las condiciones

climáticas locales y las relaciones entre la densidad de las especies y la disponibilidad y abundancia de los recursos (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970).

La comunidad de anuros que ocupa el presente estudio se distribuye en la región chaqueña, donde hay muy pocos registros de estudios realizados en anfibios. Estos se remiten a trabajos de índole general como listas faunísticas (Scott & Lovett, 1975; Vellard, 1948), listas faunísticas comentadas (Ceí, 1955; Gallardo, 1979; Lavilla y Scrocchi, 1991), estudios sistemáticos y zoogeográficos (Ceí, 1950, 1980, 1985; Gallardo, 1958, 1961, 1966) y breves descripciones de la biología de algunas especies (Ceí, 1949a, 1949b; Gallardo, 1963).

Salthe y Duellman (1973) sugieren tendencias generales respecto a relaciones de fecundidad y tamaño de acuerdo a los modos reproductivos en anuros. Dichas tendencias han sido discutidas por otros autores (Crump, 1974; Kuramoto, 1978; Kaplan, 1980).

La intención del presente trabajo es testear las hipótesis presentes en la literatura en una comunidad de anuros chaqueños y discutir los resultados con los hallados en otros estudios. Los resultados obtenidos representan elementos que contribuirán a un proyecto mayor enfocado a comprender, cómo las distintas especies que conforman la comunidad de anuros chaqueños ajustan sus modalidades reproductivas de manera de coexistir durante el período de actividad, particularmente

\* Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 Tucumán, Argentina.

trucción de nidos de espuma (en el caso de *L. chaquensis* observaciones accidentales parecen evidenciar cuidado parental durante el desarrollo de los renacuajos) y construcción de nidos de espuma en cuevas de barro (*L. bufonius*, *L. latinasus*, *L. elenae*, *L. mystacinus*).

#### Parámetros reproductivos cuantitativos.

##### 1. Relación tamaño-fecundidad.

En la Tabla 1 figuran los parámetros reproductivos cuantitativos obtenidos en 11 de las 22 especies encontradas, en las que se hallaron hembras grávidas.

Entre las especies analizadas en este estudio *Leptodactylus chaquensis* y *Phrynohyas venulosa* son las que presentan el mayor número de huevos, y corresponden a las dos especies de mayor tamaño (Tabla 1).

Se reconocen dos grandes grupos de acuerdo a sus modos reproductivos: (a) especies que depositan sus huevos directamente sobre el agua y (b) especies que depositan sus huevos fuera del agua, ya sea en una cueva de barro ó cuevas construídas con hojas sobre vegetación. En ambos grupos la

tendencia general observada es que a mayor tamaño corporal (LHC), mayor es la fecundidad (número de óvulos maduros) (Fig. 1).

En general se observa que las especies con hábitos más terrestres presentan un menor número de huevos respecto a las de hábitos acuáticos. Para testear esto se realizó un ANCOVA entre el número de huevos y el modo reproductivo usando como covariable el tamaño del animal (LHC), resultando una diferencia significativa entre ambas modalidades (ANCOVA  $F= 46.34$ ;  $g.l.= 1, 47$ ;  $P<0.00001$ ). Las medias ajustadas del número de huevos correspondieron a  $X= 7597.94$ ,  $N= 31$  para las especies que depositan los huevos en el agua, y  $X= 667.36$ ,  $N= 19$  para las especies que depositan los huevos en cuevas o nidos.

La misma tendencia se refleja en la relación entre el tamaño del animal y el peso de la gónada y el peso del individuo con el peso de la gónada (Figs. 2 y 3).

Se observa una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los óvulos (Fig.4, valor de correlación hallado:  $r=-0.64$ ,  $P<0.001$ ,  $N=43$ ). Las especies de hábitos terres-

Especies	Modo 1	Modo 8	Modo 18	Modo 21
<i>Dermatonatus muelleri</i>	X			
<i>Elachistocleis bicolor</i>	X			
<i>Bufo parcnemis</i>	X			
<i>B. granulatus major</i>	X			
<i>Ceratophrys cranwelli</i>	X			
<i>Lepidobatrachus llanensis</i>	X			
<i>L. laevis</i>	X			
<i>Physalaemus albonotatus</i>		X		
<i>P. biligonigerus</i>		X		
<i>Pleurodema tucumana</i>		X		
<i>Odontophrynus americanus</i>	X			
<i>Leptodactylus elenae</i>				X
<i>L. Chaquensis</i>		X		
<i>L. Bufonius</i>				X
<i>L. fuscus</i>				X
<i>L. mystacinus</i>				X
<i>L. latinasus latinasus</i>				X
<i>Scinax nasica</i>	X			
<i>S. fuscovaria</i>	X			
<i>Phrynohyas venulosa</i>	X			
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>			X	
<i>P. hypocondrialis azurea</i>			X	

Cuadro 1. Modos reproductivos que presentan las 22 especies de anuros encontradas en la localidad de J. V. González, Salta (correspondiente al distrito occidental chaqueño).

ESPECIES	N	x LHC	x #H	RANGO#HH	x PI	x dH	x PO	RANGOdH	FTO	(PO/PI)%
L. cha.	3	76.40	14649	7054-23544	44.46	0.61	9.29	0.44-0.72	116.21	20.89
L. mys.	1	63.60	1475	1475	33.90	0.78	2.95	0.68-0.85	18.16	8.70
L. ele.	1	45.30	424	424	8.27	0.95	1.06	0.83-1.00	8.89	12.81
L. lat.	5	33.80	481	248-798	3.53	0.62	0.41	0.50-0.79	8.87	11.61
B. gra.	7	54.20	7784	1901-13195	21.58	0.52	4.48	0.41-0.62	75.20	20.75
S. nas.	8	29.10	1584	390-624	2.35	0.49	1.03	0.39-0.62	26.88	43.82
S. fus.	1	33.00	6900	6900	3.79	0.46	1.38	0.39-0.54	95.14	36.41
P. hyp.	3	40.30	333	77-764	4.95	0.83	0.86	0.54-1.00	6.88	17.37
P. ven.	1	83.20	10985	10985	38.49	0.77	20.40	0.70-0.83	101.33	53.00
L. buf.	9	50.80	955	489-1350	15.18	0.84	1.82	0.67-0.97	15.81	11.98
P. bil.	11	38.15	9574	6412-12402	8.47	0.48	2.72	0.39-0.59	120.08	32.11

Tabla 1. Variables reproductivas correspondientes a las 11 especies en las que se encontraron hembras grávidas. xLHC= promedio del largo hocico-cloaca, x#H= promedio del número de huevos, xPI= promedio del peso del individuo, xPO= promedio del peso del ovario, xdH= promedio del diámetro de los huevos, FTO= factor de tamaño ovárico y (PO/PI)%= proporción de la puesta.

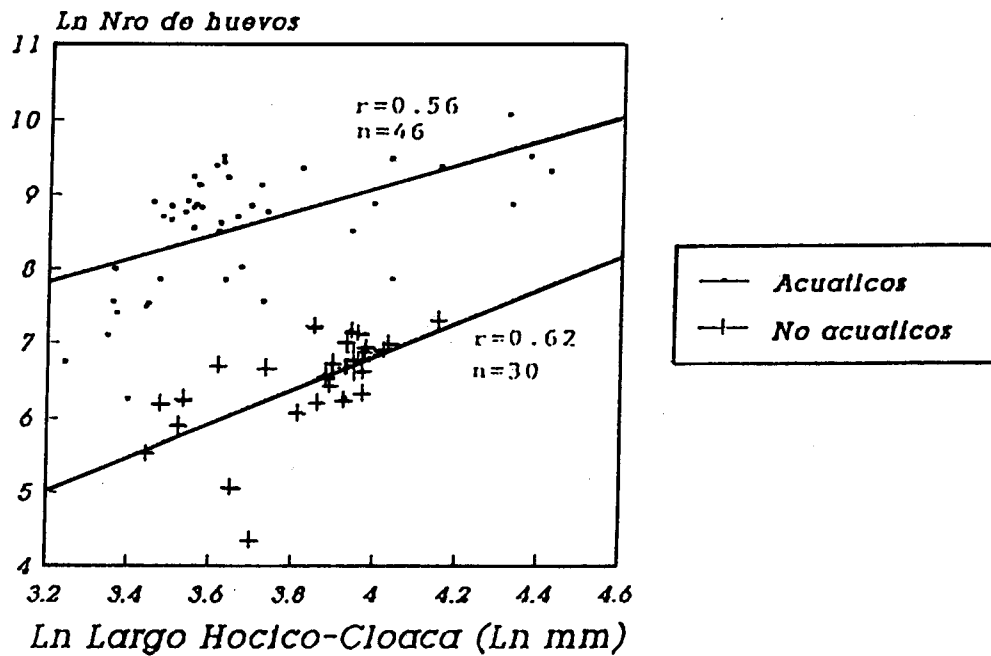


Figura 1. Relación tamaño-fecundidad en las 11 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (Acuáticos= depositan sus huevos directamente en el agua, No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

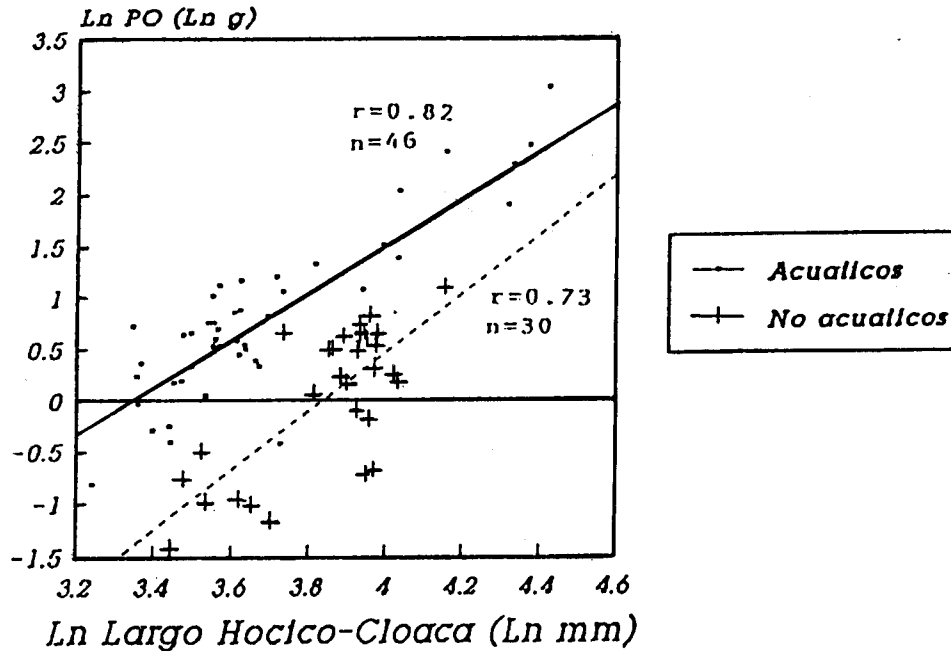


Figura 2. Relación tamaño del individuo-peso del ovario en las 11 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (Acuáticos= depositan sus huevos directamente en el agua, No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

tres como *Leptodactylus elenae*, *L.bufo*, *L.mystacinus*, presentan huevos mayores y en menor número. Particularmente, *Phyllomedusa hypocondrialis azurea* de hábitos arborícolas, es la especie que menos huevos presenta y estos están entre los de mayor tamaño.

## 2. Relación de la variable peso entre las variables reproductivas.

En el caso de las relaciones peso de la gónada y peso del individuo se hallaron altos valores de correlación positivos ( $r=0.81$ ,  $P<0.001$ ,  $N=45$  para las especies que depositan huevos en el agua;  $r=0.80$ ,  $P<0.001$ ,  $N=30$  para las especies que depositan los huevos en nidos fuera del agua;  $r=0.64$ ,  $P<0.001$ ,  $N=75$  para todas las especies en general). Estos resultados se corresponden con lo hallado en otros estudios (Salthe y Duellman, 1973; Crump, 1974; Kuramoto, 1978).

El peso de la puesta fue expresado como un porcentaje del peso total del individuo, para las 11 especies en que se hallaron hembras grávidas (Tabla 1, Fig. 5). El rango que se observa para las

especies que aquí se analizan está entre 8.70 y 53.0%, correspondiendo los menores valores a las especies de hábitos terrestres.

En general las especies más pequeñas presentan un peso de puesta relativamente grande respecto a su tamaño corporal comparado con las especies más grandes, ya sea expresando el tamaño corporal como el largo hocico-cloaca, ó el peso del individuo (Fig. 6 y 7).

## 3. Análisis multivariado de los parámetros reproductivos

En la matriz básica de datos para cada OTU se registraron 7 caracteres relacionados con la reproducción (4 son cualitativos y 3 cuantitativos) y uno filético (considerando categoría taxonómica a nivel familia). Correspondiendo la siguiente lista a los caracteres y su codificación:

1. Modo de reproducción: 1. modo 1; 2. modo 8; 3. modo 18; 4. modo 21.
2. Pigmentación de los óvulos: 1. pigmentados; 2. no pigmentados.

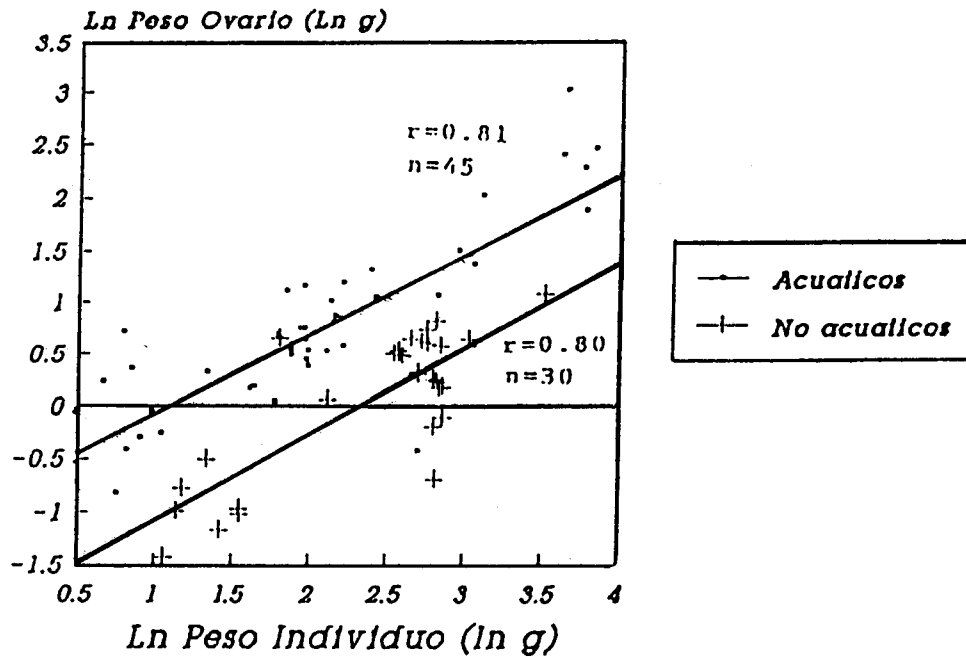


Figura 3. Relación peso del individuo-peso del ovario en las 11 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (Acuáticos= depositan sus huevos directamente en el agua, No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

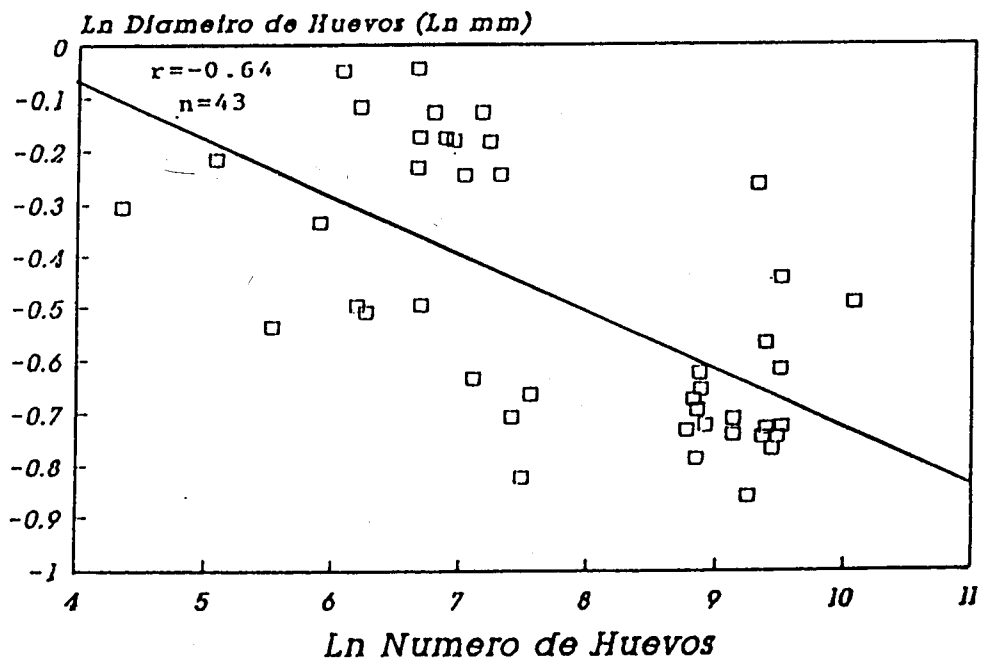


Figura 4. Relación entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los huevos sin considerar el modo reproductivo.

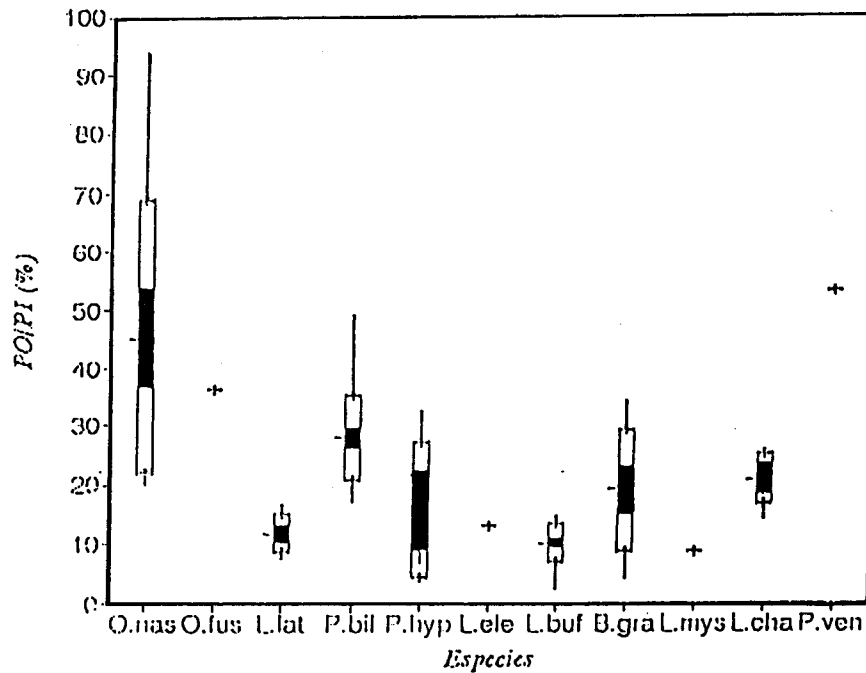


Figura 5. Proporción de la puesta (PO/PI(%)) para las 11 especies en las que se encontraron hembras grávidas. Línea vertical es la media, barras oscuras corresponden al error estandar, barras claras a desviación estandar y líneas verticales al rango.

3. Diámetro de los óvulos/LHC.
4. Factor de tamaño ovárico (FTO).
5. Fecundidad.
6. Dimorfismo sexual: 1. machos más grandes; 2. hembras más grandes; 3. machos y hembras iguales.
7. Peso de la puesta como porcentaje del peso total del individuo: 1. peso de la puesta pequeño relativo al peso del individuo; 2. peso de la puesta grande relativo al peso del individuo.
8. Familia a la que pertenecen las especies: 1. Leptodactylidae; 2. Hylidae; 3. Bufonidae.

De dicho análisis, el fenograma que se obtuvo (Fig. 8) separa dos grandes núcleos a un alto nivel de distancia (1.65), que corresponden, un grupo a *Scinax nasica*, *S.fuscovaria*, *Phrynohyas venulosa*, *Bufo granulosus*, *Physalaemus biligoniger* y *Leptodactylus chaquensis*, especies con hábitos reproductivos acuáticos. El otro grupo comprende a *Leptodactylus latinasus*, *L. elenae*, *L. bufonius*,

*L. mystacinus* y *Phyllomedusa hypocondrialis azurea*, especies con hábitos reproductivos con marcada tendencia a la terestrialidad.

El primer gran grupo separa en dos subgrupos reuniendo por un lado a *S. nasica* y *S. fuscovaria* y por el otro separadas *P. venulosa* y *B. granulosus*. Es interesante observar que estas cuatro especies presentan el modo reproductivo más primitivo (modo 1). El otro subgrupo lo componen *Physalaemus biligoniger* y *Leptodactylus chaquensis*, ambas pertenecen al modo reproductivo con huevos en el agua pero en un nido de espuma (modo 8).

El segundo gran grupo, separa al núcleo *Leptodactylus latinasus* y *L. elenae* con el menor coeficiente de distancia (0.16) respecto a las especies restantes (*Leptodactylus bufonius*, *L. mystacinus* y *Phyllomedusa hypocondrialis azurea*). Todas estas especies presentan comportamientos reproductivos más complejos, involucrando construcción de nidos y cuidado parental en algunos casos (modos reproductivos 18 y 21).

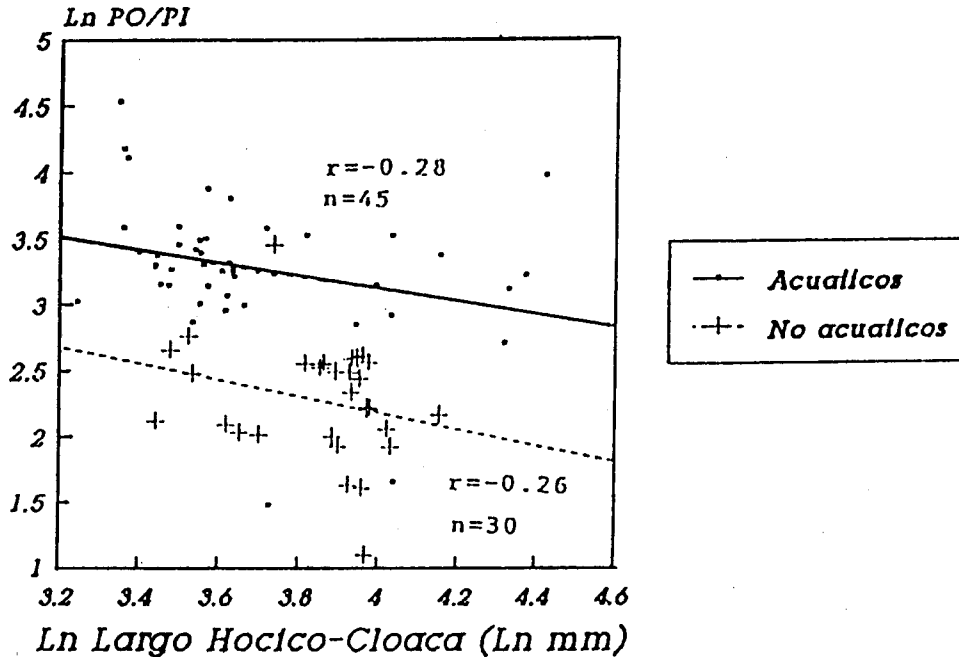


Figura 6. Relación entre el tamaño del individuo y el peso del ovario expresado como un porcentaje del peso total, en las 11 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (Acuáticos= depositan sus huevos directamente en el agua, No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

### Discusión y Conclusiones

Se observan cuatro modos diferentes de reproducción, y según Duellman y Trueb (1986), corresponden a los modos 1, 8, 18 y 21.

El 50% de las especies está representado en el modo más común (Modo 1), con hábitos netamente acuáticos. Mientras que el resto de las especies, representadas en los otros tres modos, presentan una gama de características que las relacionan más a la vida terrestre.

De acuerdo a estudios anteriores existe una relación positiva entre la fecundidad y el tamaño de la hembra (Salthe y Duellman, 1973; Crump, 1974). Esto se cumple para las especies estudiadas, donde las de mayor tamaño producen más cantidad de huevos, evidenciándose en mayor grado dentro de un mismo modo reproductivo. Las especies de hábitos más acuáticos presentaron mayor número de huevos y de menor tamaño, respecto a su talla, que las especies con hábitos más terrestres. El mismo resultado es hallado por Basso (1990) en una comunidad de anuros de

bosque subtropical.

Sin considerar el modo reproductivo, en general se observa una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y el tamaño de los óvulos (Duellman y Trueb, 1986). Dicha tendencia se observa en las especies aquí estudiadas.

El peso de la puesta como porcentaje del peso total, resultó en que las especies pequeñas presentaron un peso de puesta relativamente grande comparado con las especies más grandes. La misma tendencia ha sido observada en otros estudios (Crump, 1974; Kuramoto, 1978). Los mayores valores porcentuales hallados tienen que ver en general con un incremento en el peso de la puesta por un gran número de huevos, y no por presentar huevos de gran tamaño.

Salthe y Duellman (1973) sostienen que la selección natural favorecería a un incremento en el tamaño de los óvulos en especies de anuros pequeños y el incremento en el tamaño de puesta en las especies de gran tamaño.

Dichas variaciones en las especies analizadas en este estudio, están más bien reflejadas entre los

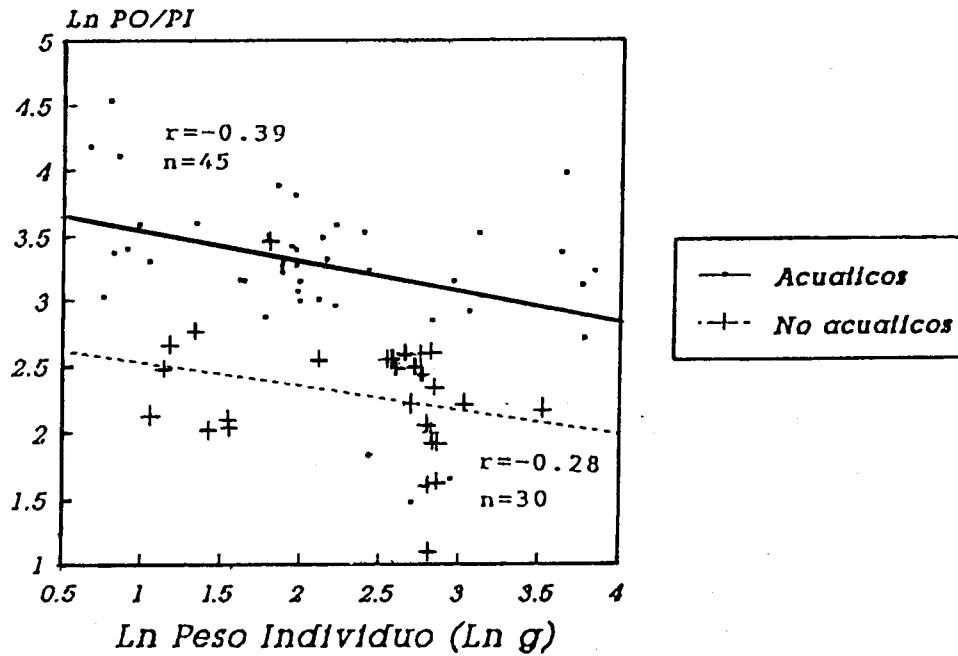


Figura 7. Relación entre el peso del individuo y el peso del ovario expresado como un porcentaje del peso total, en las 11 especies estudiadas teniendo en cuenta sus modos reproductivos (Acuáticos= depositan sus huevos directamente en el agua, No acuáticos= depositan los huevos en nidos o cuevas fuera del agua).

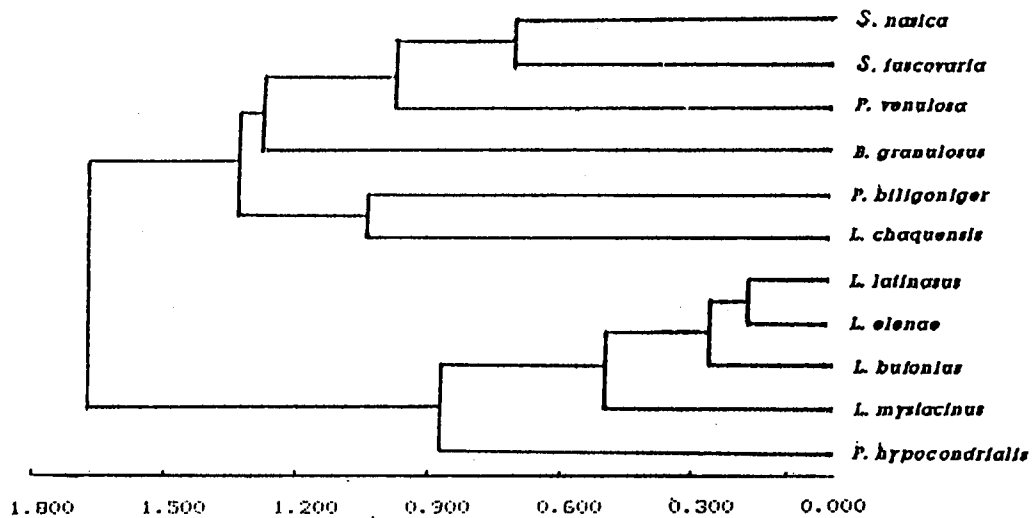


Figura 8. Fenograma que relaciona 11 de las especies estudiadas, a través de 7 variables reproductivas y una variable filética.



diferentes modos reproductivos, lo que involucra una serie de factores (predictibilidad del ambiente utilizado para reproducirse, comportamiento reproductivo, predación), y no solo el tamaño de los organismos. Según Wilbur (1977), la energía invertida en la reproducción es repartida entre el número y el tamaño de los propágulos, y es una función de los niveles de competencia, predación e inestabilidad del ambiente al cual los propágulos están adaptados.

Los dos grandes grupos obtenidos a través del análisis multivariado confirman la presencia de dos diferentes tendencias reproductivas. Una marcadamente acuática, y otra con una mayor independencia del agua. En esta última pueden apreciarse, un núcleo que involucra leptodactílicos del grupo *Fuscus* con tendencia hacia la terestrialidad, y otro núcleo en el que aparece *Phyllomedusa hypocondrialis azurea* de hábitos arborícolas.

Estos resultados permiten obtener una serie de elementos que en principio están mostrando algunas diferencias en las estrategias reproductivas de las especies de anuros chaqueños, permitiendo explicar como dichas especies coexisten durante el mismo período, en los mismos sitios.

La distribución de recursos, ya sea espaciales, y temporales en una época crítica como la de reproducción, permite encontrar la diversidad de especies que se observa en el Chaco Seco durante la estación lluviosa, de la misma manera que en otras regiones de Sudamérica, de acuerdo a lo observado por Cardoso *et al.* (1989) y Cardoso y Haddad (1992) en el sudeste de Brasil.

**Agradecimientos.** Deseo agradecer a L. A. Fitzgerald quien me enseñó a trabajar en el campo y creó mi interés en la herpetología. A mi director, Dr. R.F. Laurent y a la Sra. L. Fenaux quienes me estimulan permanentemente. Agradezco también a R.F. Laurent, A.J. Cardoso, M.L. Crump, M.T. de Mandri y F.B. Cruz quienes aportaron valiosos comentarios sobre el manuscrito.

### Referencias

- Basso, N. G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. *Cuad. Herp. Serie Monografías*, N°1, 70pp.
- Bucher, E. H. 1980. Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur*, 7(14):111-159.
- Bury, R. B. & P. S. Corn, 1987. Evaluation of pitfall trapping in northwestern forests: Trap arrays with drift fences. *J. Wildl. Manage*, 51(1):112-119.
- Cabrera, A. & A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. *Secretaría General de la O.E.A.*, Washington.
- Cardoso, A. J., G. V. Andrade & C. F. B. Haddad. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (anura) no sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 49(1):241-249.
- Cardoso, A. J. & C. F. V. Haddad. 1992. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. *Acta Zool. Lilloana*, 41:93-105.
- Campbell H. W. & S. P. Christman. 1982. Field techniques for Herpetofaunal Community Analysis. En N. J. Scott, Jr., editor. *Herpetological communities* Wild. Res. Rep. 13 Pp. 193-200.
- Cei, J. M. 1949a. El ciclo sexual y el predominio de la espermatogénesis anual continua en batracios chaqueños. *Acta Zool. Lilloana*, 7:527-544.
- Cei, J. M. 1949b. Costumbres nupciales y reproducción de un batracio característico chaqueño (*Leptodactylus bufonius*, Boulenger). *Acta Zool. Lilloana*, 7:467-488.
- Cei, J. M. 1950. *Leptodactylus chaquensis* n. sp. y el valor sistemático de la especie Linneana *Leptodactylus ocellatus* en la Argentina. *Acta Zool. Lilloana*, 9:395-423.
- Cei, J. M. 1955. Chacoan batrachians in Central Argentina. *Copeia*, (4):291-293.
- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monit. Zool. Italiano N. S. Monogr.*, 2:1-609.
- Cei, J. M. 1985. Un nuevo y peculiar *Odontophrynus* de la Sierra de Guasayán, Santiago del Estero, Argentina. (Anura:Leptodactylidae). *Cuad. Herp.*, 1(5):1-13.
- Cei, J. M. 1987. Additional notes to "Amphibians of Argentina": an update, 1980-1986. *Monitore Zool. Ital.* (n. s.), 21:209-272.
- Crump, M. L., 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 61:1-68.
- Crump, M. L. 1982. Amphibian reproductive Ecology on the Community Level. En N.J. Scott, Jr. (ed). *Herpetological Communities*, Wildl. Res. Rep., 13:21-36.
- Duellman, W. E. & M. L. Crump. 1974. Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group in the upper Amazon Basin, *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 23:1-40.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. Biology of the Amphibians. *Mc Graw Hill Book Co.*, 670 pp.
- Gallardo, J. M., 1958. Observaciones sobre el com-

- portamiento de algunos anfibios argentinos, *Ciencia e Investigación*, 14(7):291-302.
- Gallardo J. M. 1961. On species of Pseudidae. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 125:108-134.
- Gallardo J. M. 1963. Observaciones biológicas sobre *Odontophrynus americanus* (Dumeril et Bibron), *Ciencia e Investigación*, 19(6):177-186.
- Gallardo J. M., 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *Physis*, 26(71):67-81.
- Gallardo J. M. 1979. Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. En W. E. Duellman ed. *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. Mus. Univ. Kansas, Monograph* 7:229-307.
- Inger, R. F. & R. K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Monogr.*, 47:229-253.
- Kaplan, R. H. 1980. The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). *Evolution*, 34:51-64.
- Kuramoto, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution*, 32:287-296.
- Lavilla E. O. & G. J. Scrocchi. 1991. Aportes a la herpetología del Chaco Argentino I. Lista comentada de los taxa colectados por la expedición *Preherp* 1985. *Acta Zool. Lilloana*, 40 (1):21-32.
- Macarthur, R. H. 1972. Geographical ecology. *Harper & Row*. New York, 269 pp.
- Macarthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. Theory of island biogeography. *Princeton University Press. Princeton*. New Jersey, 203 pp.
- Morello, J. & C. A. Saravia Toledo. 1959. El bosque chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Rev. Agronómica del Noroeste Argentino*, 3:5-81.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. *Am. Nat.*, 104:592-597.
- Pianka, E. R. 1982. Ecología evolutiva. *Ed. Omega*, 365 pp.
- Salthe, S. N. & W. E. Duellman. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. Pages 229-249 en J. L. Vial., Ed. *Evolutionary biology of the anurans. Univ. of Miss. Press.*, Columbia.
- Scott, J. N. & J. W. Lovett. 1975. A collection of reptiles and amphibians from the Chaco of Paraguay. *Univ. Conn. Oc. Pap. Biol. Sci. Ser.*, 2(16):257-266.
- Sokal R. R. & F. J. Rohlf. 1979. *Biometría. Ed. Blume*, Madrid, Pp. 832.
- Vellard, J. 1948. Batracios del Chaco Argentino. *Acta Zool. Lilloana*, 5:137-174.
- Wilbur, H. M. 1977. Propagule size, number, and dispersion pattern in *Ambystoma* and *Asclepias*. *Am. Nat.*, 111:43-68.