
VARIACIÓN DE LA COLORACIÓN EN POBLACIONES ARGENTINAS DE *MELANOPHRYNISCUS RUBRIVENTRIS* (VELLARD, 1947)

MARCOS VAIRA

CONICET. Museo de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2, (4400) Salta, Argentina.
m.vaira@argentina.com

R E S U M E N. — Tanto los patrones como el tono de la coloración dorsal y ventral han sido caracteres comúnmente utilizados para el reconocimiento y diferenciación de numerosas especies y subespecies del género de Bufonidae *Melanophryniscus*. Sin embargo, raramente se han presentado análisis detallados y sistematizados que indiquen la ausencia o la baja frecuencia de polimorfismos en estos caracteres para asegurar que son realmente diagnósticos. Mediante una metodología sistematizada se estableció la validez diagnóstica de estos caracteres para las poblaciones argentinas de *Melanophryniscus rubriventris*. La información obtenida en este trabajo, sugiere la existencia de poblaciones con variaciones morfológicas distintivas aunque no exclusivas y se propone que las actuales subespecies sean sinonimizadas. Dada la importante variabilidad registrada en los patrones de coloración de ejemplares conservados y de la intensidad de la coloración *in vivo* en todo el rango de distribución de *Melanophryniscus rubriventris*, así como la multiplicidad de fuentes de variabilidad que estos caracteres pueden expresar, se sugiere que el uso de la coloración como carácter diagnóstico único para la delimitación de especies sea utilizado con cierta precaución o empleando una metodología de muestreo rigurosa que contemple la edad, el sexo y la mayor cantidad posible de poblaciones en todo el rango de distribución del grupo a investigar.

Palabras clave: Caracteres, Coloración, Polimorfismo, *Melanophryniscus*, Argentina.

A B S T R A C T. — Both, patterns and hue of dorsal and ventral coloration were commonly utilized in species and subspecies recognition in the genus of Bufonidae *Melanophryniscus*. However, no detailed and systematized analysis were presented to determine if such characters are truly fixed. I determine the validity of these attributes as truly diagnostic characters in different populations of *Melanophryniscus rubriventris* of Argentina. The evidence obtained suggest the existence of sets of populations which differ only in trait frequencies and I propose the synonymy of the actual subspecies. I suggest that, because of relatively large intrapopulation variability of patterns and hues, coloration may be a character inadequate for making clear delimitations between putative species. Also, I suggests that age and sex of the individuals and a geographically comprehensive sample of populations should be considered when coloration were applied to species delimitation in the genus *Melanophryniscus*.

Key words: Characters, Coloration, Polimorphism, *Melanophryniscus*, Argentina.

INTRODUCCIÓN

El sapito de panza roja, *Melanophryniscus rubriventris* (Vellard, 1947) fue descrito a partir de ejemplares provenientes de la «región cordillerana de Salta cerca de San Andrés en el Departamento de Orán entre los 1800 a 2000 metros de altura». Laurent (1973) analiza la variación geográfica de 5 poblaciones de la especie y si bien reporta una amplia variación intrapoblacional en la

«región cordillerana de Salta cerca de San Andrés en el Departamento de Orán entre los 1800 a 2000 metros de altura». Laurent (1973) analiza la variación geográfica de 5 poblaciones de la especie y si bien reporta una amplia variación intrapoblacional en la

coloración de los ejemplares, distingue entre cinco estados discretos de variación de la coloración dorsal y tres de la coloración ventral. Sobre esta base, analiza las diferencias en los patrones de coloración de las distintas poblaciones y concluye que estas pueden ser separadas en tres subespecies de distribución alopátrica.

Más allá del concepto de especie al que se adhiera, un criterio operativo comúnmente utilizado para el reconocimiento de especies es la búsqueda de caracteres diagnósticos, es decir, invariables intraespecíficamente o no superpuestos entre las poblaciones o supuestas especies consideradas (Wiens, 1999). Sobre la base del análisis efectuado por Laurent (op. cit.), la coloración aparece —*a priori*— como un buen carácter diagnóstico para separar las poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris* y eventualmente permitiría designar las actuales subespecies como especies válidas. Sin embargo, si los estados de este carácter se presentaran como rasgos polimórficos que sólo difieren en la frecuencia de ocurrencia en las poblaciones, sería probable detectar individuos idénticos en las distintas poblaciones y por lo tanto no podrían reconocerse especies diferentes. Distinguir entre rasgos polimórficos o estados de carácter estables permitiría agrupar las poblaciones que difieren sólo por la frecuencia de ocurrencia de un rasgo en una única especie y las poblaciones que presenten al menos un estado del carácter constante o no superpuesto con el de otras poblaciones como especies diferentes. Esta metodología para la delimitación de especies, propuesta por Davis y Nixon (1992), presenta algunas probabilidades de error como la sobreestimación del número de especies al considerar un rasgo polimórfico como un carácter estable si la cantidad de individuos utilizados en los análisis es escasa. Idealmente, para garantizar que un rasgo es completamente estable en una población (presente en el 100% de los individuos) se debería analizar la totalidad de los ejemplares de una población para poder concluir que ninguno

presenta el rasgo alternativo. Dado que este procedimiento es claramente inaplicable en la mayoría de los análisis efectuados para el reconocimiento de especies, Wiens y Servedio (2000) han propuesto una metodología más conservativa considerando que los rasgos polimórficos con una frecuencia de ocurrencia muy baja (pero no necesariamente igual a 0) pueden igualmente ser considerados caracteres diagnósticos que permitan distinguir a esa población (o supuesta especie) de todas las otras poblaciones (o supuestas especies).

Tanto los patrones como el tono de la coloración dorsal y ventral han sido caracteres utilizados para el reconocimiento y diferenciación de especies y subespecies del género *Melanophryniscus* (Cei, 1980; Céspedes y Álvarez, 1999). Sin embargo, raramente se han presentado en las descripciones análisis detallados y sistematizados que indiquen la ausencia o la muy baja frecuencia de polimorfismos para asegurar que estos caracteres fueran realmente diagnósticos.

Durante una serie de campañas realizadas entre los años 1996 a 2000, se detectaron cinco poblaciones nuevas de *Melanophryniscus rubriventris* para Argentina y se recolectaron nuevos ejemplares provenientes de tres poblaciones ya analizadas por Laurent (op. cit.). La coloración en vida de los ejemplares de tres poblaciones mostró una importante variación de la coloración dorsal rojo-anaranjada. En vista de esta diferencia de coloración observada, la cual no ha sido destacada en ningún estudio previo, se efectuó un análisis para expresar cuantitativamente estas diferencias ya que éstas podrían traducirse en variantes poblacionales de interés que permitan el reconocimiento de especies válidas.

En este trabajo, se propone mediante una metodología sistematizada establecer la validez de los patrones y el tono de la coloración dorsal y ventral como caracteres diagnósticos entre las diferentes poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris* y discutir el uso de la coloración

como criterio exclusivo para delimitar especies en el género *Melanophryniscus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Procedencia de las muestras y distribución geográfica de las subespecies. — Para la realización de este estudio se analizaron 167 individuos de 8 poblaciones de la especie todas dentro del área de distribución considerada por Laurent (1973) (Fig.1). Las poblaciones de Los Toldos, Canto del Monte, Cedral de Baritú, Quebrada La Gateada y Sidras, provenientes del extremo norte de la distribución de la especie corresponderían al área de distribución de la subespecie *M. rubriventris toldosensis*, descrita a partir ejemplares de la localidad de Los Toldos (extremo noreste de la Provincia de Salta). La población de Abra Colorada proviene de la porción central y correspondería al área de distribución de la subespecie nominal *M. rubriventris*

rubriventris, descrita a partir de ejemplares de la población de San Andrés (Salta) y de una población proveniente de las Serranías de Calilegua (Jujuy) que fue considerada por Laurent (op. cit.) como perteneciente a la serie típica. Por último, las poblaciones provenientes de Tiraxi y Tres Manantiales corresponden al extremo sur de la distribución de la especie y serían coincidentes con el área de distribución de la subespecie *M. rubriventris subconcolor*, descrita a partir de ejemplares colectados en las localidades de El Duraznito y Capillas (Jujuy) y Abra de la Sierra (Salta) (Fig. 1).

Todos los especímenes examinados son adultos y se encuentran depositados en la colección herpetológica del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta (Apéndice I). Se incluyen en los análisis de los patrones de coloración los datos de variación reportados por Laurent (op. cit.) en cuatro poblaciones tipo analizadas en su estudio (Tabla 1).

	Estados de variación							
	patrón dorsal					patrón ventral		
	1	2	3	4	5	1	2	3
								
<u>Los Toldos</u> (22)	0	0	0	0	1	1	0	0
Los Toldos (10)	0	0	1	0	0	0.90	0	0.10
Canto del Monte (31)	0	0.68	0.32	0	0	1	0	0
Cedral de Baritú (11)	0.09	0.64	0.27	0	0	1	0	0
La Gateada (16)	0.31	0.38	0.31	0	0	1	0	0
Sidras (19)	0.21	0.42	0.37	0	0	1	0	0
<u>Calilegua</u> (277)	0.03	0.39	0.58	0	0	1	0	0
Abra Colorada (35)	0.20	0.40	0.40	0	0	0.80	0	0.20
<u>El Duraznito</u> (99)	0	0	0.10	0.40	0.50	0.14	0.08	0.78
<u>Capillas</u> (16)	0	0	0.12	0.19	0.69	0.13	0.44	0.44
Tiraxi (25)	0	0	0.08	0.63	0.29	0.13	0.08	0.79
Tres Manantiales (20)	0	0	0.05	0.60	0.35	0.20	0.50	0.30

Tabla 1. Frecuencia de ocurrencia de los distintos estados de variación de los patrones de coloración dorsal y ventral en ejemplares conservados de 11 poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris*. Los datos para las localidades subrayadas fueron obtenidos de Laurent (1973). Ver texto para la descripción de cada estado de variación.

Patrones de coloración de ejemplares conservados.

— La descripción de las subespecies por Laurent (op. cit.) se basó -al parecer- en la comparación de la coloración *in vivo* de algunos ejemplares colectados por el mismo entre 1969 y 1971, con otros depositados en la colección de la Fundación Miguel Lillo desde 1960. Estos últimos, obviamente, debían presentar su coloración totalmente desvanecida. En consecuencia, las diagnósticos de las subespecies mencionan indistintamente coloraciones rojas, anaranjadas, amarillentas y negras en contraposición a coloraciones sombrías y claras (ver Laurent, op. cit.). Dada la dificultad para establecer claramente el patrón de coloración tipo de los ejemplares conservados de cada subespecie se uniformó las descripciones a partir de las ilustraciones que se incluyen en el trabajo de Laurent (op. cit.). La descripción de la variación de la coloración fue adaptada a coloraciones claras (referidas también como coloraciones rojas, anaranjadas o amarillentas en la descripción original) y oscuras (referidas como coloraciones negras, negruzcas, aceitunadas o grises). Observaciones personales más las indicadas por Céspedes y Alvarez (1999) y Prigioni y Langone (2000) en la descripción de nuevas especies de *Melanophryniscus* indican que las manchas rojas o anaranjadas de los ejemplares vivos se tornan blanquecinas o claras luego de su conservación en alcohol, mientras que las manchas negras permanecen oscuras en preservante. Así, los patrones de coloración de ejemplares conservados asignados por Laurent (op. cit.) a cada subespecie fueron redefinidos como: a) un patrón dorsal oscuro uniforme o con vestigios de manchas escapulares claras y coloración ventral oscura con manchas claras más o menos uniformes en *M. r. subconcolor* (patrones dorsales 4 y 5; ventrales 2 y 3 de la Tabla 1); b) un patrón dorsal con manchas claras y oscuras en distinto grado de predominancia, coloración ventral predominantemente clara con algunas manchas negras en *M. r. rubriven-*

tris (patrones dorsales y ventrales 1 al 3 de la Tabla 1) y c) un patrón de coloración dorsal sombría desprovisto de manchas o vestigios apenas más claros en la región escapular y coloración ventral predominantemente clara con algunas manchas negras para los ejemplares de *M. r. toldosensis* (patrón dorsal 5 y ventral 1 de la Tabla 1).

Para la comparación de los patrones de coloración entre las nuevas poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris* se utilizó como base la misma clasificación de los estados de variación propuesta por Laurent (op. cit.) a fin de confirmar la concordancia de los patrones de coloración con los descriptos originalmente. Para evitar posibles diferencias de apreciación, los estados de variación de la coloración de los ejemplares colectados para este estudio fueron registrados luego de seis meses de conservación en alcohol 70% cuando la coloración rojo-anaranjada se encontraba completamente desvanecida. Las comparaciones se realizaron tanto en el patrón dorsal como ventral de cada ejemplar y los estados de variación analizados fueron: A) *Patrón dorsal* (1) zonas claras netamente predominantes; (2) zonas claras y oscuras con extensiones similares; (3) zonas claras reducidas a cinco manchas: dos dorsolaterales, dos laterodorsales escapulares y una sobre el hocico; (4) coloración oscura casi uniforme, con vestigios de manchas escapulares claras; (5) coloración oscura uniforme sin vestigios de manchas claras. B) *Patrón ventral* (1) Coloración clara uniforme o con pocas manchas oscuras, generalmente en la línea media; (2) coloración oscura con manchas claras generalmente muy pequeñas, (3) coloración intermedia con un desarrollo similar de las zonas claras y oscuras. Un ejemplar representando cada estado de variación del patrón dorsal y ventral se indica en la Tabla 1.

Coloración *in vivo* de los ejemplares. — Las comparaciones de la coloración dorsal rojo-anaranjada de los ejem-

plares fue realizada utilizando un Atlas de Colores (Küpers, 1996). Sobre un total de 122 ejemplares (90 machos y 32 hembras) se registraron las variaciones de la coloración basándose en la comparación de la piel dorsal de cada ejemplar con una grilla de colores del campo del naranja de mezcla acromática con negro y conformada por la combinación de los colores negro, amarillo y magenta. Los valores de proporción de los tres colores mencionados se convirtieron a una escala ordinal utilizando el modelo HSB (Hue-Saturation-Bright) donde el color se define mediante tres componentes: tono, saturación y brillo. El tono hace referencia al tipo de color, como por ejemplo el rojo y se expresa con valores del 0 al 360. La saturación define la intensidad del color y se expresa en porcentaje del 0 al 100 y el brillo define la cantidad de blanco que se añade o elimina del color, expresado también en porcentaje del 0 al 100. En los tres componentes el intervalo mínimo entre valores es de 1. La conversión al sistema HSB fue realizada utilizando el Asistente de la Paleta de Colores del software para PC Corel Draw® versión 7.0. Los registros de coloración se efectuaron empleando una plantilla de cartón color gris con una perforación que sólo dejaba al descubierto una sola cuadrícula de la grilla por vez y tapaba los matices limítrofes para evitar la influencia de los colores circundantes. El ejemplar se colocaba sobre la plantilla y se movía la misma sobre la grilla hasta encontrar el matiz de color que más se ajustara a la coloración dorsal rojo-anaranjada del individuo. Todas las observaciones se efectuaron a campo, inmediatamente después de la captura del ejemplar y con luz natural del día.

Análisis estadísticos. — Para el análisis de las variaciones de la coloración de los ejemplares conservados y en vida se utilizó el test de Kruskal Wallis (comparaciones interpoblacionales) y el test U de Mann-Whitney para la comparación en-

tre sexos (Siegel, 1974). Dos Análisis de Correspondencia se utilizaron para establecer el grado de relación de cada una de las poblaciones con los patrones de coloración dorsal y ventral establecidos por Laurent (op. cit.). El análisis de datos y tests de significancia fueron realizados con el paquete estadístico JMP® Version 3.2.2 (SAS Institute Inc.).

RESULTADOS

Patrones de coloración en ejemplares conservados. — Tanto los patrones de coloración dorsal como ventral en ejemplares conservados mostraron diferencias interpoblacionales significativas (Patrón dorsal: $X^2_{\text{aprox.}} = 106,5$, g.l. = 7, $n = 167$, $P < 0,0001$; Patrón ventral: $X^2_{\text{aprox.}} = 79,3$, g.l. = 7, $n = 167$, $P < 0,0001$), pero no mostraron diferencias significativas al considerar variaciones entre los sexos en cada población (Tabla 2).

Los cinco patrones dorsales y tres ventrales descritos por Laurent (1973) pudieron ser corroborados en las ocho poblaciones analizadas (Tabla 1). El Análisis de Correspondencia aplicado a los patrones dorsales (Fig. 2a) separa por el segundo eje las localidades de Tiraxi, El Duraznito, Tres Manantiales, Capillas y Los Toldos en base a los estados 4 y 5 (coloración oscura) de las otras 6 localidades unidas por los estados 1 al 3 (coloración clara predominante). En tanto, el Análisis de los patrones ventrales de coloración (Fig. 2b) separa 3 grupos de localidades en relación con los 3 estados de coloración. Las poblaciones de Capillas y Tres Manantiales asociadas con coloraciones oscuras; las poblaciones de Tiraxi y El Duraznito con desarrollo similar de las manchas oscuras y claras; y las 8 poblaciones del norte y centro de la distribución con coloraciones predominantemente claras.

Considerando entonces la procedencia de todas las poblaciones conocidas de la especie, las de la porción sur de la distribución muestran un patrón de coloración

dorsal con absoluta predominancia de las áreas oscuras o negras y una coloración ventral predominantemente oscura o con desarrollo similar de colores oscuros y claros (Tabla 1). En cambio, las poblaciones de la porción central y norte de la distribución (a excepción del lote de 22 especímenes proveniente de Los Toldos), presentan patrones dorsales y ventrales con fuerte predominancia de las coloraciones claras (Tabla 1).

Análisis de la coloración *in vivo*. —

Las poblaciones de Tiraxi y Tres Manantiales mostraron una coloración dorsal predominantemente negra u oliva y el vientre más variable, siendo casi comple-

tamente negro y con la región femoral roja o combinando manchas negras y rojas en igual proporción. Las restantes seis poblaciones (Los Toldos, Canto del Monte, Cedral de Baritú, La Gateada, Sidras y Abra Colorada,) presentaron una coloración dorsal con manchas rojo-anaranjadas y negras o grisáceas con el vientre de color rojo intenso sin manchas o con pequeñas manchas negras en la porción abdominal. Estos resultados coinciden con las frecuencias registradas para los estados de variación de los patrones de coloración en ejemplares conservados (Tabla 1). Al igual que en los análisis de ejemplares conservados, no fue posible detectar poblaciones en el sec-

Población	Ejemplares conservados				Coloración en vida					
	Patrón		Patrón		Tono		Saturación		Brillo	
	dorsal		ventral		U	P	U	P	U	P
	U	P	U	P	(n)		(n)		(n)	
Los Toldos	12.0	0.99	9.0	0.52						
	(10)		(10)							
Canto del Monte	111.5	0.76	110	0.99	216.5	0.79	197.5	0.49	199.0	0.91
	(31)		(31)		(53)		(53)		(53)	
Cedral de Baritú	— *		— *		57.5	0.81	53.5	0.63	59.5	0.89
					(35)		(35)		(35)	
La Gateada	24.0	0.99	24.0	0.99						
	(16)		(16)							
Sidras	30.5	0.65	35.0	0.99						
	(19)		(19)							
Abra Colorada	100	0.39	119	0.99	132	0.68	122	0.45	129	0.60
	(35)		(35)		(34)		(34)		(34)	
Tiraxi	47	0.22	50	0.29						
	(25)		(25)							
Tres Manantiales	33.5	0.26	27.0	0.10						
	(20)		(20)							

Tabla 2. Resultados de las pruebas de Mann-Whitney para determinar dimorfismo sexual en los patrones de coloración dorsal y ventral de ejemplares conservados y del tono, saturación y brillo de la coloración dorsal rojo-anaranjada en poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris*.

(*) El número de hembras fue insuficiente para realizar la prueba estadística.

tor norte de la distribución con la coloración dorsal sombría u oscura que Laurent (op. cit.) asigna a la subespecie *M. r. toldosensis*. Si bien sus descripciones no hacen mención a la coloración dorsal *in vivo* de *M. r. toldosensis*, la indicación de «coloración sombría desprovista de manchas amarillentas», se puede interpretar como ausencia de manchas rojo-anaranjadas.

Variación de la coloración dorsal rojo-anaranjada. — Una notable variación de la intensidad de la coloración dorsal rojo-anaranjada fue detectada en los análisis efectuados en tres poblaciones distribuidas en la porción central y norte de la distribución de la especie. La coloración dorsal rojo-anaranjada varió significativamente entre las poblaciones de Abra Colorada, Canto del Monte y Cedral de Baritú para las tres variables analizadas: tono, saturación y brillo ($X^2_{\text{aprox.}} = 46,58$, $P < 0,0001$; $X^2_{\text{aprox.}} = 93,4$, $P < 0,0001$ y $X^2_{\text{aprox.}} = 97,10$, $P < 0,0001$ respectivamente, g.l. = 2, n = 122). Sin embargo, de la misma forma que los patrones de coloración en ejemplares conservados, las diferencias de color entre machos y hembras de cada población no fueron significativas (Tabla 2). En la población de Cedral de Baritú se registró la coloración roja más intensa y brillante (Fig. 3). En las poblaciones de Abra Colorada y Canto del Monte, en cambio, se observaron coloraciones rojo-anaranjadas más suaves y menos brillantes aunque las menos intensas fueron siempre registradas en la población de Canto del Monte (Fig. 3).

Sin embargo, en el análisis cuantitativo de las combinaciones de tono, saturación y brillo que componen cada gama de color, se pueden observar hasta 20 combinaciones diferentes (Fig. 4). La mayoría de ellas, si bien exclusivas de cada población, se encuentran intercaladas con las combinaciones pertenecientes a las de otras indicando una gradación de color de tonos más suaves a más intensos en todas las poblaciones. La coloración

en vida, aparece como un rasgo muy variable en las poblaciones con un mínimo de 4 combinaciones (4 variantes de color) en la población de Cedral de Baritú y un máximo de 11 variantes de color para la población de Canto del Monte (Fig. 4).

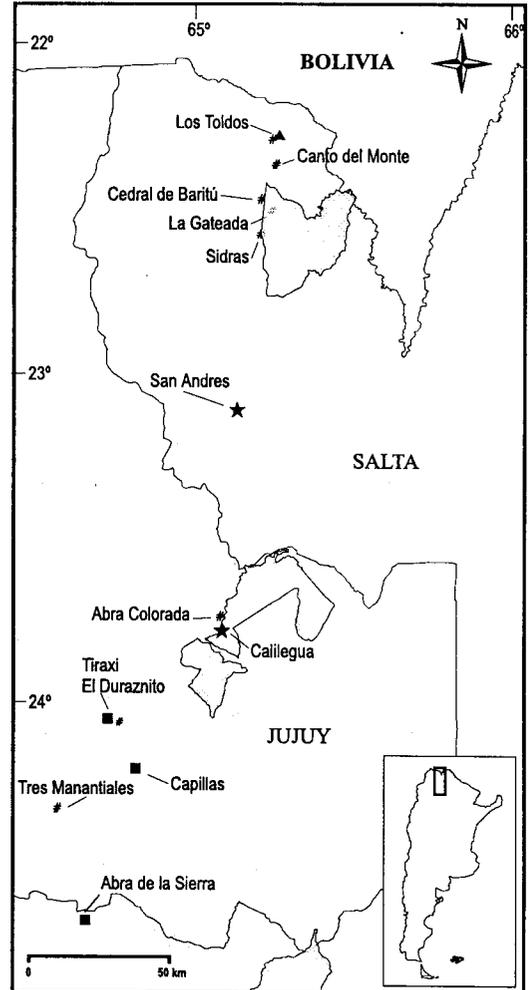


Figura 1. Procedencia geográfica de las poblaciones analizadas en este estudio (círculos negros) y de las utilizadas por Laurent (1973) para la descripción de las subespecies de *Melanophryniscus rubriventris*. Triángulo: Población tipo de *M. r. toldosensis*; Estrellas: Poblaciones tipo de *M. r. rubriventris* y Cuadrados: Poblaciones tipo de *M. r. subconcolor*. Las figuras en gris indican (de norte a sur) los Parques Nacionales Baritú, Calilegua y El Rey.

Validez de la coloración como carácter diagnóstico.

— Si bien, la práctica más usual en sistemática ha sido excluir los caracteres polimórficos para delimitar especies (Wiens y Servedio, 1997), recientemente se ha propuesto considerar como caracteres diagnósticos aquellos que posean frecuencias muy bajas del estado alternativo (Wiens y Servedio, 2000). Si bien estos autores indican que

no existiría una frecuencia de corte pre-establecida para considerar un carácter como polimórfico o constante, sugieren que si el rasgo menos frecuente de un carácter presenta frecuencias superiores al 0,05 no debería considerarse un carácter diagnóstico.

En una primera aproximación, podría establecerse que las manchas claras no vestigiales (rojo-anaranjadas en vida) del dorso y vientre de los ejemplares es un carácter válido para delimitar grupos de poblaciones (y eventualmente especies diferentes). Aplicando la metodología de análisis de agregación de poblaciones sugerida por Davis y Nixon (1992) surgen dos grupos de poblaciones (o dos especies). Un primer grupo de once poblaciones caracterizado por la presencia de manchas dorsales claras no vestigiales (Tabla 3). Un segundo grupo, conformado por la población de Los Toldos registrada por Laurent (op. cit.), caracterizado por la ausencia de este atributo en el 100% de los ejemplares (Tabla 3). La presencia de manchas blancas ventrales no vestigiales claramente no puede ser utilizado como un carácter diagnóstico ya que todas las poblaciones presentan el rasgo en frecuencias de ocurrencia desde el 13% al 100% (Tablas 1 y 3).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Laurent (1973) describe las subespecies de *M. rubriventris* basándose exclusivamente en las diferencias en los patrones de coloración dorsal y ventral de las poblaciones. Los ejemplares colectados en este estudio muestran concordancia general con los patrones descriptos, pero con importantes solapamientos en las frecuencias de ocurrencia de cada patrón y con algunas inconsistencias referidas a la relación entre procedencia y patrón de coloración asociado.

Sólo en tres de las ocho poblaciones analizadas en este estudio se encontró concordancia entre los patrones de coloración observados y la correspondencia

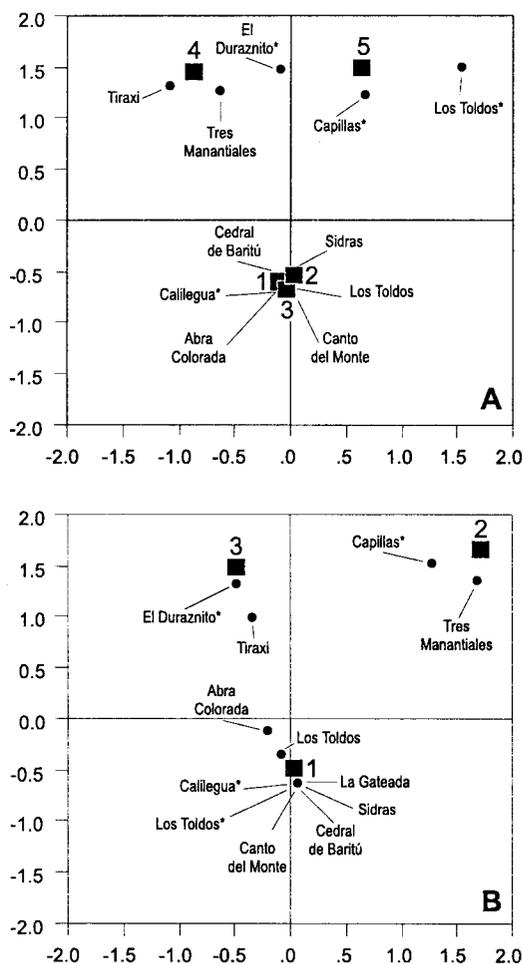


Figura 2. Análisis de correspondencia de los patrones dorsales (A) y ventrales (B) de coloración de poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris* con los estados de variación establecidos por Laurent (1973). La descripción de los estados (rectángulos numerados) se indican en la Tabla 1. Las poblaciones marcadas con un asterisco corresponden a las analizadas por Laurent (op. cit.).

con el área de distribución de cada subespecie. El patrón de coloración dorsal de la población de Abra Colorada se asocia principalmente a los estados de variación con presencia de coloraciones claras que Laurent (op. cit.) registra para las poblaciones de San Andrés y Calilegua y asigna a la subespecie *M. rubriventris rubriventris*. El patrón dorsal de las poblaciones de Tiraxi y Tres Manantiales se asocia a los estados de variación con predominio de coloraciones oscuras, al igual que las poblaciones cercanas de Capillas y El Duraznito, consideradas poblaciones tipo de *M. r. subconcolor*. En cambio, ninguna de las poblaciones provenientes del extremo norte de la distribución de la especie (Los Toldos, Canto del Monte, Cedral de Baritú, La Gateada y Sidras) se asocia con el patrón dorsal oscuro (Estado de variación 5) que Laurent (op. cit.) adjudica a la subespecie *M. r. toldosensis*. El patrón de coloración ventral muestra mayor concordancia con la diagnosis de Laurent (op. cit.). Las poblaciones de Tiraxi y Tres Manantiales se asocian junto a las poblaciones tipo de *M. r. subconcolor* (Capillas y El Duraznito) a los estados de variación que se corresponden a patrones con una buena representación de la coloración oscura. Las restantes poblaciones se asocian al patrón 1 (predominancia de manchas claras) asignado a las subespecies *M. r. rubriventris* y *M. r. toldosensis*.

Por lo tanto, la principal diferencia entre las poblaciones analizadas en este estudio y las poblaciones tipo se observa en las que por su procedencia geográfica deberían asignarse a la subespecie *M. r. toldosensis*. El patrón de coloración dorsal con manchas rojo-anaranjadas y negras que se observó en ejemplares vivos asignables a esta subespecie también se contraponen con lo reportado por Laurent (op. cit.). Los únicos ejemplares con un patrón de coloración dorsal predominantemente negra provendrían exclusivamente de las áreas de distribución de la subespecie *M. r. subconcolor*.

Para el caso particular de la población

de Los Toldos, las notables diferencias observadas entre los patrones de coloración de las muestras analizadas por Laurent (op. cit.) y las analizadas en este estudio resultan difícil de explicar. Aún cuando no se poseen datos muy precisos

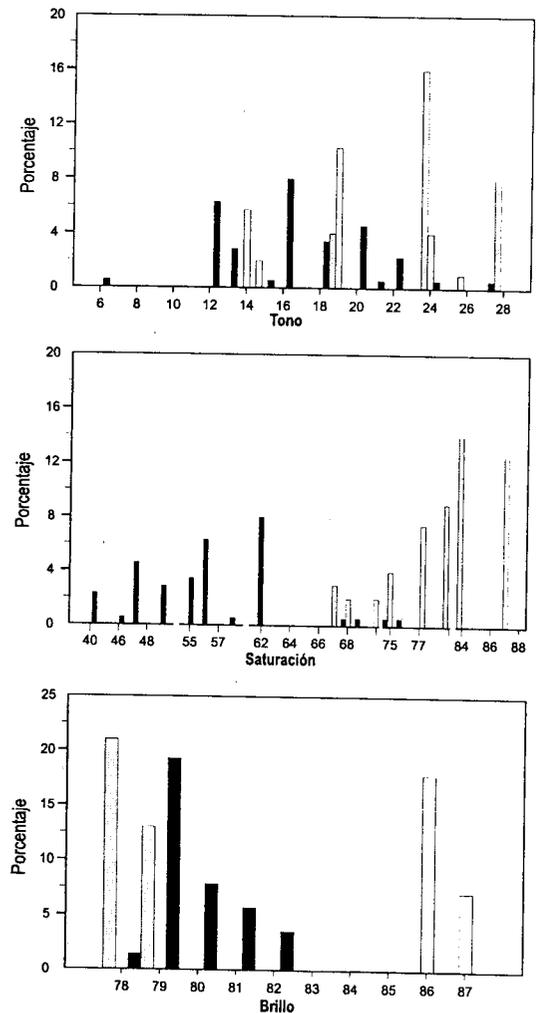


Figura 3. Porcentajes de ocurrencia de los valores de Tono, Saturación y Brillo de la coloración dorsal rojo-anaranjada registrados en tres poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris*. Barras blancas: Cedral de Baritú; barras negras: Canto del Monte; barras grises: Abra Colorada. Los incrementos en la escala de los componentes del color indican aumento en su condición (valores de Tono más altos indican coloración más roja; valores de Saturación y Brillo mayores indican coloraciones más saturadas y más brillantes).

sobre la procedencia exacta del lote de ejemplares utilizado por Laurent (op. cit.) para la descripción de esta subespecie, los nuevos muestreos efectuados para este estudio incluyeron ejemplares provenientes del Arroyo Huaico Chico en la misma localidad de Los Toldos (Salta) lo que hace suponer con cierto grado de certeza que los ejemplares de ambas muestras provendrían de la misma población. Una posible interpretación es que el número de ejemplares utilizados para la descripción de *M. r. toldosensis* hubieran sido escasos para detectar el polimorfismo en la población. Si aplicamos la metodología propuesta por Wiens y Servedio (2000) considerando una probabilidad del 5% de fallar en la detección del rasgo si estuviera presente en una frecuencia de 0,08 (obtenida al promediar las frecuencias de ocurrencia del estado menos frecuente del carácter en las poblaciones El Duraznito, Capillas, Tiraxi y Tres Manantiales) surge que deberían analizarse como mínimo 36 individuos de la población en busca de la presencia de manchas dorsales claras no vestigiales. En ambos casos las muestras no alcan-

zan ese número y podría esperarse que por simple azar ninguna de las dos muestras represente la distribución real del carácter. De todas maneras, la mayoría de las muestras obtenidas de las otras poblaciones son bajas y sin embargo, los polimorfismos son evidentes en todos los casos.

Con las evidencias aportadas en este estudio, el arreglo taxonómico actual del grupo *Melanophryniscus rubriventris* requiere un profundo replanteo. Ni el arreglo subespecífico ni la posibilidad de separar grupos de poblaciones en especies válidas parece justificarse consistentemente. Considerando la frecuencia de corte para identificar un carácter polimórfico propuesta por Wiens y Servedio (2000) no podría utilizarse la coloración como un carácter diagnóstico para separar las poblaciones conocidas de *M. rubriventris* en especies válidas. Sólo la población de Los Toldos analizada por Laurent (op. cit.) podría, con cierta confianza, ser separada como especie válida por la presencia de un estado del carácter exclusivo (ausencia de manchas claras no vestigiales). Sin embargo, dado que el

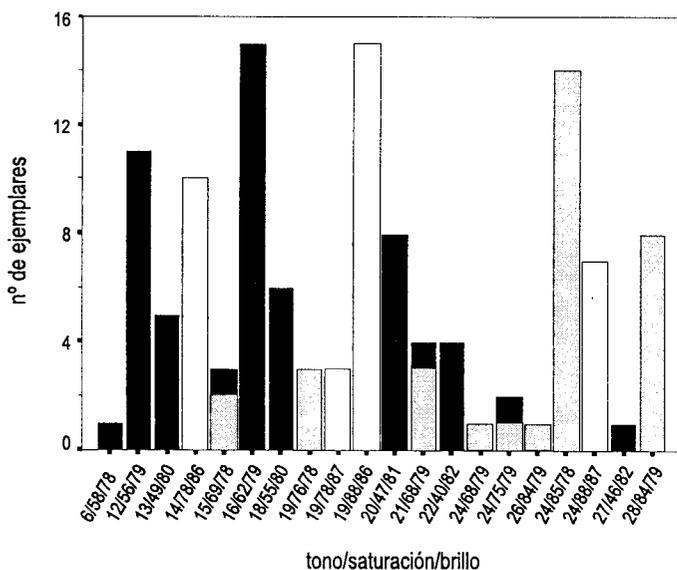


Figura 4. Número de ejemplares en cada población de *Melanophryniscus rubriventris* que presentan las veinte combinaciones de Tono/Saturación/Brillo registradas en la muestra total de ejemplares (n=122). Barras blancas: Cedral de Baritú; barras negras: Canto del Monte; barras grises: Abra Colorada.

patrón dorsal oscuro atribuido a la subespecie *M. r. toldosensis* no pudo ser corroborado, la validez o al menos la persistencia de este taxón estaría fuertemente cuestionado. Se propone, por lo tanto, que las subespecies actualmente reconocidas sean sinonimizadas.

Por lo tanto, con la información disponible hasta este momento sólo queda demostrada la existencia de poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris* con variaciones morfológicas distintivas pero no exclusivas. Así, es posible reconocer dos grupos de poblaciones para la especie. Un grupo en el sector sur de la distribución que estaría caracterizado por una mayor frecuencia de patrones de coloración dorsal negro a negro-oliváceo con vestigios de manchas rojo-anaranjadas o sin ellas y un patrón de coloración ventral con igual proporción de manchas

rojo-anaranjadas y negras o con mayor predominancia de manchas negras. El otro grupo —ubicado en el sector central y norte de la distribución— se correspondería con la descripción general de los patrones de coloración dorsal y ventral del ejemplar tipo de la especie (Vellard, 1947).

Por otra parte, el análisis detallado de las coloraciones dorsales *in vivo* estableció diferencias intrapoblacionales que no habían sido reportadas hasta hoy. Esto permitiría sumar un nuevo carácter posiblemente diagnóstico para el género que ya ha sido utilizado en la descripción y diferenciación de otras especies y subespecies del género (Céspedes y Alvarez, 1999). Sin embargo, la invariabilidad de este carácter no ha sido suficientemente investigada en ningún caso.

Numerosos estudios en anfibios de-

Poblaciones	Atributo ^a	
	Manchas blancas dorsales no vestigiales	Manchas blancas ventrales no vestigiales
Grupo 1		
Los Toldos	1	1
Canto del Monte	1	1
Cedral de Baritú	1	1
La Gateada	1	1
Sidras	1	1
Calilegua*	1	1
Abra Colorada	1	1
El Duraznito*	±	±
Capillas*	±	±
Tiraxi	±	±
Tres Manantiales	±	±
Grupo 2		
Los Toldos*	0	1

Tabla 3. Agrupamiento de las poblaciones de *Melanophryniscus rubriventris* en base a la condición de los atributos coloración dorsal y ventral con manchas blancas no vestigiales. La metodología sigue a Davis y Nixon (1992). Los datos para las poblaciones indicadas con un asterisco son adaptados de Laurent (1973).

^a. 0= Ausente; 1= presente; ± presente pero no constante

muestran que las diferencias de coloración entre ejemplares de una misma población pueden tener su origen en aspectos relacionados con el desarrollo, el sexo, ecología y factores fisiológicos o ambientales (ver revisión en Frost *et al.*, 1994). Variaciones de patrones de color atribuidas al dimorfismo sexual han sido registradas en otras especies de anuros con coloraciones aposemáticas como *Atelopus limosus* (Ibañez *et al.*, 1995). McDiarmid (1971) postula que la selección de pareja en especies aposemáticas puede depender principalmente de señales visuales y no de la atracción por el canto. Sin embargo, la ausencia de diferencias en los patrones de coloración entre machos y hembras encontrados en este estudio no parecen avalar esta hipótesis para el caso de *Melanophryniscus rubriventris*. Esta posible diferencia entre sexos tampoco ha sido investigada de manera sistematizada en otras especies del género.

Dada la importante variabilidad registrada por este estudio en los patrones de coloración y la multiplicidad de fuentes de variabilidad que estos caracteres pueden expresar (Frost *et al.*, op. cit), se sugiere que el uso de la coloración (expresada en la forma de patrones, diseño, tono, intensidad, etc.) como carácter diagnóstico exclusivo, sea utilizado con cierta precaución o empleando una metodología rigurosa que contemple la edad, el sexo y la mayor cantidad posible de poblaciones en todo el rango de distribución del grupo a investigar.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado como parte de un proyecto financiado por una beca de CONICET y formó parte del PIP-CONICET 4966 (R. F. Laurent, Titular) y del Proyecto N° 633 del Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta (M. Fabrezi, Titular). Los permisos para la realización de los muestreos en el Parque Nacional Calilegua y

Parque Nacional Baritú fueron otorgados por la Delegación Técnica de Parques Nacionales Regional Noroeste cuya cooperación se agradece. Mi agradecimiento expreso a W. Maciel, G. Barberis, A. Barberis y L. Ferrari por su colaboración en las tareas de campo. M. Fabrezi realizó valiosas sugerencias en una primer versión del manuscrito. Agradezco las correcciones de J. Pombal Jr., D. Baldo, J. Langone y un revisor anónimo que enriquecieron y mejoraron este trabajo.

LITERATURA CITADA

- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zool. Ital.*, N.S., Monogr. 2: i-xii + 1 - 609.
- CÉSPEDEZ, J. A. & B. B. ÁLVAREZ. 1999. Una nueva especie de *Melanophryniscus* (Anura: Bufonidae) del grupo *stelzneri* de Corrientes, Argentina. *Facena*, 15: 57-67.
- DAVIS, J. I. & K. C. NIXON. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol.*, 41: 421-435.
- FROST-MASON, S.; R. MORRISON & K. MASON. 1994. Pigmentation: 64-97. *En*: H. HETAWOLE & G. T. BATHALMUS (eds.) «Amphibian Biology. Volume 1. The Integument». Surrey Beatty & Sons, Australia.
- IBÁÑEZ, R. D.; C. A. JARAMILLO & F. A. SOLIS. 1995. Una nueva especie de *Atelopus* (Amphibia: Bufonidae) de Panamá. *Caribb. J. Sci.*, 31: 57-64.
- KÜPPERS, H. 1996. Atlas de los Colores. Blume Ed., Barcelona, 162 pp.
- LAURENT, R. F. 1973. Variación geográfica en *Melanophryniscus rubriventris* (Vellard). *Acta zool. lilloana* 26 (23): 317-335.
- MCDIARMID, R. W. 1971. Comparative morphology and evolution of frogs of the neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus* and *Oreophrynella*. *Bull. Los Angeles Count. Mus. Nat. Hist. Science*. 12: 1-66.

- PRIGIONI, C. M. & J. A. LANGONE. 2000. Una nueva especie de *Melanophryniscus* Gallardo, 1961, de Argentina y Paraguay (Amphibia, Anura, Bufonidae). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 12(195): 1-12.
- SIEGEL, S. 1974. Estadística No Paramétrica. Aplicada a las Ciencias de la Conducta. Ed. Trillas, México.
- VELLARD, J. 1947. Un nuevo batracio del Norte Argentino. *Acta zool. lilloana*, 4: 115-119.
- WIENS, J. J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 30: 327-362.
- WIENS, J. J. & M. R. SERVEDIO. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Syst. Biol.*, 46: 332-345.
- WIENS, J. J. & M. R. SERVEDIO. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 267: 631-636.

APÉNDICE I

Melanophryniscus rubriventris. — Argentina: Salta: Dpto. Santa Victoria: MCN 698: Nacientes del A° Huaico Chico a 2 km. de Los Toldos; MCN 699: A° Huaico Chico a 2 km de Los Toldos; MCN 700: Canto del Monte; MCN 701: Cedral de Baritú, P.N. Baritú; MCN 702: entre Baritú y Sidras; MCN 703: Qda. Peña La Gateada. P.N. Baritú.

Melanophryniscus rubriventris. — Argentina: Jujuy: Dpto. Valle Grande: MCN 294 y 362: Abra Colorada, P.N. Calilegua.

Melanophryniscus rubriventris. — Argentina: Jujuy: Dpto. Dr. Manuel Belgrano: MCN 705: Tiraxi; MCN 706: A° Tres Mariantiales, P.P. Potrero de Yala.