

DESARROLLO LARVARIO DE LA RANA COMUN (*RANA PEREZI*) (ANURA: RANIDAE) EN CHARCAS TEMPORALES DEL NOROESTE DE LA PENINSULA IBERICA

J. ALVAREZ*†, A. SALVADOR**, P. LOPEZ** y J. MARTIN**

* Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de León, 24071 León

** Museo Nacional de Ciencias Naturales, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid

RESUMEN

El período larvario de *Rana perezi* en lagunas temporales de la provincia de León tiene lugar entre Mayo y Septiembre. Se ha encontrado variación en las tasas de crecimiento larvario entre charcas. Se han encontrado individuos metamórficos desde Julio a Septiembre. Las tasas de crecimiento larvario y las variaciones de la talla metamórfica parecen ajustarse al modelo de Wilbur y Collins. *Rana perezi* se reproduce tardíamente en medios temporales y responde a su duración impredecible mediante variación de las tasas de crecimiento larvario y de la talla metamórfica.

Palabras clave: Desarrollo larvario, medios temporales, NO España, *Rana perezi*, talla metamórfica.

ABSTRACT

Larval development of Rana perezi (Anura: Ranidae) in temporary ponds of northwestern Spain

Larval development of *Rana perezi* has been studied at three temporary ponds in León province (NW Spain). Larvae are found from May to September. Growth rates varied between ponds. Metamorphosed individuals were found from July to September. Variation between ponds in growth rates and seasonal variation in metamorphic size in each pond agrees with Wilbur and Collins model. *Rana perezi* breeds late in the season at temporary ponds and responds to unpredictable duration of aquatic habitats by means of variation in developmental rates and metamorphic size of larval populations.

Key words: larval development, metamorphic size, NW Spain, *Rana perezi*, temporary ponds.

INTRODUCCION

Numerosas especies de ránidos se caracterizan por su asociación al medio acuático, puesta de numerosos huevos en aguas tranquilas y estadios larvarios libres con morfología típica de charcas (Duellman y Trueb 1986).

† Fallecido. Diríjase la correspondencia al segundo autor.

La disponibilidad más o menos permanente y predecible del medio acuático plantea estrategias diferentes al uso de charcas temporales. Los adultos no precisan efectuar migraciones como las especies terrestres, que vienen condicionadas en parte por factores meteorológicos, como las precipitaciones y la temperatura (Semlitsch 1985, Salvador y Carrascal 1990). Por otra parte, los estados larvarios en medios permanentes disponen de baja productividad y mayor número de depredadores frente a la ventaja de la predecibilidad de su duración (Wilbur 1980).

Rana perezi Seoane, 1885 es una especie de ránido de las regiones mediterráneas de la Península Ibérica que parece utilizar ambos tipos de estrategias, pues se reproduce tanto en medios permanentes (lagunas, orillas de ríos, albercas de riego) (Lizana et al. 1989) como en cursos fluviales temporales (Rodríguez Jiménez 1988) y charcas temporales (Díaz-Paniagua 1986, 1988).

La duración del período larvario puede responder a la impredecibilidad del medio acuático. La desecación progresiva de la charca provoca un más rápido crecimiento de las poblaciones larvarias y disminución de la talla metamórfica (Semlitsch y Wilbur 1988, Newman 1988, Crump 1989). En medios temporales de duración imprevisible se favorecería la plasticidad fenotípica de las características del desarrollo larvario. También sería ventajoso poder tener la metamorfosis con un rango variable de tamaño.

En este trabajo se examina el desarrollo larvario y la variación en la talla metamórfica de *Rana perezi* en el límite norteño de su distribución en tres medios temporales de distinta duración de la provincia de León.

MATERIAL Y METODOS

El estudio se llevó a cabo durante 1983 en tres medios temporales de la provincia de León: la laguna de Chozas de Arriba (UTM: 30TTN71, altitud 890m s.n.m., extensión 5 ha), la de Valdepolo (UTM: 30TUN11, altitud 925 m s.n.m., extensión 1,2 ha) y la de Castrillo de Cepeda (UTM: 30TTN52, altitud 1005 m s.n.m., extensión 4,6 ha). Las tres charcas tienen una profundidad máxima de 1 m. La vegetación de las tres charcas está constituida por varias especies de *Juncus* spp. y *Ranunculus* spp., junto a *Glyceria declinata* y *Potamogeton fluitans*. Una descripción botánica más detallada se puede encontrar en Alvarez y Salvador (1984) y Santos et al. (1986, 1987). Durante 1983 la laguna de Castrillo se secó el 9 de Septiembre, mientras que las de Chozas y Valdepolo permanecieron con agua todo el año. Otras especies de anfibios que utilizan estas lagunas para la reproducción son *Bufo calamita*, *Pelobates cultripes*, *Hyla arborea*, *Triturus marmoratus* y *Pleurodeles waltli* (esta última especie está ausente en Castrillo).

En cada visita semanal desde Marzo a finales de Septiembre se realizaron muestreos de larvas en las tres charcas, y durante Noviembre-Diciembre se hicieron tres muestreos adicionales en Chozas y en Valdepolo para comprobar la presencia de larvas.

Las capturas se hicieron mediante manga, muestreando uniformemente cada laguna durante dos horas por la tarde. Los ejemplares eran inmediatamente fijados en formol al 10 % y transportados al laboratorio donde todos los individuos fueron asignados a un estadio de desarrollo según las tablas de Gosner (1960). Una muestra escogida al azar de 50 larvas capturadas en la última semana de cada mes y todos los individuos metamórficos fueron medidos (longitud cabeza-cuerpo) mediante microscopio binocular con una precisión de 0,1 mm. Se han considerado individuos metamórficos los pertenecientes al estadio 45 de Gosner.

Se utilizaron la prueba de la *t* de Student y el análisis unifactorial de la varianza (ANOVA) para las comparaciones entre las tallas de los ejemplares (Sokal y Rohlf 1981). Con el fin de analizar la variación del crecimiento entre charcas se empleó el análisis de covarianza (ANCOVA), comparando las pendientes de las rectas de regresión obtenidas al relacionar el tamaño medio en cada estadio con el número de estadio. A continuación se realizó un análisis de comparaciones múltiples de Tukey (Zar 1974).

RESULTADOS

La Fig. 1 representa la proporción por estadios de todos los individuos capturados en cada mes (excepto Noviembre y Diciembre). Los primeros individuos en el estadio 25 se encontraron en las tres charcas en la última semana de Mayo, y se continuaron recogiendo hasta finales de Julio en Chozas y Castrillo, y hasta finales de Agosto en Valdepolo. El período larvario duró al menos desde finales de Mayo a mediados de Septiembre, aunque en Noviembre y Diciembre se observaron algunas larvas en Chozas y Valdepolo. La fenología en Chozas y Castrillo es similar en todos los meses; en Valdepolo se observan todavía en Agosto y Septiembre una proporción relativamente elevada de larvas en los primeros estadios de desarrollo.

En los muestreos de Noviembre y Diciembre en las dos charcas que no se secaron se obtuvieron un total de 35 larvas. En Chozas se capturaron en Noviembre 19 individuos el día 3 (repartidos entre los estadios 32 al 40), y cinco más el día 23 (estadios 33 al 38). En Valdepolo el 16 de Noviembre se recogieron 7 larvas (estadios 33 al 39). Por último, el día 1 de Diciembre se encontraron cuatro larvas en Chozas (estadios 33 al 38), mientras que el día 16 en Valdepolo no se encontraron larvas durante el muestreo.

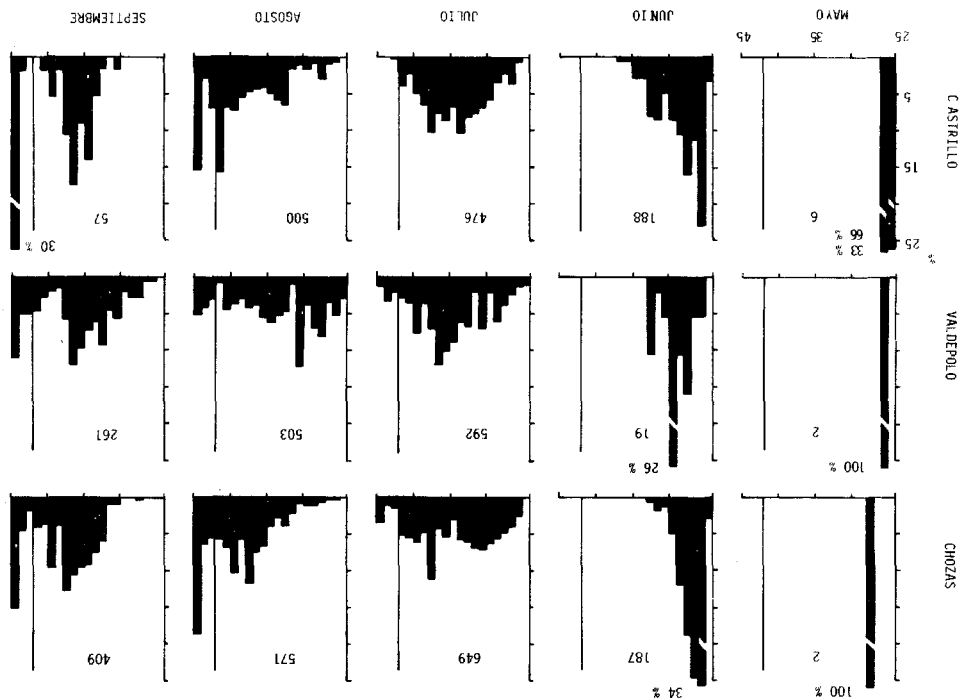


Figura 1. Distribución de frecuencias de estadios de Gosner de todas las larvas de *R. perezi* capturadas en cada mes y en cada charca. La línea representa el momento en el que comienza la metamorfosis (estadio 43). Se indican los tamaños muestrales para cada caso.

Frequency distribution of Gosner's developmental stages of R. perezi larvae sampled monthly at each pond. Vertical line indicates the initial stage (43) of metamorphosis. Sample sizes are shown.

La Fig. 2 representa el tamaño medio alcanzado por las larvas en cada estadio de desarrollo. La talla aumenta progresivamente hasta el estadio 40, de máxima longitud, y a partir de éste decrece hasta el final de la metamorfosis. La comparación de las pendientes de las rectas de regresión hasta el estadio 40 revela diferencias significativas entre charcas (ANCOVA: $F = 49,31$, g.l. = 2, 42; $p < 0,001$). La pendiente de Chozas ($b = 1,11$) y Valdepolo ($b = 1,01$) no difieren significativamente entre sí (prueba de Tukey: $p > 0,05$), mientras que la de Castrillo ($b = 0,82$) es significativamente distinta de las otras dos ($p < 0,001$ en la prueba de Tukey). Las tallas alcanzadas en Chozas y Valdepolo son similares para todos los estadios. En contraste en Castrillo, la única charca que se secó, se alcanzaron tamaños inferiores a partir del estadio 30.

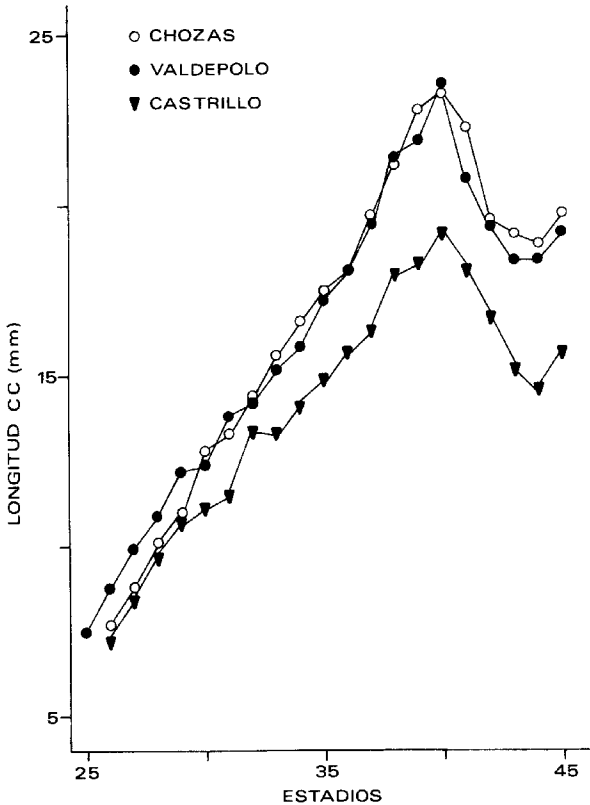


Figura 2. Tamaños medios (longitud cabeza-cloaca) de las larvas de *R. perezi* según estadios de desarrollo de Gosner.

Snout-vent length of R. perezi larvae in each developmental stage of Gosner.

En la Fig. 3 se representa el tamaño medio de los individuos metamórficos según semanas en cada charca. Los primeros individuos se recogieron el 23 de Julio, y los últimos el 16 de Septiembre. La talla metamórfica estuvo comprendida entre 13,0 y 24,6 mm ($\bar{x} = 18,8$; d.t. = 2,2; N = 357). La talla media no varió semanalmente en Chozas ($F = 0,48$; g.l. = 7, 181; $p = 0,85$), ni en Valdepolo ($F = 0,88$; g.l. = 8, 64; $p = 0,54$), pero sí en Castrillo ($F = 3,29$; g.l. = 5, 89; $p = 0,01$). Agrupando los datos por meses (Tabla 1) tampoco se observa variación significativa en Valdepolo ($F = 0,27$; g.l. = 2, 70; $p = 0,76$), en Castrillo ($F = 0,5$; g.l. = 1, 93; $p = 0,49$) ni en Chozas ($F = 0,41$; g.l. = 2, 186; $p = 0,66$).

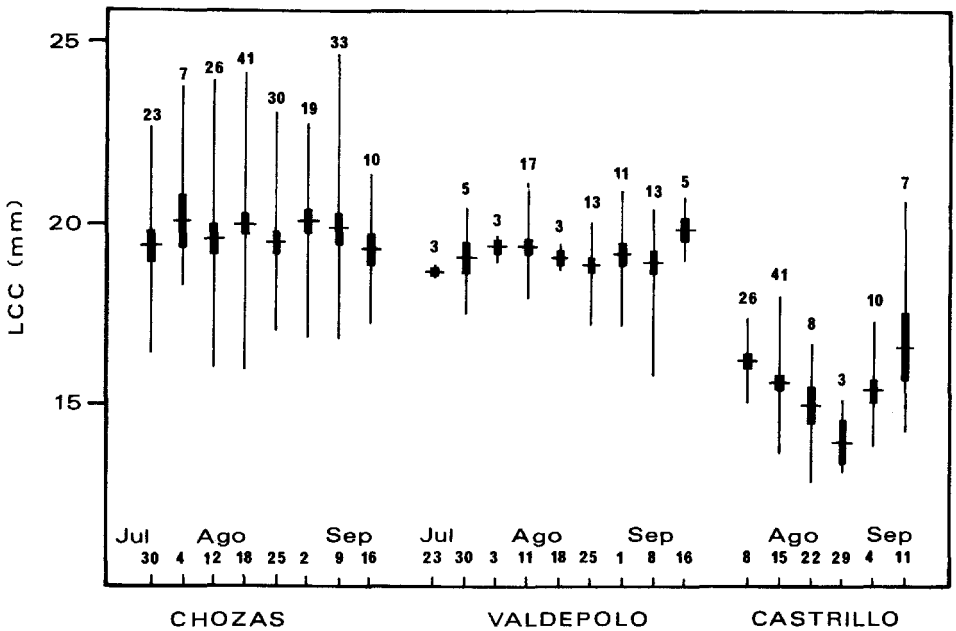


Figura 3. Variación semanal de la longitud cabeza-cloaca de los individuos metamórficos de *R. perezi* recogidos en cada muestreo en cada charca. Los números al pie indican las fechas de muestreo. La línea vertical representa el rango, la horizontal la media, y el rectángulo el error estándar. Encima de cada columna se indica el tamaño muestral. Al pie se indican las fechas de muestreo.

Weekly variation of snout-vent length of R. perezi metamorphs sampled in each pond. Range (vertical line), mean (horizontal line), standard error (solid bars), and sample size (row numbers) are shown. Sample dates are indicated on the horizontal axis.

La talla metamórfica media en un mes determinado difiere en todos los casos de una charca a otra ($p < 0,001$ en los ANOVA respectivos). Por último, las tres charcas difieren significativamente entre sí en la talla metamórfica media alcanzada ($F = 155,40$; g.l. = 2, 354; $p < 0,001$).

TABLA 1

Talla media (longitud cabeza-cuerpo, en mm) de individuos metamórficos de *R. perezi* según meses y charcas
Snout-vent length (mm) variation of R. perezi metamorphs according to ponds at monthly intervals

Mes	Chozas			Valdepolo			Castrillo		
	\bar{x}	d.t.	N	\bar{x}	d.t.	N	\bar{x}	d.t.	N
Julio	19,4	1,9	23	19,0	0,8	8	-	-	-
Agosto	19,8	1,9	104	19,2	0,8	36	15,7	1,1	78
Septiembre	19,8	1,7	62	19,2	1,1	29	16,0	1,7	17
Total	19,7	1,9	189	19,2	0,9	73	15,8	1,3	95

DISCUSION

En anfibios de zonas templadas la puesta a principios de la estación favorable podría ser ventajosa. Individuos procedentes de las primeras cohortes de larvas alcanzarían antes la madurez reproductora (Berven y Gill 1983, Smith 1987, Semlitsch et al. 1988). Muchas de estas especies utilizan medios temporales para depositar la puesta. La impredecibilidad de la duración de estos medios favorecería también puestas tempranas permitiéndoles alcanzar la metamorfosis antes de secarse. Sin embargo, en especies ligadas a medios acuáticos más o menos permanentes, como es el caso de *R. perezi*, esta estrategia no estaría favorecida. Comparando con otras especies de anuros ibéricos de zonas mediterráneas, *Rana perezi* es un reproductor tardío, con puestas a finales de la primavera en Extremadura (Rodríguez Jiménez 1988), Marzo a Junio en Doñana (Díaz-Paniagua 1986) y Abril a Mayo en León (Salvador y Carrascal 1990). La reproducción tardía puede resultar desventajosa desde el momento que los metamórficos pasarían un menor tiempo en el agua alcanzando un tamaño menor, o por otra parte, saldrían más tarde a tierra, con lo cual éstos llegarían a la hibernación con un tamaño igualmente menor. Un menor tamaño disminuiría la eficacia reproductiva desde el momento que las ranas podrían alcanzar la madurez sexual con posterioridad, y además, las hembras disminuirían su fecundidad.

La presencia en la charca de cohortes larvarias en los primeros estadios desde Mayo a Agosto se debe a que *Rana perezi* tiene un período reproductor relativamente prolongado de puesta, que en Chozas en 1984 tuvo una duración de 40 días (Salvador y Carrascal 1990). Los renacuajos de esta especie están adaptados a tener su desarrollo durante el verano, siendo capaces de soportar temperaturas elevadas y bajas concentraciones de oxígeno (Savage 1952, Díaz-Paniagua 1988).

La menor tasa de crecimiento que presentan las larvas de Castrillo, parece ser consecuencia del proceso de desecación que sufrió esta charca. La reducción de la masa de agua habría aumentado la densidad larvaria y disminuido la disponibilidad de alimento (Semlitsch 1987). Valdepolo y Chozas, que no se secaron, presentan un crecimiento larvario más similar. En Castrillo permanecen ya pocas larvas las dos semanas anteriores a su desecación. Chozas y Valdepolo no se desecan y en ellas continúan su desarrollo en el mes de Septiembre un número considerable de larvas.

A mediados de Septiembre comienzan a darse condiciones desfavorables para la metamorfosis. Las temperaturas descienden, disminuyendo probablemente la disponibilidad de alimento. Las condiciones ambientales podrían favorecer la permanencia larvaria durante el invierno y el retraso de la metamorfosis hasta la primavera siguiente (Wilbur y Collins 1973, Collins 1979). Sin embargo, en Marzo y Abril no se han encontrado individuos en estadios de desarrollo avanzados o en metamorfosis, por lo que parece probable que las larvas que todavía permanecen en el agua en Noviembre y Diciembre hayan muerto en la primavera siguiente.

Werner (1986) relaciona la talla metamórfica mayor de los ránidos norteamericanos con el modo de vida acuático de los adultos, asociando la pequeña talla metamórfica de hylidos y bufónidos con la fase adulta terrestre. *Rana perezi* se metamorfosea con tallas relativamente grandes, lo que parece ajustarse a este modelo. Sin embargo, *Pelobates cultripes* tiene la metamorfosis a tallas mayores pero vive en hábitats terrestres (Alvarez et al. 1990).

Las variaciones temporales en la talla metamórfica de cada charca se ajustan al modelo de Wilbur y Collins (1973). Según dicho modelo la variación de la talla metamórfica viene determinada por la influencia de las condiciones ambientales en las tasas de crecimiento. La escasa variación en la talla metamórfica observada en Chozas estaría determinada por la disponibilidad elevada de recursos por individuo durante todo el verano. El aumento de la talla metamórfica en Valdepolo y Castrillo parece responder a condiciones de baja pero constante, o en aumento, disponibilidad de alimento. Según avanza el verano las cohortes larvarias sucesivas aumentan su período larvario alcanzando mayores tallas.

El uso tardío de medios acuáticos de duración impredecible plantea el riesgo de desecación temprana con la consiguiente mortandad larvaria. *Rana perezii* presenta plasticidad en el uso de medios acuáticos pues es capaz de utilizar medios impredecibles como los aquí estudiados, respondiendo con variación de las tasas de crecimiento y de la talla metamórfica.

AGRADECIMIENTOS

El manuscrito ha mejorado notablemente gracias a los comentarios aportados por el editor y dos evaluadores anónimos.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ, J. y A. SALVADOR (1984). Cría de anuros en la laguna de Chozas de Arriba (León) en 1980. *Mediterránea* 7: 27-48.
- ALVAREZ, I., A. SALVADOR, J. MARTIN y A. GUTIÉRREZ (1990). Desarrollo larvario del sapo de espuelas (*Pelobates cultripes*) en charcas temporales del NW de la Península Ibérica (Anura: Pelobatidae). *Rev. Esp. Herpetol.* 4: 55-56.
- BERVEN, K.A. y D.E. GILL (1983). Interpreting geographic variation in life history traits. *Am. Zool.* 23: 85-97.
- COLLINS, J.P. (1979). Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bullfrog, *Rana catesbiana*. *Ecology* 60: 738-749.
- CRUMP, M.L. (1989). Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pseudopuma*. *Copeia* 1989: 794-797.
- DIAZ-PANIAGUA, C. (1985). Larval diets related to morphological characters of five anurans species in the biological reserve of Doñana (Huelva, Spain). *Amphibia-Reptilia* 6: 307-322.
- (1986). Reproductive period of Amphibians in the Biological Reserve of Doñana (SW Spain). Pp. 429-432 en Rocek, Z. (ed.). *Studies in Herpetology*. Charles Univ. Prague.
- (1988). Temporal segregation in larval amphibian communities in temporary ponds at a locality in SW Spain. *Amphibia-Reptilia* 9: 15-26.
- DUELLMAN, W.E. y L. TRUEB (1986). *Biology of the Amphibians*. MacGraw-Hill, New York.
- GOSNER, K.L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- LIZANA, M., M.J. CIUDAD y V. PÉREZ-MELLADO (1989). Actividad, reproducción y uso del espacio en una comunidad de anfibios. *Treb. Soc. Cat. Ictio. Herp.* 2: 92-127.

- NEWMAN, R.A. (1988). Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774-783.
- RODRIGUEZ JIMÉNEZ, A.J. (1988). Fenología de una comunidad de anfibios asociada a cursos fluviales temporales. *Doñana Acta Vert.* 15: 29-43.
- SALVADOR, A. y L.M. CARRASCAL (1990). Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in mediterranean anurans. *J. Herpetol.* 24: 438-441.
- SANTOS, F.J., A. SALVADOR y C. GARCIA (1986). Dieta de larvas de *Pleurodeles waltl* y *Triturus marmoratus* (Amphibia, Salamandridae) en simpatria en dos charcas temporales de León. *Rev. Esp. Herpetol.* 1: 293-313.
- (1987). Dieta de larvas del Tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*) (Amphibia: Salamandridae) en la laguna de Castrillo de Cepeda (León). *Ecología* 1: 225-230.
- SAVAGE, R.M. (1952). Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 122: 467-514.
- SEMLITSCH, R.D. (1985). Analysis of climatic factors influencing migrations of the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Colpeia* 1985: 477-489.
- (1987). Relationships of pond drying to the reproductive success of the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1987: 61-69.
- SEMLITSCH, R.D., D.E. SCOTT y J.M.K. PECHMANN (1988). Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184-192.
- SEMLITSCH, R.D. y H.M. WILBUR (1988). Effects of pond drying time on metamorphosis and survival in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1988: 978-983.
- SMITH, D.C. (1987). Adult recruitment in chorus frog: effects of size and date of metamorphosis. *Ecology* 68: 344-350.
- SOKAL, R. y F.J. ROHLF (1981). *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco.
- WILBUR, H.M. (1980). Complex life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 67-93.
- WILBUR, H.M. y J.P. COLLINS (1973). Ecological aspects of Amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305-1314.
- WERNER, E.E. (1986). Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319-341.
- ZAR, J.H. (1974). *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Recibido 17 sep. 1990; revisado 28 ene. 1991; aceptado 22 feb. 1991.