

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DEL GENERO *GASTROTHECA*

Fitzinger (AMPHIBIA: ANURA: Hylidae) EN ARGENTINA*

por R. F. LAURENT**, E. O. LAVILLA*** y E. M. TERAN****

SUMMARY

Contribution to knowledge of genus *Gastrotheca*. - New material of *Gastrotheca*, collected in several localities of the Northwestern provinces of Argentina (Tucumán, Salta and Jujuy), improves our knowledge of *G. chrysostricta* Laurent, so far only known by its holotype. It seems to have a large and discontinuous distribution extending to the Sierra de Metán, Salta. It has tadpoles like *G. gracilis* Laurent, of which it is a vicariant, but they are significantly different. This material also increases our knowledge of *G. christiani* Laurent, populations of which have been discovered at Baritú and Sierra del Porongal (N Salta). The behaviour of the female before, during and after the birth of the young, and preliminary studies about ecology are described in the three Argentinian species.

INTRODUCCION

En 1976 (Laurent) se conocían tres especies del género *Gastrotheca* en el noroeste argentino: *christiani* Laurent 1967, *gracilis* Laurent 1969, y *chrysostricta* Laurent 1976; ésta última por un solo ejemplar macho. Más adelante se descubrieron nuevas poblaciones de *Gastrotheca* en la misma región, que en-

riquecieron nuestro conocimiento y plantearon algunos problemas, que tratamos en parte en el presente trabajo.

Las responsabilidades se repartieron de acuerdo a la especialidad de los autores de la siguiente forma: morfometría y patrones de coloración (R. F. Laurent), ecología y etología del parto (E. M. Terán) y descripción de larvas (E. O. Lavilla).

Las siglas del material estudiado corresponden a las siguientes colecciones: FML: Fundación Miguel Lillo (Programa de Herpetología).

FML OST: Fundación Miguel Lillo (Colección osteológica del Programa de Herpetología).

FML R: Fundación Miguel Lillo (Colección de renacuajos del Programa de Herpetología).

* Trabajo presentado en las VI Jornadas argentinas de Zoología. La Plata, 18 al 23 de Octubre de 1981.

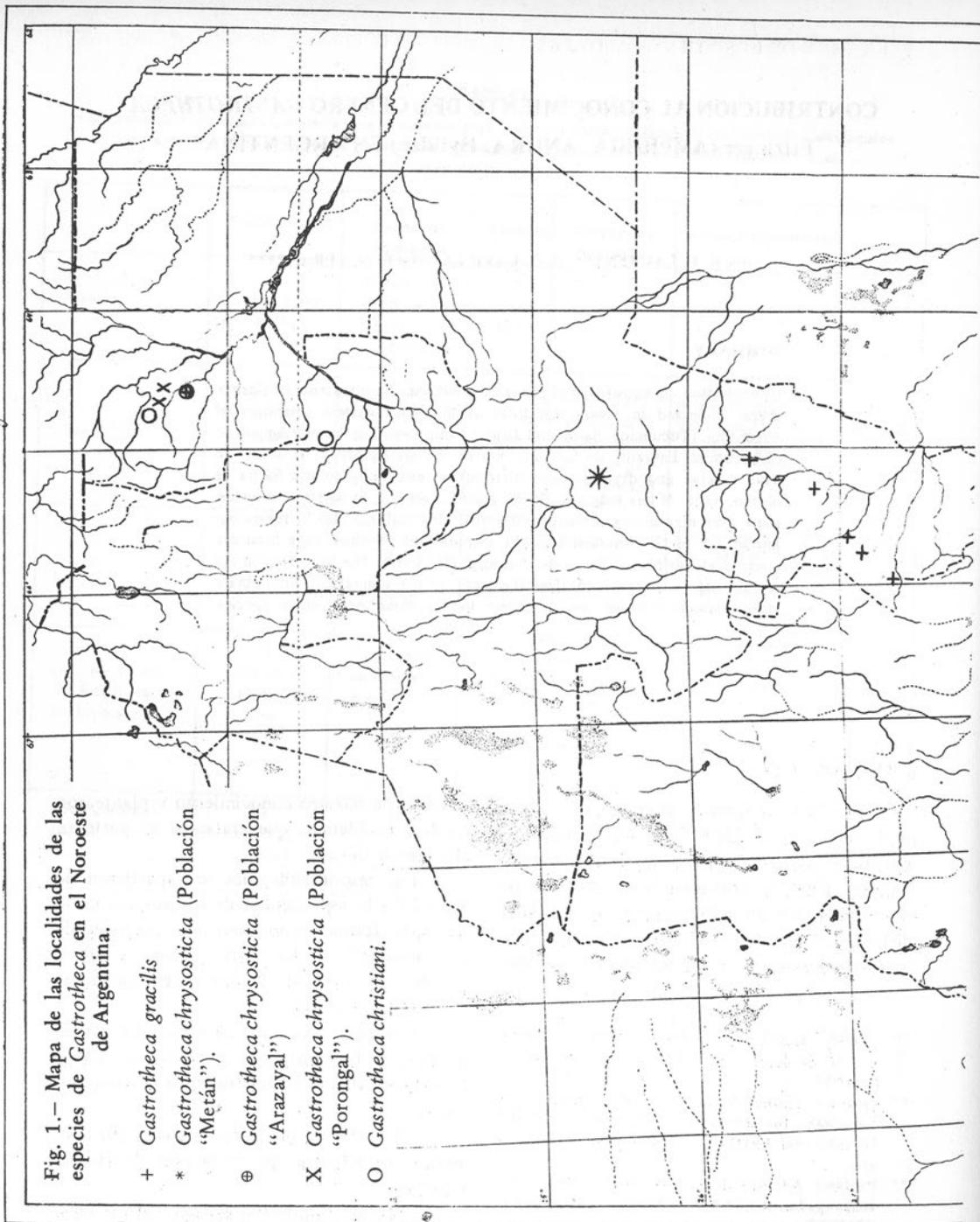
** Profesor Titular de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Investigador Principal del CONICET. Director del PRHERP (Programa de Herpetología).

*** Profesor Adjunto de la Fac. de Cs. Nat. U.N.T. Investigador asistente del CONICET. Miembro del PRHERP.

**** Técnico Asociado del CONICET (PRHERP). Fundación Miguel Lillo.

Fig. 1.— Mapa de las localidades de las especies de *Gastrotheca* en el Noroeste de Argentina.

- + *Gastrotheca gracilis*
- * *Gastrotheca chrysostricta* (Población "Metán").
- ⊕ *Gastrotheca chrysostricta* (Población "Arayaal")
- X *Gastrotheca chrysostricta* (Población "Porongal").
- *Gastrotheca cristiani*.



I - EXAMEN DE LOS NUEVOS APORTES PARA CADA ESPECIE

Gastrotheca christiani Laurent

(Lám. I, C y F; Lám. III)

Gastrotheca christiani Laurent, 1967. Acta zool. lilloana 22 : 354. 50K m de Calilegua a lo largo de la ruta de Valle Grande, prov. de Jujuy.

Material nuevo

- 3 ♀♀ (FML 02500) Abra de Cañas (1.707 m), Parque Nacional Calilegua, Dep. Valle Grande, prov. de Jujuy. 7-8/XI/1975 (O. Budin, O. Pagaburo, J. Cresseri).
- 1 ♂ (FML 02539) idem, 3-13/IX/1976 (E. Lavilla, G. Scrocchi, E. Terán, O. Pagaburo).
- 2 ♀♀ (FML 02881) idem, donados al Dr. Duellman.
- 1 juv. (FML 02882) nacido en el herpetario F.M.L. de FML OST 0196. Parto N° 3.
- 10 ♂♂ (FML 02918) Quebrada "El Mateal" (1.550-1.600 m), Baritú, Dep. Santa Victoria, prov. de Salta. 11/IX/1981 (E. Terán, O. Pagaburo).
- 1 juv. (FML 02931) el mismo origen que FML 02882.
- 1 ♀ (FML 02933) el mismo origen que FML 02918.
- 2 juv. (FML 02946; FML 02972) el mismo origen que FML 02882.
- 1 ♀ (FML OST 0196-Parto N° 3) ruta prov. N° 3, entre Abra Colorada y Río Jordán (1.700 m), Snía. de Calilegua, prov. de Jujuy. 20/X/1980 (E. Terán, O. Pagaburo).

Observaciones

Estos ejemplares demuestran una extensión en la distribución de la especie hacia el

norte, en la provincia de Salta. También sugieren la simpatria con *Gastrotheca chryso-ticta*, presente en la misma región pero no encontrada en la misma localidad.

Gastrotheca gracilis Laurent

(Lám. I, A y D; Lám. II, A y B)

Gastrotheca gracilis Laurent, 1969. Acta zool. lilloana 25 (12) : 146. La Banderita, 1.900 m, Km 51, ruta Concepción-Andalgala, prov. de Tucumán.

Material nuevo

- 2 ♂♂ (FML 02366) Taficillo (1.800 m), Cumbres de Taficillo, Sa. de San Javier, dep. Tafí, prov. de Tucumán. 14/X/1974 (S. Halloy y E. Lavilla).
- 1 ♂ (FML 02544) Km 73, ruta entre Río Nío y Río Medina (1.550 m), Sa. de Medina, dep. Burruyacú, prov. de Tucumán. 4-8/XI/1976 (E. Terán, G. Scrocchi, J. González).
- 13 renacuajos (FML 02570) Sa. de Medina, dep. Burruyacú, prov. de Tucumán. 31/I - 7/II/1977 (E. Lavilla, G. Scrocchi).
- 4 juv. (FML 02601, 02603, 02608, 02615) metamorfoseados en el Herpetario FML a partir de los renacuajos coleccionados en la Sa. de Medina (lote precedente).
- 1 ♀ (FML 02995-Parto N° 1) Puesto de Vialidad Nacional "Nogalar", Barranca E Río de los Sosa (1.260 m), Km 35,5 ruta a Tafí del Valle, dep. Monteros, prov. de Tucumán. 9/XI/1979 (E. Terán, O. Pagaburo).

Observaciones

Este material indica la discontinuidad de la distribución geográfica de la especie, ya que las Cumbres de Taficillo, muy cerca de Tucumán, y más aún la Sa. de Medina, están separadas de los bosques continuos de las estribaciones de la Sa. del Anconquiya.

Gastrotheca chrysostricta Laurent

(Figs. 2 y 3; Lám. I : B,E,G y H; Lám. II : C,D,E y F)

Gastrotheca chrysostricta Laurent, 1976. Acta zool. lilloana 32 (3) : 58. Palca de San Martín, Sa. del Porongal, dep. Santa Victoria, prov. de Salta.

Material nuevo

- 3 ♂♂ (FML 02711) Arazayal (600-700 m), ruta 57, Km 23, Sa. de Las Pavas, dep. Orán, prov. de Salta. 10-13/XI/1978 (O. Pagaburo, O. Budín).
- 15 ♂♂ 2 ♀♀ (FML 02759), idem. 28-30/IX/1979 (G. Scrocchi, E. Terán, O. Pagaburo, P. Fidalgo).
- 1 ♀ (FML 02890-Parto N° 2), idem. 11/X/1980 (E. Terán, O. Pagaburo).
- 4 ♂♂ (FML 02880), idem. 10-11/X/1980 (E. Terán, O. Pagaburo).
- 3 ♂♂ (FML 02864), idem. 10-11/X/1980 (E. Terán, O. Pagaburo).
- 7 ♂♂ (FML 02877/1-7) Río Pinal (1.600-1.700 m), Sa. de Metán, dep. Metán, prov. de Salta. 17-23/XI/1980 (E. Terán, O. Pagaburo).
- 3 ♂♂ (FML 02878/1-3) Quebrada de "La Toma" (1.600-1.700 m), Sa. de Metán, prov. de Salta. 17-24/XI/1980 (E. Terán, O. Pagaburo).
- 3 ♂♂ (FML 02919) Quebrada "La Palca" (1.250 m), Sa. del Porongal, Parque Nacional Baritú, dep. Santa Victoria, prov. de Salta. 13/IX/1981 (O. Pagaburo, E. Terán).
- 1 ♀ (FML 02934-Parto N° 4) Quebrada "La Palca" (1.250 m), Sa. del Porongal, Parque Nacional Baritú, dep. Santa Victoria, prov. de Salta, 13/IX/1981 (O. Pagaburo, E. Terán).
- 2 juv. (FML 02971) nacidos en el Herpetario FML de la ♀ 02934.
- 1 juv. (FML 02973) nacido en el Herpetario FML de la ♀ 02934.

Observaciones

Este material confirma la validez de *Gastrotheca chrysostricta* y permite evaluar mejor su posición sistemática. Durante un primer tiempo, sin embargo, se creyó que la población de "Arazayal" (S Sa. de las Pavas, N Salta), de altura mucho más baja (600-700 m) que la población de la Sa. del Porongal (N Salta), representaría otra especie, mientras que la población de la Sa. de Metán (S Salta), una subespecie de *G. gracilis*.

Como las dos hembras de las primeras poblaciones indicadas renglones arriba, dieron a la luz a renacuajos, se podía pensar en todo caso que *G. chrysostricta*, era el representante septentrional de *G. gracilis*, tal vez una subespecie. Tal idea parecía fortalecida por algunos caracteres del patrón de coloración. En efecto, tanto en *chrysostricta* como en *gracilis*, las manchas dorsales tienen un elemento central impar, aunque reducido a su parte escápulo-occipital, mientras que este elemento impar falta en *christiani*.

Sin embargo, un análisis morfométrico en 38 medidas, y procesado según la técnica UPGMA de taxonomía numérica (Sneath y Sokal, 1973); revela una distancia morfométrica menor entre *chrysostricta* y *christiani*, que entre *chrysostricta* y *gracilis* (tabla I). También las manchas amarillas de *chrysostricta*, presentes en los dos tercios de los especímenes, son frecuentes en *christiani*, pero faltan en *gracilis*.

TABLA I

Matriz de las distancias morfométricas en poblaciones de *Gastrotheca* en el noroeste argentino

	G	C	M	A	P
P	169,00	98,75	93,75	57,75	
A	165,25	110,25	87,25		
M	134,75	93,25			
C	126,50				

G: *Gastrotheca gracilis*C: *Gastrotheca christiani*P: *Gastrotheca chrysostricta* (Sa. del Porongal)A: *Gastrotheca chrysostricta* (Arazayal)M: *Gastrotheca chrysostricta* (Metán)

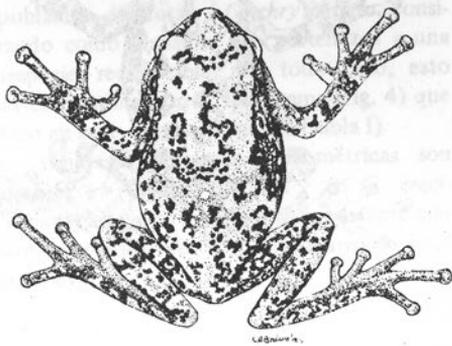
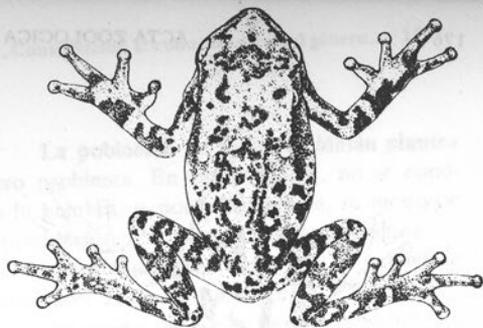


Fig. 2.— Patrón de coloración en *G. chrysosticta*. Muestra del N Salta (Arazayal).

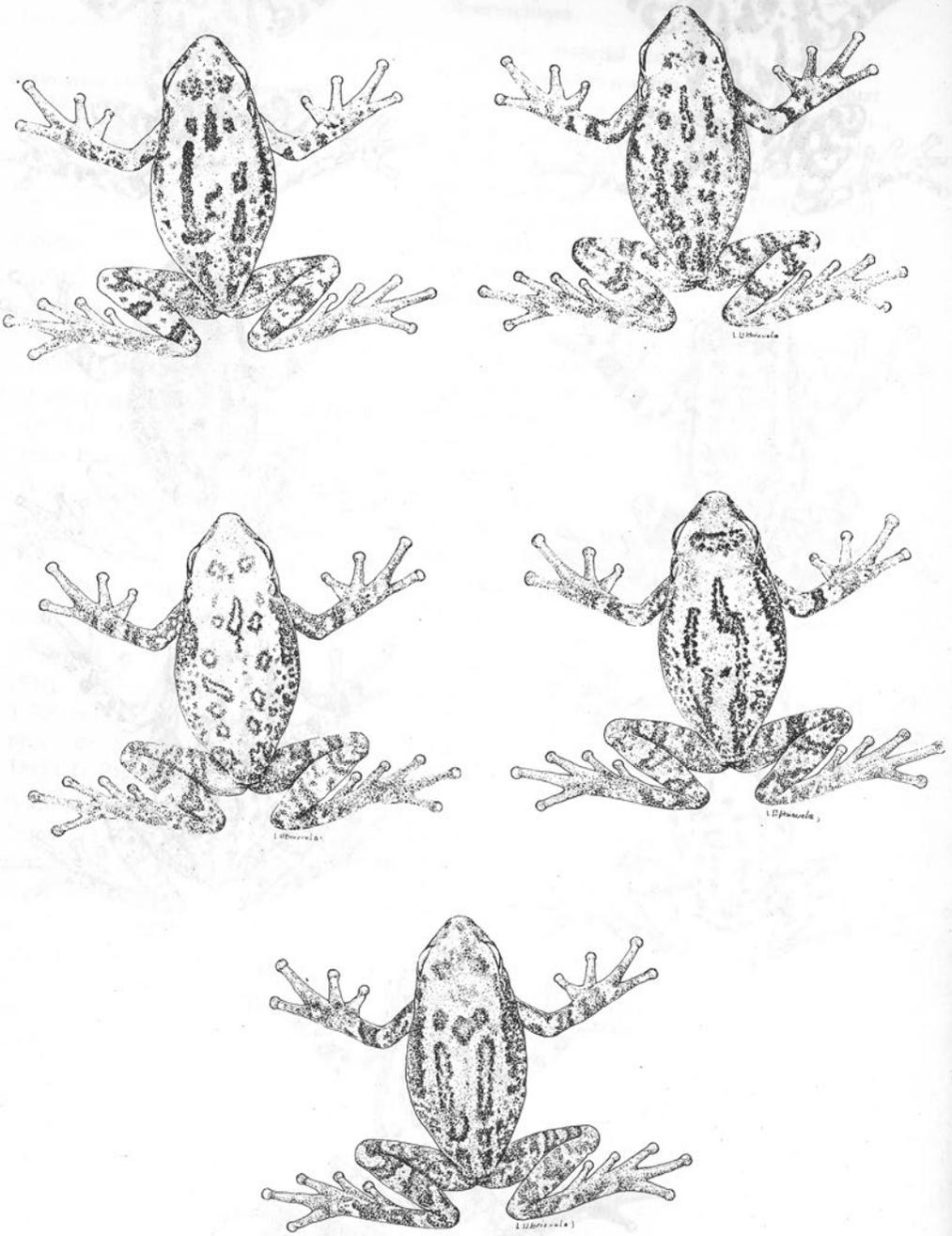


Fig. 3.— Patrón de coloración en *G. chrysosticta*. Muestra del S Salta (Sa. de Metán)

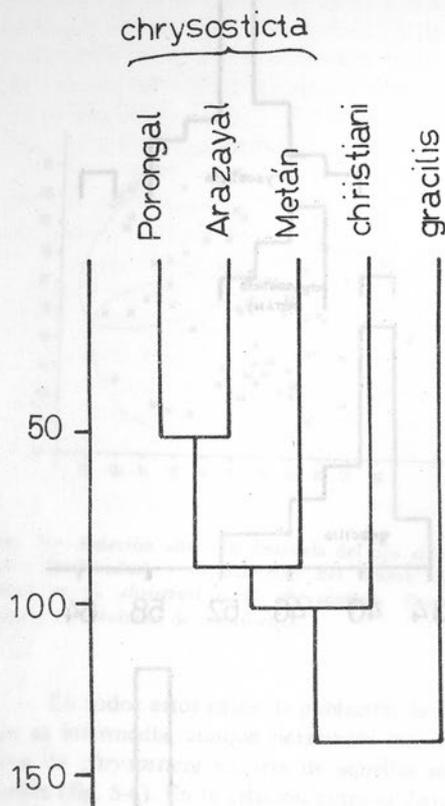


Fig. 4.— Fenograma de las especies de *Gastrotheca* del NOA basado sobre la morfología.

La población de la Sa. de Metán plantea otro problema. En primer lugar, no se conoce la hembra, y por consiguiente, su modo de reproducción. Pero como los diez machos coleccionados se asemejan más por su patrón de coloración a *G. chrysosticta* y a *G. gracilis*, se puede conjeturar que su desarrollo es indirecto. En segundo lugar, su situación geográfica es vecina a la de *G. gracilis*, aunque ampliamente separada por barreras áridas, y lejana de la situación geográfica de las poblaciones típicas de *G. chrysosticta*. La coloración es intermedia: sin las manchas amarillas de *G. chrysosticta*, pero con el elemento medio reducido y las manchas oscuras negruzcas sobre un fondo grisáceo, más bien que grisáceas o verdosas sobre un fondo "beige" o pardo, color habitual en *gracilis*.

En fin, la similitud morfométrica se aproxima más a *chrysosticta* que a *gracilis*, como lo indica la tabla I. Por eso se atribuye la población de Metán a *G. chrysosticta*, considerando como plausible que pertenezca a una subespecie reconocible. En todo caso, esto sería compatible con el fenograma (fig. 4) que se hizo en base a la morfometría (tabla I).

Algunas relaciones morfométricas son diferentes en *G. chrysosticta* y en *G. gracilis*. Como el espacio interorbital es bastante más ancho en *gracilis*, interviene en cuatro de estas relaciones.

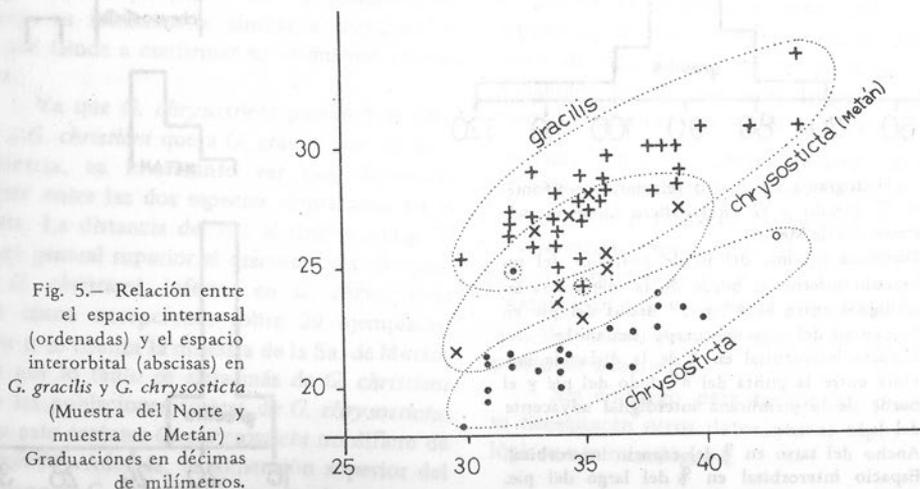
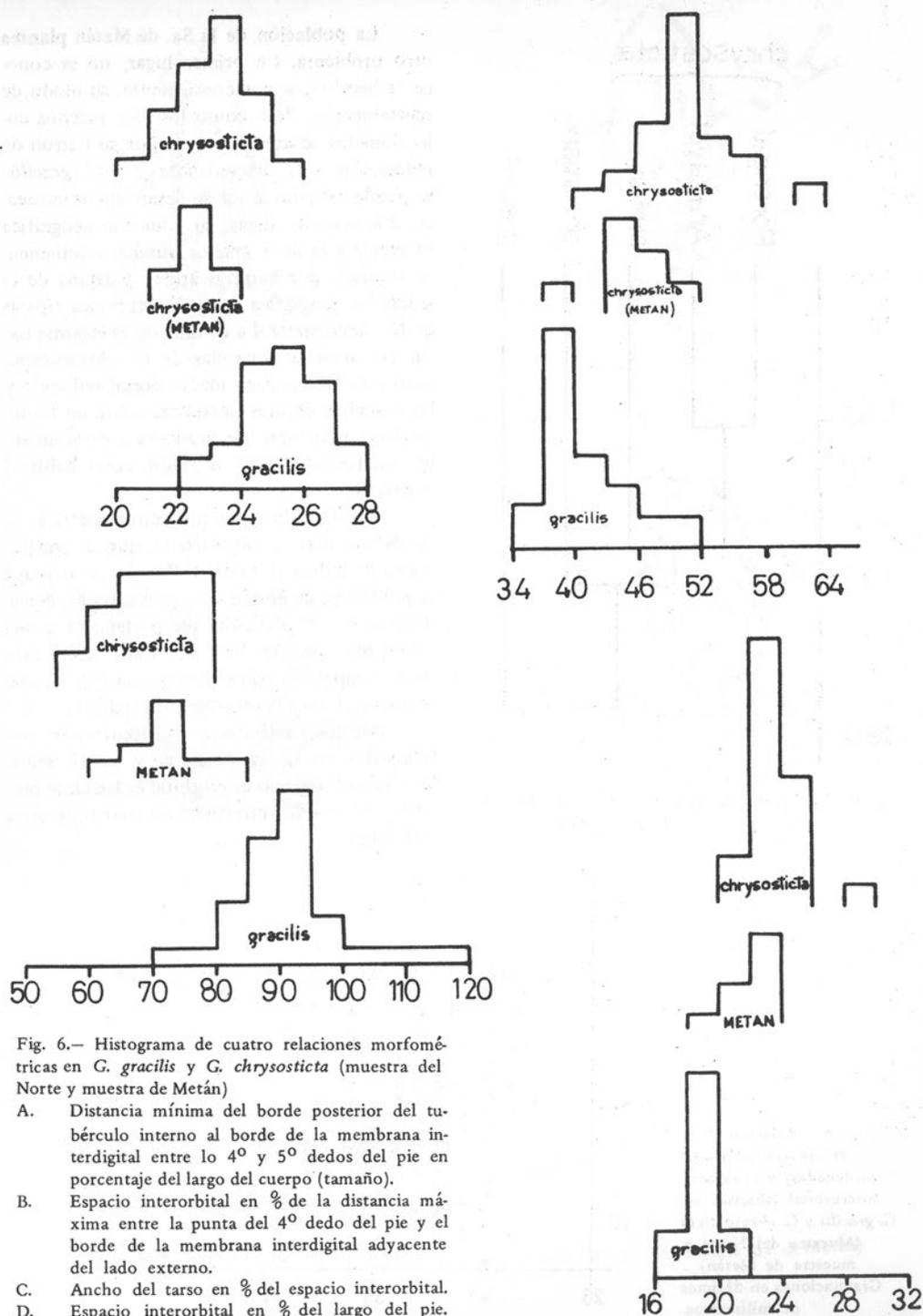


Fig. 5.— Relación entre el espacio internasal (ordenadas) y el espacio interorbital (abscisas) en *G. gracilis* y *G. chrysosticta* (Muestra del Norte y muestra de Metán). Graduaciones en décimas de milímetros.



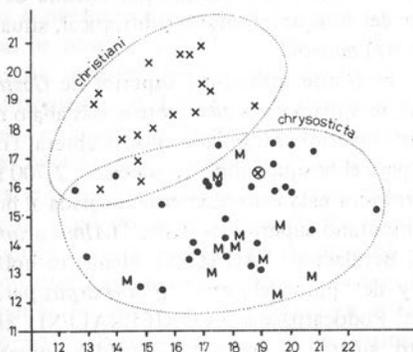


Fig. 7.— Relación entre la distancia del ojo al tímpano (ordenadas) y el diámetro del mismo (abscisas) en *G. christiani* y *G. chrysosticta*. Graduaciones en décimas de milímetro.

En todos estos casos, la población de Metán es intermedia, aunque netamente más cercana de *chrysosticta* en tres de aquellas relaciones (fig. 5-6). En la relación entre la distancia mínima del borde proximal del tubérculo metatarsal interno y el borde de la membrana interdigital entre los dedos 4 y 5 del pie y el largo del cuerpo (fig. 6 A), la población de Metán es francamente similar a *chrysosticta*, lo que tiende a confirmar su atribución específica.

Ya que *G. chrysosticta* parece más similar a *G. christiani* que a *G. gracilis* por su morfometría, es interesante ver qué diferencia existe entre las dos especies simpátridas en el norte. La distancia del ojo al tímpano (fig. 7) es en general superior al diámetro del tímpano en *G. christiani*, inferior en *G. chrysosticta* con cinco excepciones sobre 29 ejemplares, o 39 si se cuenta la muestra de la Sa. de Metán, que por lo tanto se aleja más de *G. christiani* que las poblaciones típicas de *G. chrysosticta*. Para este carácter *G. chrysosticta* no difiere de *G. gracilis*. Además, la dimensión superior del tímpano en *G. chrysosticta* resalta de su compa-

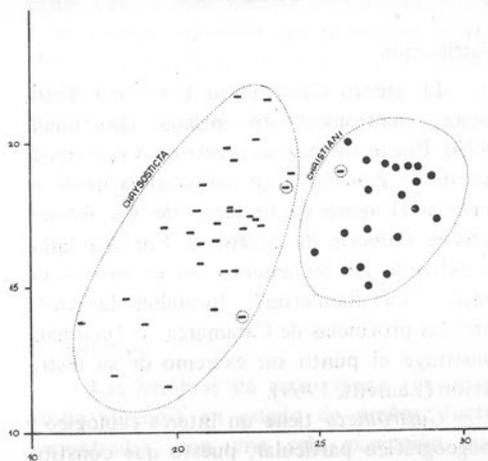


Fig. 8.— Relación entre el diámetro del tímpano y la distancia de la nariz a la boca en *G. christiani* y *G. chrysosticta*. Graduaciones en décimas de milímetros. Hembras de *G. chrysosticta* cercadas.

ración con la distancia de la nariz a la boca (fig. 8).

II - RELACIONES FILOGENÉTICAS

El fenograma morfométrico sugiere que *G. gracilis* es el grupo hermano del conjunto septentrional *christiani-chrysosticta*. Pero el modo de reproducción, el patrón de coloración y algunos detalles como el diámetro del tímpano en relación con su distancia al ojo sugieren más bien que *G. christiani* deriva de un antecesor más antiguo, y que *G. gracilis* y *G. chrysosticta* pertenecen a una especie, incluso a una misma especie. En tal caso, las similitudes morfométricas y las manchas amarillas o anaranjadas que a menudo poseen las dos formas del norte, podrían resultar de las mismas presiones selectivas.

Sin embargo, para decidir este problema, se necesitarán otros datos, por ejemplo, osteológicos e inmunológicos.

III - ECOLOGIA

Distribución

El género *Gastrotheca* tiene una distribución neotropical discontinua (Duellman, 1970). Por un lado se extiende en Centroamérica desde Panamá y en Sudamérica desde el norte y el oeste (a lo largo de los Andes) hasta el noroeste de Argentina. Por otro lado, se extiende en Sudamérica en el sureste de Brasil. "La Banderita", localidad limítrofe entre las provincias de Catamarca y Tucumán, constituye el punto sur extremo de su distribución (Laurent, 1969).

Gastrotheca tiene un interés ecológico y zoogeográfico particular, puesto que constituye un elemento indicador en nuestro país de la así denominada por Cabrera y Willink (1973), "Provincia Biogeográfica de las Yungas", junto con otros anuros, como *Telmatobius ceiorum*, *Eleutherodactylus discoidalis* y *Melanophryniscus rubiventris*; reptiles, como *Opiputeer xestus* y *Philodryas varius*; y aves, como *Lochmias nematura obscurata*, *Scytalopus superciliosus* o *Cinclus schultzi*. El clima de la Provincia Biogeográfica de las Yungas en Argentina es cálido y húmedo con lluvias estivales y heladas invernales; templado y húmedo con invierno frío en las zonas más elevadas (Cabrera, 1976). Estos datos demuestran un error deslizado por Duellman y Maness (1980), quienes especificaron como habitat de *G. gracilis* y *G. christiani*, el bosque seco ("dry forest").

El género *Gastrotheca* habita en el noroeste de Argentina en los flancos orientales de las Sierras Subandinas y del Anconquiya - una Sierra Pampeana-, precisamente en los pisos altitudinales de vegetación correspondientes al bosque montano inferior subtropical y el bosque montano superior de la nomenclatura de Vervoort (1981, b). "Bosque montano inferior subtropical" es el nuevo nombre que el fitogeógrafo citado da a la "selva tucumano-boliviana" sensu stricto, que como este autor explica, constituye la prolongación de los bosques de Yungas de Bolivia. Corresponde además a la selva montana de Cabrera (1976).

En el sector meridional de su distribución geográfica, *Gastrotheca* ocupa el nivel superior del bosque sub-tropical. En el sector septentrional, el límite altitudinal inferior del género está ubicado a unos cien metros por encima de la orilla del bosque montano subtropical, situada a los 500 metros.

El límite altitudinal superior de *Gastrotheca*, se sitúa a unos cien metros más abajo del borde superior estipulado por Cabrera (op. cit.) para el bosque montano superior: 2.700 m. *Gastrotheca* está estrechamente asociada al bosque montano superior de "aliso" (*Alnus acuminata*; Betulaceae, FAGALES), elemento holártico y de "pino del cerro" (*Podocarpus parlatorei*; Podocarpaceae, CONIFERALES), elemento austral y única conífera del noroeste de Argentina (datos fitogeográficos de Vervoort, 1979; 1982).

La distribución ecológica, altitudinal, orográfica y geográfica del género en Argentina se sintetiza y compara en la tabla II. Los datos referidos a los ciclos anuales, en la tabla III. Se agrega además un mapa (fig. 1) con las localidades.

Ambiente del parto

G. gracilis

Gastrotheca gracilis deposita los renacuajos en piletones de "crenótopos" (= vertientes), como sucede en Taficillo, extremo septentrional de la Sa. de San Javier, y en pequeñas charcas temporarias o "charcas de lluvia" del bosque subtropical montano, como en la barranca E del río de los Sosa, en la ruta a Tafí del Valle, y del bosque montano superior, como en la Sa. de Medina (ver nota aclaratoria 2, tabla IV).

Antes del parto, las hembras de *G. gracilis* se encontraron cerca de las charcas, o en los taludes rocosos de las vertientes. Aparentemente en ninguna de las dos especies con desarrollo intrasacular incompleto, *G. gracilis* y *G. chrysosticta*, los cursos torrentosos de montaña constituyen el ambiente en el que tiene lugar el parto. Tampoco se hallaron renacuajos hasta ahora en el "heleodendron", o ambiente de aguas retenidas en oquedades de árboles.

Se infiere de las observaciones mencionadas que cuando se acerca el momento del parto, la hembra grávida de *G. gracilis* se dirige desde la cueva, oquedad de árbol o grieta de la pared rocosa de la vertiente, hacia las charcas o piletas. En el caso de los crenótopos, según lo observado en la vertiente de Velárdez (límite superior del bosque montano inferior subtropical), en Taficillo, los desplazamientos hasta el piletón parecen tener lugar durante varias noches sucesivas antes del parto. La hembra se refugiaría fácilmente en la grieta o cueva de la pared del crenótopo antes del amanecer. Cuando las disponibilidades de agua no están contiguas a sus guaridas, como en el caso de las charcas, la observación efectuada en el río de los Sosa, favorece la idea de que varios días antes del parto, las hembras se ocultan en refugios temporarios, que serán ocupados durante más días, si el parto se prolonga en la naturaleza hasta dos semanas, como registró Laurent (1976) en el laboratorio. También es plausible que las diferentes tandas de renacuajos sean expelidas en distintas charcas, facilitando así la dispersión genética.

G. chrysostricta

Las dos únicas hembras grávidas de *Gastrotheca chrysostricta* capturadas hasta la fecha, fueron encontradas revisando Bromeliáceas. Una de ellas en el bosque montano subtropical con *Ficus maroma* (Moraceae, URTICALES), al S de la Sa. de Las Pavas ("Arazayal"). La otra en el bosque subtropical de la Quebrada "La Palca", en la región de la Sa. del Porongal, caracterizado por la profusión de Bromeliáceas epífitas.

Una posibilidad es que el parto de las dos poblaciones septentrionales de *G. chrysostricta* (la población meridional es la de la Sa. de Metán), tenga lugar en las charcas de lluvia, como sucede en *G. gracilis*, pero una hipótesis alternativa es que se verifique en el heleophyton, es decir, en las aguas retenidas entre las vainas foliares de las Bromeliáceas epífitas, residencias ecológicas a las que Gavrilov (1981), se refirió como "acuarios naturales". Las Bromeliáceas epífitas tienen una abundancia mayor en estos

bosques subtropicales nortefíos (distrito "Oranense" en la clasificación de Cabrera, 1958), y no resulta imposible que la hembra grávida efectúe la expulsión de los renacuajos incluso en diferentes plantas. La población de "La Palca" no se observó en otro lugar que en Bromeliáceas epífitas. Se conoce que el heleophyton constituye el sitio de desarrollo larval de dos géneros de Amphygnathodontinae: *Fritziana* y *Flectonotus* (Lutz, 1954).

G. christiani

Las hembras de esta especie (con desarrollo directo) en estado de preñez, fueron encontradas, con una sola excepción, bajo piedras o bajo el continuo estrato muscinal de las paredes rocosas. La excepción se refiere a una hembra hallada en una oquedad de árbol, caso que comentamos más adelante, en el próximo título. Juveniles con pocos días de nacidos se encontraron bajo grandes piedras. Se infiere de estas observaciones que el parto puede tener lugar bajo las mismas. Durante el parto observado en cautiverio, la hembra, a pesar de que disponía de piedras y abundante musgo, mantuvo como única posición, la adherencia a la parte superior de la pared de vidrio del terrario (ver más adelante, en Etología del parto, las observaciones detalladas referidas a esta hembra).

Como los adultos de *G. christiani* viven en las grietas de las rocas (Laurent, Scrocchi y Terán, 1979), resulta muy interesante el hecho que la hembra efectúe desplazamientos por el estrato muscinal que cubre a las mismas, hasta encontrar como lugar protegido para el parto, las piedras o peñascos caídos al pie de los paredones y laderas, bajo los cuales se guarden. Este comportamiento puede interpretarse como atavismo de una pulsión. Si bien la vuelta al agua en relación con la expulsión de los renacuajos se superó con la adaptación incubatriz del desarrollo directo, el estado de inquietud que motiva el alejamiento de la residencia ecológica habitual, la grieta de la roca, persiste filogenéticamente.

Consideraciones ecológicas generales

G. gracilis

Gastrotheca gracilis es un elemento característico de los alisales (Laguna del Teso, 1.800 m; La Banderita, 1.900 m; ruta a Tafi del Valle, 1.400-1.850 m) y de los bosques de "pino del cerro" ("bosque del silencio" de las Cumbres de Taficillo, 1.500-1.700 m; Sa. de Medina, 1.550 m) en la provincia de Tucumán. *Gastrotheca gracilis* se encuentra además en el nivel superior del bosque montano subtropical tucumano (Laurent y Terán, 1981). El registro de esta especie a 1.260 m, permite inferir su posible mayor extensión en dicha comunidad.

Los machos de *G. gracilis* se encuentran durante el período de reproducción en árboles y arbustos, en oquedades de árboles, en huecos en el suelo, bajo hojas o musgos, bajo o entre piedras, en grietas de las paredes rocosas de las vertientes. Las hembras se pueden encontrar, como mencionáramos en el título anterior, cerca de las charcas o de las piletas de las vertientes (listas para el parto), en oquedades de árboles y, como cita Laurent (1976) para un espécimen, incluso en el heleodendron. Una hembra se encontró en un hueco de "cochucho" (*Fagara coco*; Rutaceae, GERANIALES).

G. chrysosticta

La población meridional de *G. chrysosticta* (Sa. de Metán), ocupa las dos subdivisiones altitudinales del estrato montano: el piso del bosque subtropical, entre los 1.200 y los 1.500 m y el piso del bosque montano superior de *Alnus* y de *Podocarpus*, entre los 1.500 y los 1.800 m. Observaciones preliminares permiten inferir que su ecología es similar a la de *G. gracilis*. Por ejemplo, después de varios días de lluvia se observaron individuos de *G. chrysosticta* cantando más cerca del suelo, o efectuando cortos desplazamientos por el mismo, a semejanza de lo que Laurent (1976) cita para *G. gracilis*. Ambas especies fueron encontradas en oquedades de árboles (machos en *G. chrysosticta*).

El 20 de septiembre de 1977 se escuchó

un coro de machos a los 1.250 m (Bosque subtropical), al desencadenarse una lluvia por la noche. Voces aisladas se escucharon en la barranca norte del río Pinal (bosque de *Podocarpus*), entre el 23 y el 28 de agosto de 1978 durante el crepúsculo. En el primer caso cantaban desde muy alto, en la copa de los árboles; en el segundo, las voces provenían desde el mismo interior de los árboles viejos del bosque y del suelo adyacente a los mismos. El suelo de este bosque se caracteriza por ser muy suelto, y los troncos huecos, junto con las raíces y piedras, forman numerosas cuevas que constituyen residencias ecológicas apropiadas para estas ranas.

Se efectuaron observaciones más detalladas en noviembre de 1980, en el bosque de *Podocarpus* mencionado, extendido en las barrancas del río Pinal, que corre en dirección W - E y en el bosque de *Alnus* de la Quebrada de "La Toma". Esta quebrada, con una ciénaga en su entrada, está separada del río Pinal por un cono aluvial. Nos parece interesante relatar a continuación estas observaciones, que se realizaron al finalizar un período de sequía:

1) Río Pinal. 1.650 m. XI/1980.

- 17/IX: 20.15-24 hs. Niebla y precipitaciones intermitentes. Los machos cantaron separados por una distancia de 10 a 20 m, sobre troncos, ramas y en oquedades de árboles.

- 20/XI: 20-24 hs. Niebla y lluvias. Los machos cantaron formando coros, alejándose de sus guaridas.

- 21/XI: Niebla. A partir de las 20 hs. se escucharon los primeros cantos.

Desde las 20.30 hs. comenzó una lluvia que duró varias horas. Con estas condiciones cantaron más cerca del suelo, sobre helechos y prendidos en tallitos; fueron observados saltando sobre la hojarasca.

- 22/XI: Nieblas y lluvias durante todo el día. No se escucharon cantos, situación que se repitió al día siguiente con las mismas condiciones meteorológicas.

2) Quebrada de "La Toma". 1.650 m. XI/1980.

- 18/XI: Nieblas y precipitaciones intermitentes. A las 20.15 hs. se escucharon los primeros machos, cantando sobre troncos, ramas y helechos. Los machos cantaban fuerte y se distinguían coros. A las 24 hs. seguían cantando.

- 19/XI: Llovizna. Comenzaron a cantar a las 21 hs., pero no se escucharon más de seis individuos. Alternativamente cantaban tres, dos, o incluso solo un ejemplar, a intervalos desde unos pocos minutos hasta quince minutos.

- 23/XI: Niebla y lluvias. Se escucharon coros a las 22.30 hs.

De las poblaciones norteñas de *G. chrysostricta*, obtuvimos los siguientes datos: desde las 19 hs. del día 12/IX/1981 y hasta las 4 hs. de la madrugada del 13, horas antes de una nevada, se escuchó el canto de numerosos machos localizados en Bromeliáceas epífitas en la Quebrada "La Palca" (1.250 m), lugar cercano a la localidad típica, ambos situados en la picada Baritú-Porongal. Finalmente, nos referiremos a la población "Arazayal". La vegetación del bosque subtropical con *Ficus maroma* forma un dosel enmarañado del que emergen grandes árboles cargados de helechos, orquídeas y bromelias. En el suelo de este bosque yacen troncos caídos con abundantes epífitas, y rocas semisepultadas. Las observaciones más detalladas se efectuaron el año 1980, entre el 9 y el 14 de octubre. Si bien la vegetación y la tierra se encontraban relativamente secas, se conservaba agua en las Bromeliáceas, en las charcas y en los arroyos. Durante la noche, los estratos bajos de la vegetación del bosque quedaban humedecidos con las gotas secretadas por los grandes árboles por gutación.

Los machos de esta población fueron observados cantando entre la maraña de arbustos y enredaderas, sobre ramitas, hojas grandes a 1 o 2 m del suelo, sobre helechos o sobre hojas de Bromeliáceas. Solamente las noches del 10 y del 11/X, con cielo nublado, escucha-

mos un coro continuo de machos. En realidad se trataba de múltiples coros independientes, con un sector localizado para cada coro. Repentinamente quedaban cantando sólo algunos individuos, teniendo lugar después un intervalo silencioso. Durante las noches posteriores (12-14/X) escuchamos solamente algunos coros aislados de machos, entre las 20 y las 21 hs., permaneciendo después en silencio. Esta interrupción del canto de atracción sexual tuvo lugar probablemente con motivo de los altos registros de temperatura que se daban durante el día. El canto sexual del macho se escuchó además en noviembre de 1978 y en septiembre de 1979.

G. christiani

Los hábitos de *Gastrotheca christiani* son básicamente chasmófilos, término que referimos a los organismos habitantes de las grietas de las rocas, tanto vegetales como animales (ver tabla II y nota aclaratoria 1), según lo observado en las regiones en las cuales hasta ahora se encontró esta especie: la Snía de Calilegua, entre los 1.550 y los 2.600 m, la Sa. del Porongal, a los 1.550 m, y Baritú, entre los 1.550 y los 1.600 m. Se conoce además dos referencias de hábitos dendrófilos. Barrio (1976), cita el registro de juveniles que se encontraron en oquedades de árboles y Laurent (1976), el de una hembra hallada también en la cavidad de una rama, en este caso de un aliso (*Alnus acuminata*), en la zona de los filos "El Duraznillo", a tres horas (a pie) del Alto Calilegua, y que a su vez constituye el récord altitudinal del género en Argentina (2.600 m).

De diferentes estadías en la Snía de Calilegua, se obtuvieron los datos siguientes: el cortejo y el amplexo tienen lugar entre mayo y septiembre. En estos meses, el canto sexual del macho se escuchó desde las grietas y cuevas de las paredes rocosas. Se registraron innumerables coros durante las veinticuatro horas del día, entre el 3 y el 13 de septiembre de 1976 (año de helada tardía en el noroeste argentino), incluso a temperaturas entre 0°C y -4°C. Bajo estas condiciones, los *Melanophryniscus* perma-

necían inmóviles y los *Telmatobius* inactivos. Durante varios días el bosque quedó cubierto de nieve, al tiempo que se sucedían los estampidos provocados por la caída de numerosos árboles, por acción del congelamiento. Sin embargo, la actividad de las ranas marsupiales dentro de las grietas y cuevas era intensa.

Entre octubre y noviembre, las hembras grávidas se sitúan bajo las piedras según nuestra observación, más los datos de Laurent (1967) y de Barrio (1976). El 16/X/1980, una hembra con el marsupio vacío y dos juveniles con pocos días de vida, se encontraron bajo una piedra de 70 cm de largo y 35 cm de espesor en la Quebrada "Agua del Tigre", en la zona de Abra de Cañas (1.707).

En el mes de noviembre de 1978, en plena temporada de lluvias, como así también durante octubre de 1980 (año de sequía prolongada), no se escuchó el canto sexual del macho, a diferencia de lo observado en los meses antes citados en las mismas grietas y cuevas.

El parto tiene lugar durante el mes de diciembre, de acuerdo con nuestra observación, la de Laurent (1976) y las de Barrio (1976), efectuadas en los tres casos en el laboratorio. Sin embargo la observación realizada en la Quebrada "Agua del Tigre", sugiere que los partos tienen lugar por lo menos desde octubre.

En la provincia de Salta, *G. christiani* se encuentra en el bosque de *Podocarpus* de Baritú, en el cual se escuchó cantar el 11/IX/1981, entre las 20 y las 21 hs., a más de diez machos localizados en grietas y cuevas contiguas, de la barranca en la Quebrada "El Mateal". En estas grietas se hallaron diez machos y una hembra con la bolsa incubatriz vacía junto a un ejemplar de *Hyla pulchella andina* y otro de *Eleutherodactylus discoidalis*. La otra localidad salteña para *G. christiani* la constituye la Quebrada "Peña La Gateada", a los 1.550 m en la región de la Sa. del Porongal, en pleno bosque subtropical nebuloso y umbrío con "helechos arborescentes" (*Nephelea incana*, Cyatheaaceae, FILICALES). Los helechos arborescentes son denominados por los lugareños "ala i cuervo", y se observaron en grupos de dos, tres, cuatro y hasta siete ejemplares entre los 1.400

y los 1.700 m. En la mencionada quebrada se escuchó cantar a un macho el 12/IX/1981, a las 14 hs., con llovizna persistente. Este individuo cantaba guarecido en una profunda grieta en la pared rocosa de la quebrada, muy húmeda y ricamente cubierta por musgos.

Conclusiones

1) La amplitud altitudinal conocida para cada una de las especies es 1.260-2.000 m (*G. gracilis*); 600 - 1.800 m (*G. chrysosticta*); 1.550 - 2.600 m (*G. christiani*).

2) Los hábitos pueden sintetizarse así: arborícolas-chasmófilos (*G. gracilis*); chasmófilos-arborícolas (*G. christiani*); arborícolas-bromelícolas (*G. chrysosticta*).

Los hábitos de *G. gracilis* y *G. christiani* poseen una relación inversa: *gracilis* es principalmente arborícola, aunque en los crenótopos es chasmófila; *christiani* es básicamente chasmófila, en algunos casos arborícola.

3) El hecho señalado por Barrio (1976) y por Laurent (1976), referente a la dificultad de encontrar machos de *G. christiani* se explica por los hábitos chasmófilos de la especie. Por el contrario, el hecho que las hembras grávidas se ubiquen bajo las piedras, facilita su captura.

4) Una comparación preliminar del ciclo anual (tabla III), habla a favor de que las ranas marsupiales del noroeste argentino son reproductores estacionales.

5) En general, el período del canto sexual del macho está ligado a temporadas con nieblas y frecuentes lloviznas finas y persistentes, y concluye cuando queda bien establecida la temporada de lluvias. La población de *G. chrysosticta* de "Arazayal", de altura más baja, está adaptada a las condiciones de un mesoclima que recibe una marcada influencia del clima caluroso del llano.

6) Los sitios conocidos de canto de los machos son: estratos muscinal, arbustivo y arbóreo, oquedades de árboles y grietas en las paredes rocosas de los crenótopos (*G. gracilis*); estratos arbustivo y arbóreo, árboles huecos y

cuevas en el suelo adyacentes y comunicadas a los mismos, oquedades de árboles (*G. chrysosticta* "Metán"); estratos arbustivo y arbóreo, y Bromeliáceas (*G. chrysosticta* "Araza-yal"); Bromeliáceas (*G. chrysosticta* "La Palca"); entrada e interior de grietas o cuevas (*G. christiani*).

7) Las observaciones de los sitios de canto de los machos indican que el amplexo sería terrestre, como se observó ya para otras especies del género.

8) En las especies con desarrollo larvario, el ciclo de reproducción comenzaría hacia fines de agosto-setiembre, teniendo lugar hasta noviembre el canto sexual del macho y el amplexo, y en general entre octubre y diciembre, los partos. La presencia de renacuajos de *G. gracilis* (Sa. de Medina) en enero-febrero, indica fecundación en noviembre.

Que el comienzo del ciclo de reproducción se verifique en los meses más arriba indicados quedó fortalecido con las observaciones efectuadas con los machos de *G. chrysosticta* en la Sa. de Metán. Los mismos cantaron guarecidos hacia fines de agosto, al descubierto en setiembre.

9) El ciclo reproductivo de *G. christiani* comienza más temprano, en relación con condiciones meteorológicas particulares de la temporada de frío del ambiente de Nebulisilvae en el que habitan: nieblas intermitentes y lloviznas finas e intermitentes; temperaturas relativamente bajas.

10) Los machos de *G. christiani* dejan de cantar en octubre, y las hembras grávidas se ocultan para esta fecha bajo las piedras. Los datos obtenidos hasta ahora indican que el parto tiene lugar entre octubre y diciembre.

11) El desarrollo intrasacular duraría aparentemente unos dos meses en las especies con fase larvaria libre, y por lo menos unos tres meses en *G. christiani*, con desarrollo directo.

IV -ETOLOGIA DEL PARTO

Introducción

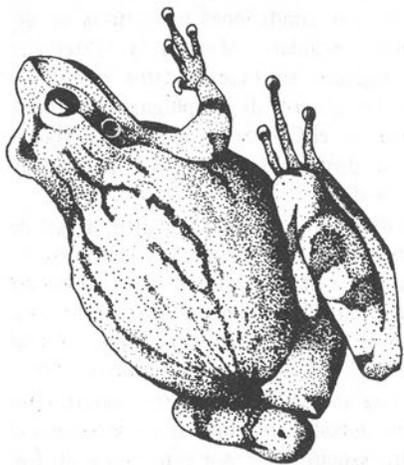
Gastrotheca pertenece a la subfamilia

Amphignathodontinae, caracterizada por diferentes grados de cuidado parental (Laurent, 1979). En unos géneros la incubación de la prole se verifica sin protección marsupial y con la piel modificada en depresiones individuales (*Stefania*, *Cryptobatrachus*). En otros géneros cuyas especies se denominan "ranas marsupiales", la incubación tiene lugar en un marsupio, que puede ser transparente (*Flectonotus*) o no (*Amphignathodon*, *Gastrotheca*) (del Pino, 1980).

La especialización incubatriz materno-dorsal "marsupial", constituye una de las más notables adaptaciones verificadas en las tendencias evolutivas de cuidado parental en los Anuros, junto con la incubación paterno-gutural en *Rhinoderma*, materno-gástrica en *Rheobatrachus*, el viviparismo de *Nectophrynoides occidentalis*, las cámaras alveolares dorsales de Pipa, entre otras adaptaciones.

La adaptación materno marsupial tuvo probablemente su origen en los ambientes estructurados y estables (propicio para las estrategias "K") de pluvisilvas del norte de Sudamérica. Los ambientes estructurados y estables constituyen una de las fuerzas motrices ambientales que, según Wilson (1980), conducen a un aumento del cuidado parental. Resulta interesante que esta adaptación marsupial, que independiza parcial o totalmente a un animal del ambiente acuático, no constituye una respuesta a la presión selectiva impuesta por cambios climáticos, por condiciones progresivas de desecamiento. Scanlan, Maxson y Duellman (1980), sugieren en base a datos inmunológicos que los géneros de Amphignathodontinae divergieron en el Cenozoico temprano, relacionando esta divergencia evolutiva con el levantamiento andino.

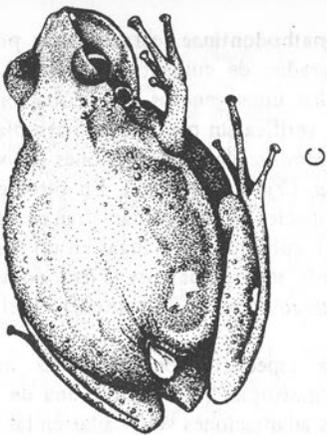
El marsupio o bolsa incubatriz dorsal de *Gastrotheca* es un repliegue tegumentario interno en forma de saco, situado por debajo del tegumento dorsal, y continuo con éste solamente en el área de la apertura marsupial (del Pino, Galarza, de Albuja y Humphries, 1975). Se relaciona además con el cuerpo materno por el *septum dorsal*, estructura que contribuye al suministro sanguíneo y por estructuras en for-



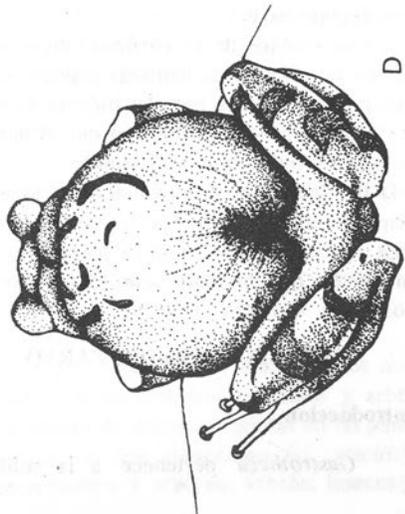
A



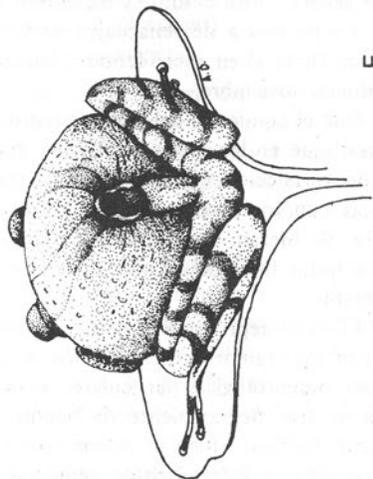
B



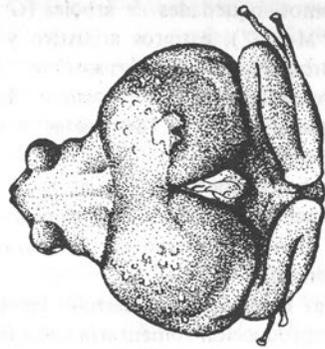
C



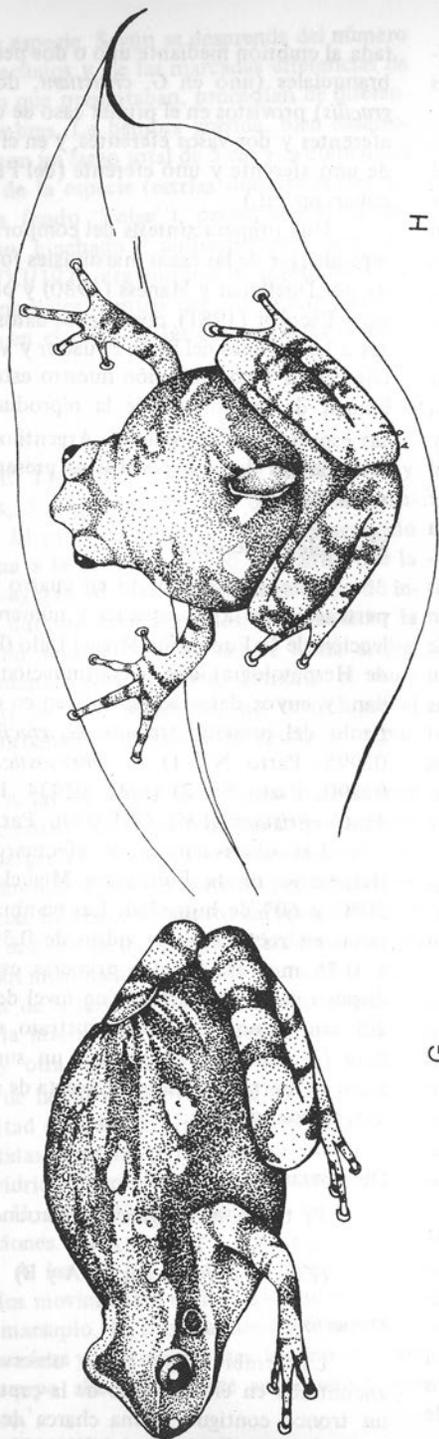
D



E



F



Lam. I.— Hembras grávidas de las especies de *Gastrotheca* del Noroeste de Argentina.

- A y D: *Gastrotheca gracilis* (FML 02995). Río de los Sosa. Ruta a Tañí del Valle (1260 m). Escala = x 1.5.
 B y E: *Gastrotheca chrysostricta* (FML 02890). Arazayal (600-700m). Salta. Escala = x 1.5.
 C y F: *Gastrotheca christiani* (FML OST 0196). Sñia de Callegua (1.700 m). Jujuy. Escala = x 1.5.
 G y H: *Gastrotheca chrysostricta* (FML 02934). Quebrada "La Palca" (1250 m). Sa. del Porongal. Salta. Escala = x 2.5.

ma de filamentos que contienen vasos sanguíneos, tejido conectivo y posiblemente nervios (del Pino, 1980).

El desarrollo intrasacular puede ser directo (completo), o indirecto (incompleto). En el primer caso, emergen del marsupio (después de eclosionar) durante el parto, ranitas que son réplicas en miniatura del adulto. En las especies con desarrollo intrasacular incompleto, se presenta una fase con larvas acuáticas libres. La hembra elimina del marsupio renacuajos, cuya primera parte del desarrollo tuvo lugar de manera intrasacular. ¿Cuál de los dos tipos de desarrollo representa el estado primitivo y cuál el derivado? Según del Pino (1980) y del Pino y Escobar (1981), la morfología sacular sufrió en el tiempo evolutivo una tendencia a un aumento de la complejidad. Por consiguiente, la presencia de una bolsa incubatriz más compleja en las especies actuales que poseen fase larvaria, indica que las mismas proceden de especies con desarrollo directo que recobraron el mecanismo primario de eliminación de larvas libres (del Pino y Escobar 1981). Para Laurent (1979), la coexistencia en el genoma de los dos programas, y la realización de uno u otro según las circunstancias, constituye un caso de reversibilidad evolutiva.

Duellman (1983) resume 27 especies de *Gastrotheca* con desarrollo directo y 13 con renacuajos libres. A la segunda lista agregamos ahora a *G. chrysosticta*.

Una interesante adaptación embrionaria que los Amphignathodontinae comparten con los Hemiphraetidae la constituyen las denominadas branquias en forma de campana ("bell gills") o de sombrilla ("umbrella-like gills"). Estas branquias, presentes en las ranas marsupiales independientemente del estado en el que nacen, son formaciones embrionarias membranosas y altamente vascularizadas, derivadas de los arcos branquiales y especializadas en los intercambios respiratorios materno-embriónicos. Estas branquias y el marsupio vascularizado forman una estrecha asociación durante el desarrollo embrionario intrasacular, quedando separadas del mismo por una delgada capa de gelatina, según los estudios de del Pino y Escobar (1981). Cada branquia, a su vez, está conec-

tada al embrión mediante uno o dos pedúnculos branquiales (uno en *G. christiani*, dos en *G. gracilis*) provistos en el primer caso de dos vasos aferentes y dos vasos eferentes, y en el segundo de uno aferente y uno eferente (del Pino y Escobar. op. cit.).

Una primera síntesis del comportamiento reproductor de las ranas marsupiales fue realizada por Duellman y Maness (1980) y por del Pino y Escobar (1981), con nuevos datos referentes a las especies del Perú, Ecuador y Venezuela. Ofrecemos a continuación nuestro estudio preliminar de la etología de la reproducción de las especies del noroeste de Argentina. La síntesis de los datos expuestos se presenta en la tabla IV.

Materiales y Métodos

Observamos el parto en cuatro hembras, pertenecientes a las especies y números de colección de la Fundación Miguel Lillo (Programa de Herpetología) que a continuación se detallan, y cuyos datos se especifican en el primer título del presente trabajo: *G. gracilis* (FML 02995, Parto N° 1), *G. chrysosticta* (FML 02890; Parto N° 2) (FML 02934, Parto N° 4); *G. christiani* (FML OST 0196; Parto N° 3).

Las observaciones se efectuaron en el Herpetario de la Fundación Miguel Lillo, a 20°C y 60% de humedad. Las hembras se alojaron en recipientes de vidrio de 0,39 x 0,28 x 0,25 m. Para las dos primeras especies se dispuso antes del parto de un nivel de agua de 2,5 cm y una "isla" de sustrato muscinal. Para *G. christiani* se preparó un sustrato de 5 cm de tierra de bosque, cubierta de musgos y con algunas piedras.

Observaciones

- 1) *Gastrotheca gracilis* (Barranca E río de los Sosa, TUCUMAN)
(Lám. I, A y D Lám. II, A y B)

Preparto

La hembra cuyo parto observamos, se encontraba en el momento de la captura bajo un tronco contiguo a una charca de lluvia, a las 14 hs. con llovizna el 9/XI/1979. En la citada charca se hallaron más de 100 renacuajos

de esta especie. Según se desprende del número de renacuajos y de las marcadas diferencias de tamaño que presentaban, procedían de diferentes hembras. La hembra grávida, bien desarrollada, con un largo total de 5 cm y la coloración típica de la especie (estrías dorsales verdes sobre un fondo "beige"), presentaba el marsupio muy hinchado y uniformemente turgente. El 11/XI/1979 era notorio el movimiento de los renacuajos dentro del marsupio, especialmente en el nivel de las extremidades anteriores

Parto

El 11/XI/1979 tuvo lugar entre las 14 y las 14,15 hs. el nacimiento del primer renacuajo. El proceso comenzó antes del agregado de agua a la cuba (se agregó ésta antes que la larva cayera). Al caer al agua, la larva quedó inmóvil durante unos segundos, sin mantener la posición normal, con el vientre hacia arriba, aparentando estar muerta. Durante el nacimiento de este renacuajo, no tuvo lugar el comportamiento maternal de ayuda de expulsión.

A las 19.37 hs del mismo día comenzó el nacimiento de la segunda larva, que terminó de emerger a las 19.48 hs., quedando no obstante, adherida al cuerpo materno por tensión superficial. El desprendimiento del renacuajo tuvo lugar después de dos minutos, facilitado por sus propios movimientos caudales. Durante la emergencia de la larva, la hembra mostró alteración ante la intervención del observador, repitiendo una y otra vez la actitud de trepar por el vidrio de la cuba, para volver al agua y sumergir la mitad del cuerpo. Una vez en el agua, aplicó repetidas veces las patas anteriores en la pared de vidrio, ejerciendo presión hacia adelante (lám. II, A), acción que hablaría a favor de contracciones.

A las 20 hs, estimulada aparentemente por los movimientos de las larvas en el interior del marsupio, la hembra sumergió su cuerpo, con narinas y ojos emergentes. Inclino asimismo su cuerpo alternativamente sobre uno y otro flanco.

A las 20.10 hs. sobrevino lo que denominamos "pauta motora de parto", por medio de la cual las hembras de *Gastrotheca* ejecutan la apertura y el movimiento sacular, que facilitan la expulsión de las crías. Esta pauta de comportamiento se verificó en esta hembra de la siguiente manera: 1) la introducción de dos dedos en el marsupio (IV y V) de ambas extremidades posteriores, con la superficie plantar hacia arriba, provocando esta acción, la máxima dilatación de la abertura marsupial (lám. II fig. B); 2) el rítmico movimiento de las extremidades posteriores, por el cual los dedos IV y V llegan en rápidos movimientos hacia adelante en el interior del marsupio, y luego hacia atrás, facilitando la salida de los renacuajos.

Durante nueve minutos fueron expulsados 35 renacuajos con el movimiento descrito, ejecutado con gran rapidez. Los renacuajos salieron primero a intervalos de tres, dos o medio minuto, y después uno tras otro.

A las 20.30 hs. se observó otro renacuajo a través de la apertura marsupial. El conjunto de los renacuajos restantes, en los momentos en los cuales la hembra repitió la acción de subir al vidrio, ejerció una notable presión en los flancos y hacia abajo del marsupio. El marsupio fue adquiriendo nuevamente la turgencia original observada durante el pre-parto (lám. I, figs. A y D).

El 12/XI tuvo lugar el nacimiento de las citadas larvas, entre las 18.37 y las 20.30 hs. La hembra ejecutó nuevamente la pauta motora de parto con gran rapidez, pero interrumpida durante un intervalo, durante el cual efectuó movimientos de rascado con las extremidades posteriores. Las últimas sacudidas saculares no fueron tan rápidas y rítmicas, y provocaron la máxima distensión del marsupio. Los primeros renacuajos nacidos este día no efectuaron movimientos corporales evidentes durante aproximadamente un minuto. Junto con la última tanda de larvas expelidas, se observaron 13 renacuajos abortados, con las branquias en forma de campana, y cinco huevos. El total de renacuajos nacidos durante las treinta horas y media de duración del parto sumó 68 (contando los 13 abortados).

Post-parto

Al finalizar el parto, la hembra repitió la misma pauta motora de acción descrita más arriba, pero ahora con un diferente papel causal: la limpieza del marsupio o "toilette" en la expresión de Barrio, eliminando restos mucosos y epiteliales. Cuando finalizó la operación de aseo, ejecutada también en el agua, la hembra se ocultó en el sustrato del terrario.

Terminado el parto, el estado físico observado en la hembra fue el de agotamiento y delgadez extrema.

Voz de la hembra

Se considera en general que las hembras de la mayoría de las especies de Anuros son mudas, y que cuando tienen voz, ésta es mucho más débil y suave que la de los machos. Una excepción a esta regla la constituye el grito agresivo, presente tanto en machos como en hembras que registró Barrio (1963) en ciertos Ceratophryinae. Blair (1963) cita el registro de la voz de la hembra de *Alytes* como más fuerte que la del macho, y otro caso más interesante en *Tomodactylus*, que posee desarrollo directo y cuyos huevos son depositados en la tierra: machos y hembras cantan, y es el canto de la hembra el que orienta al macho, al contrario de lo que ocurre generalmente en los Anuros. Pero ahora nos interesa en particular la voz de la hembra como "señal de suelta", que se cita y se discute en la bibliografía especializada de comportamiento de comunicación acústica (Bogart, 1960; Blair, 1963, 1968; Evans, 1968; Paillette, 1977).

Blair (1963) considera deseable la confirmación de la voz de las hembras de Anuros, aun en aquellas especies en las cuales fue registrada ya en la literatura. Pensamos entonces que resulta interesante comentar el registro que obtuvimos en el espécimen de *Gastrotheca gracilis* cuyo parto tratamos más arriba, y que constituye tal vez el primero para el género de la voz de la hembra.

Tres días después del parto, el 15/XI/1979, a las 20 hs., obtuvimos efectivamente el registro en la hembra citada de la "voz de rechazo al macho", consistente en la repeti-

ción, -con un sonido mucho más débil, casi inaudible-, de la parte final del canto del macho, que podemos interpretar como un "tic-tic-tic". La emisión de estos sonidos fue la respuesta de esta hembra, a la imitación del canto sexual del macho (crrrrr, tic tic; crrrrr tic tic tic) por parte del observador. Al mismo tiempo que la hembra emitía los sonidos que ya describimos, que interpretamos correspondían a la "voz de suelta de la hembra" ("female release cry"), efectuaba movimientos vibratorios con el marsupio, correspondientes a la "vibración de suelta". De siete ensayos efectuados por el observador, imitando el canto del macho, se obtuvieron tres respuestas (discriminación por parte de la hembra de las mejores imitaciones?).

La "señal de suelta de la hembra", consistente en una llamada o voz de liberación y un temblor vibratorio, tiene lugar en aquellas hembras que no se encuentran receptivas para el amplexo. En nuestro caso particular, no fue difícil interpretar así el comportamiento de la hembra observada, puesto que después del parto lógicamente se encontraba agotada y en estado no receptivo.

Esta interesante señal "acústico-táctil" equivale al "canto de suelta o liberación del macho" ("male release call"), que acompañando a un violento temblor (warning vibration), emiten los machos de los Anuros cuando son abrazados por otro por error. Tuvimos oportunidad de observar repetidas veces este comportamiento en los machos de *Melanophryniscus r. rubriventris* en la Snía. de Calilegua, cuando decenas de individuos se congregaban para la reproducción (XI/1978). Estudios experimentales citados por Bogart (1960), revelarían que tiene una mayor significación el estímulo táctil que la señal auditiva.

Nuestro registro de "canto de suelta" en la hembra de *Gastrotheca gracilis* permite suponer que las así denominadas por Paillette (1977), "señales de contacto físico de la hembra", no constituyen estrictamente respuestas al estímulo táctil proporcionado por el macho, sino que también tienen lugar como respuestas al estímulo acústico.

2) *Gastrotheca chrysosticta* ("Arazayal", Salta)

(Lám. I, B, E ; Lám. II, C, D, E y F)

Preparto

La hembra en cuestión, de 4,17 cm de longitud total, fue capturada el 11/X/1980 a las 20.30 hs., en el momento en que la misma retrocedía hacia la base de la vaina foliar de la Bromeliácea revisada. Mantenido en un terrario, se ocultaba durante el día permaneciendo en las depresiones del suelo, detrás de piedras o sobre hojas anchas; o efectuaba cortos desplazamientos. Durante la noche se mostraba activa, adhiriéndose a los vidrios del terrario y comiendo insectos.

Parto y Post-parto

El 4/XII, a las 7 hs., se observó un renacuajo apoyado en el fondo (nivel del agua: 2,5 cm), y a las 20 hs. se observaron otros cinco alimentándose en la superficie. A las 21 hs., uno de los renacuajos se adhirió a la hembra y comenzó a raer material de la apertura marsupial. Hasta las 21.10 hs. se observó lo siguiente: la hembra, posiblemente ante la molestia del estímulo táctil suministrado por el renacuajo, introdujo un dedo (IV) en el marsupio, posteriormente lo sacó y efectuó un corto desplazamiento sin salir del agua y manteniendo el tipo de posición observado en lám. II, D. Durante este desplazamiento materno, el renacuajo siguió adherido a la masa mucosa emergente a través del orificio sacular. La hembra permaneció quieta en su nueva posición, con el renacuajo adherido y rayando mucosa (lám. II, C).

Entre las 20 y 21 hs., la hembra adoptó una posición previa a la pauta motora de parto, consistente en ubicar el cuerpo en posición casi vertical, apoyando las extremidades anteriores y la superficie ventral de su cuerpo en el sustrato de tierra y musgos, y la mitad posterior del cuerpo sumergida en el agua, con las extremidades apoyadas en el fondo del recipiente (lám. II, D).

A las 21.10 hs. la hembra comenzó la secuencia de la pauta motora de parto. Como

no manifestó alteración ante la observación humana, se pudieron examinar mejor sus posiciones con respecto a la hembra de *G. gracilis* observada. El parto se prolongó hasta las 22,38 hs., y el comportamiento de la limpieza del marsupio, finalizó a las 22.50 hs. El total de larvas nacidas, sumando las seis ya emergidas a las 20 hs. sumó 60 renacuajos.

Detallamos a continuación los aspectos más interesantes del parto y post-parto:

- Introducción del dedo IV en el marsupio, verificándose siempre antes de esta acción, un ligero temblor de dedos.
- Posiciones y secuencias de la pauta motora de apertura y movimiento sacular:

- Parto

1).- Antes del temblor de dedos: ubicación del cuerpo como se describe más arriba; muslo transversal al cuerpo, rodilla plegada; pierna formando un ángulo de 45° con el pie; pie paralelo a la superficie de apoyo; dedos más o menos rígidos y muy separados, orificio sacular dilatado, con un renacuajo visible a través del mismo (lám. II, D).

2).- Posterior al temblor de dedos: muslo en su sector proximal unido al cuerpo, rodilla plegada; pierna bien unida al muslo; dedos I, II y III dispuestos 1/2 cm por debajo de la rodilla; dedo IV por encima de la pierna y ejerciendo presión sobre la misma; extremo distal del dedo IV introducido en el marsupio; máxima dilatación del orificio marsupial (lám. II; E).

3).- Durante el parto, en algunos casos, la hembra inclinó su cuerpo sobre sus flancos izquierdo o derecho, de acuerdo a la posición respectiva del renacuajo por nacer con referencia al urostilo de la madre.

La secuencia completa de la pauta motora de apertura y movimiento sacular (es decir incluyendo el "movimiento de batido del marsupio") tuvo lugar solamente durante la parte final del parto, momento en el que fue eliminado el mayor número de renacuajos.



LAM. II.— Secuencias de parto y post-parto en las especies argentinas de *Gastrotheca* con desarrollo larval. A y B: *Gastrotheca gracilis* (FML 02995). Escala = x 1,5. C, D, E y F: *Gastrotheca chrysostricta* "Arazayal" (FML 02890). Escala = x 1,5. A: Nacimiento de un renacuajo sin ayuda materna de pauta motora de parto. B: Pauta motora de parto: introducción del extremo distal de los dedos IV y V. C: Renacuajo nacido sin ayuda materna, alimentándose de la mucosa del marsupio. D: Posición de parto antes del temblor de dedos. E: Posición de parto después del temblor de dedos: introducción del extremo distal del IV dedo en el marsupio. F: Estado físico de la hembra en el post-parto, al finalizar la "toilette" del marsupio.

- Post-parto

1).- Previo y durante el movimiento sacular de limpieza del marsupio: dedo IV introducido en el marsupio; vientre totalmente convexo; cuerpo totalmente sumergido o con narinas y ojos emergentes

2.- Posterior al citado movimiento: extremidades posteriores estiradas, con los dedos muy separados, tiesos; pueden estar suspendidas y rígidas o apoyadas en el sustrato, notable agitación de la hembra (lám. II, F).

c).- Presencia en un gran número de renacuajos de los pedúnculos branquiales a manera de un "pedículo tisular", por medio del cual algunos de éstos, con el cuerpo ya totalmente emergido del marsupio quedaban sujetos durante algunos segundos al cuerpo materno. La separación del cuerpo materno tuvo lugar por movimientos de la hembra y de los propios renacuajos. El denominado "pedículo tisular" se presentó como una estructura avascular en el momento del nacimiento. No se observó el tipo de posible unión del pedículo en el interior del marsupio.

d).- Los renacuajos que nacían primero se ubicaban en la zona de la abertura marsupial, atraídos por una masa prominente de mucosa ubicada en la parte superior del citado orificio, a la que se adherían rayendo.

Los renacuajos más activos y apedunculados, arrancaban con su aparato raedor el citado pedículo de los recién nacidos. Lo que en un primer momento el observador interpretaba ya como canibalismo, tuvo por el contrario un efecto estimulante, provocó la activación de los movimientos de los hermanos pedunculados, generalmente de menor tamaño, poco activos, y eliminados durante la última parte del parto. En este momento, como ya citamos más arriba, la hembra ejecutó en su forma íntegra, la pauta motora de apertura y movimiento sacular.

e).- Los renacuajos se alimentaron con todos los restos mucosos y epiteliales que evacuó la hembra durante la limpieza o "toilette" del marsupio.

3) *Gastrotheca chrysostricta*

(Quebrada "La Palca", Sa. del Porongal, Salta)

(Lám. I, G y H)

El parto de esta hembra de 3.79 cm de longitud, y capturada el 13/IX/1981 en una Bromeliácea epífita, tuvo lugar el 28/X/1981. Detallamos a continuación algunos puntos de interés:

a).- Parto: hembra adherida al vidrio del recipiente. El salto al agua, segundos antes del comienzo del parto, fue precedido por un ligero temblor de dedos.

b).- El parto duró 25 minutos (21.45-22.10 hs.). Nacieron 33 renacuajos, cifra que constituye, después de la cita de 14 renacuajos en *G. gracilis* por Laurent (1976), el menor registro de número de nacidos en los partos con larvas en especies argentinas. Al finalizar el parto, se observó hacia la derecha del orificio marsupial una evaginación epitelial capilarizada (tejido del marsupio), mientras que hacia la izquierda se observó concentración de mucosa. La evaginación adquirió finalmente turgencia, se rompió el epitelio, fluyó líquido blancuzco y cayó un cigoto.

c).- Introducción de tres dedos en el marsupio (III, IV, V), verificándose siempre antes de este comportamiento, un ligero temblor de dedos.

d).- La hembra efectuó la primera apertura sacular con una extremidad, posteriormente con ambas.

e).- Post parto: la hembra efectuó el movimiento típico de limpieza del marsupio, y posteriormente salió del agua, adhiriéndose al vidrio, con la superficie dorsal ligeramente cóncava.

f).- Los renacuajos nacieron en un estado retrasado, casi inmóviles, con las branquias en forma de campana, de color blanco translúcido, capilarizadas y reducidas. Es factible que la hembra adelantó la pauta motora de parto, debido tal vez a problemas relacionados con el cautiverio.

g).- Algunos renacuajos nacieron envueltos y enrollados, aparentemente muertos. El desprendimiento de la tenue envoltura mucosa fue realizado por las larvas que nacieron primero, una vez cobrada su movilidad. Esta acción provocó la activación de las larvas envueltas.

4) *Gastrotheca christiani*

(Entre Abra Colorada y Río Jordán,
Snía. de Calilegua, Jujuy).

(Lám. I, C y F; Lám. III)

Barrio (1976) observó por primera vez el parto en esta especie, comprobando su desarrollo directo. Pero las diez hembras estudiadas por el autor, tuvieron partos normales, emergiendo los juveniles del marsupio, ya de posición cefálica ya de posición pelviana. La hembra observada por nosotros, tuvo un parto muy diferente (anormal?), que permitió visualizar estructuras y procesos muy interesantes que ocurren en el interior del marsupio.

La hembra en cuestión, de 3,81 cm de longitud, de color cobre con un lunar amarillento en la región dorso-posterior derecho, fue coleccionada bajo tierra suelta y húmeda, debajo de una piedra, en un sector húmedo y umbrío de una barranca, el 20/X/1980.

El parto tuvo lugar durante dos días (6-7/XII/1980). Nacieron diez juveniles, cinco de ellos con el color cobre de la madre, y los otros cinco de color verde. Un undécimo juvenil fue abortado el 6/XII. Los primeros cinco juveniles nacieron normalmente durante el 6/XII. Los nacimientos restantes tuvieron lugar con por lo menos parte del marsupio evaginado del cuerpo materno.

Durante este parto inusual, se produjo efectivamente la evaginación de dos sacos epiteliales a través del orificio marsupial, caracterizados como estructuras membranosas, delgadas y translúcidas, altamente vascularizadas, de color blancuzco-rosado, de mayor turgencia cuanto mayor su descenso.

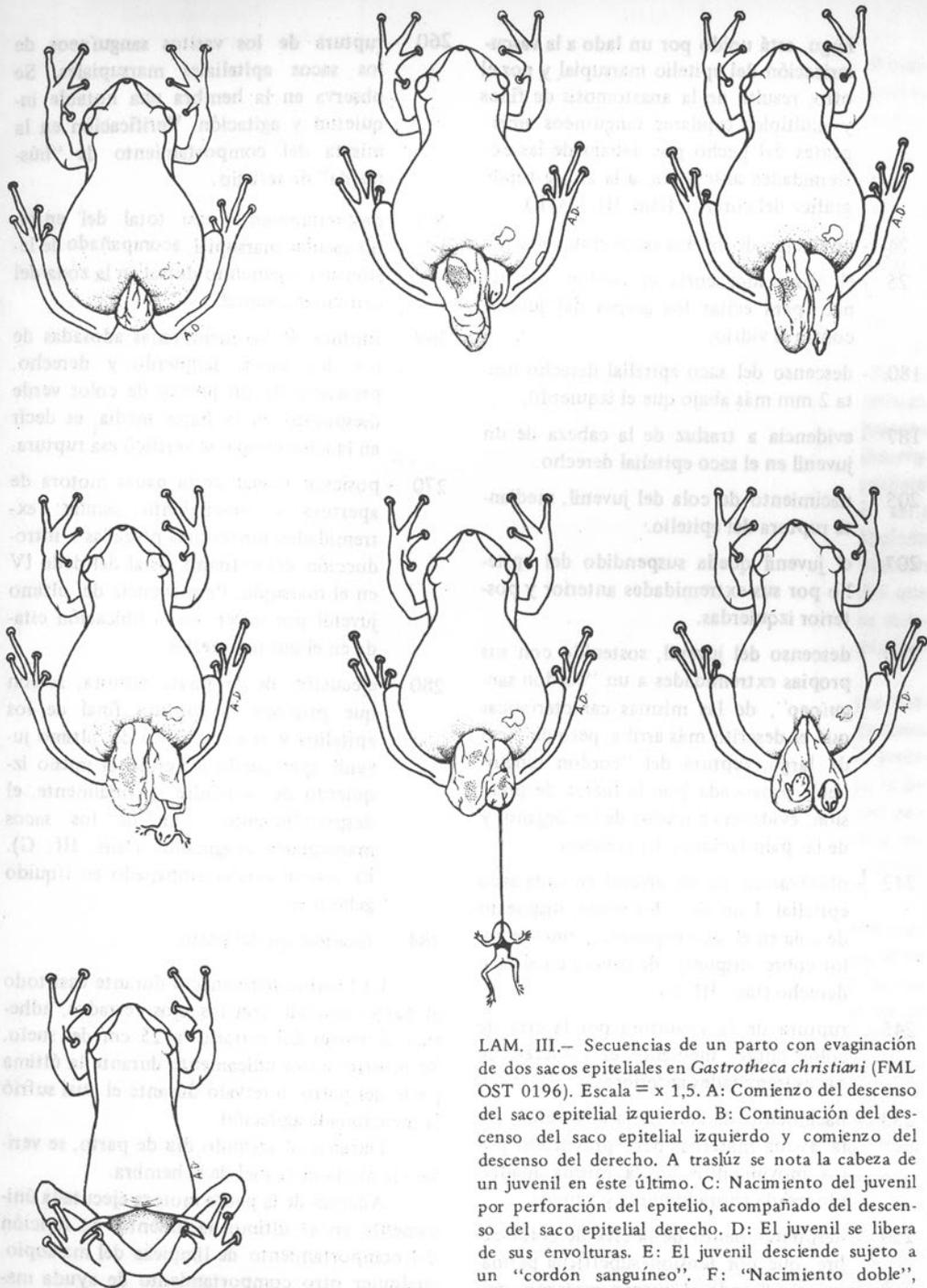
Detallamos a continuación la cronología del descenso de estos sacos epiteliales marsupiales y de los nacimientos que tuvieron lugar durante el mismo. Se da el tiempo de observación en minutos.

I) 6/XII. Observaciones desde las 21.15 hs.

- 00 - orificio marsupial totalmente abierto; comienzo de la emergencia del saco epitelial izquierdo, observado al principio como una única estructura evaginada (lám. III, A).
- 35 - la evaginación mide ya 6 mm; turgencia notoria; evidencia de capilares sanguíneos.
- 55 - descenso del saco epitelial izquierdo verificado hasta 1 cm; presencia de una constricción que define en la estructura evaginada turgente un abultamiento de mayor tamaño (proximal al cuerpo materno), y otro de menor tamaño (distal respecto del mismo); evidencia a trasluz de un cuerpo delimitado de color oscuro.
- 69 - adosada a la primera y a su derecha, se verifica el comienzo del descenso de una segunda evaginación, es decir el segundo saco epitelial.

II) 7/XII. Observaciones desde las 18 hs.

- 00 - descenso del saco epitelial izquierdo hasta 1.5 cm, turgencia cada vez mayor; se torna conspicuo el cuerpo de color verde observado a trasluz, el que resulta ser un juvenil (lám. III, B).
El saco epitelial derecho continúa todavía en el comienzo de su descenso, en el mismo se evidencia a trasluz un juvenil de color cobre (lám. III, B).
- 17 - nacimiento, del juvenil de color cobre, mediante perforación del epitelio, provocada por la presión de su hocico; descenso del saco epitelial derecho aproximándose al nivel del izquierdo, mientras dura el nacimiento (lám. III, C).
- 23 - posterior a su desprendimiento total de la membrana epitelial marsupial, el juvenil permanece pendiente en el aire, por la presencia de una unión que lo vincula todavía al epitelio materno. Se observa como un "cordón sanguíneo", de 1/2 mm de espesor, 7 cm de



LAM. III.— Secuencias de un parto con evaginación de dos sacos epiteliales en *Gastrotheca christiani* (FML OST 0196). Escala = x 1,5. A: Comienzo del descenso del saco epitelial izquierdo. B: Continuación del descenso del saco epitelial izquierdo y comienzo del descenso del derecho. A través se nota la cabeza de un juvenil en éste último. C: Nacimiento del juvenil por perforación del epitelio, acompañado del descenso del saco epitelial derecho. D: El juvenil se libera de sus envolturas. E: El juvenil descende sujeto a un "cordón sanguíneo". F: "Nacimiento doble", un juvenil nace de cabeza y otro de cola. G: Post-parto: limpieza del marsupio, introduciendo el dedo IV.

- largo, está unido por un lado a la vascularización del epitelio marsupial y por el otro, resulta de la anastomosis de finos y múltiples capilares sanguíneos emergentes del pecho por debajo de las extremidades anteriores, a la altura topográfica del corazón (lám. III, D y E).
- 24 - nivelación de los dos sacos epiteliales.
- 25 - el observador corta el cordón sanguíneo para evitar los golpes del juvenil contra el vidrio.
- 180 - descenso del saco epitelial derecho hasta 2 mm más abajo que el izquierdo.
- 187 - evidencia a trasluz de la cabeza de un juvenil en el saco epitelial derecho.
- 205 - nacimiento de cola del juvenil, mediante ruptura del epitelio.
- 207 - el juvenil queda suspendido del epitelio por sus extremidades anterior y posterior izquierdas.
- 210 - descenso del juvenil, sostenido con sus propias extremidades a un "cordón sanguíneo", de las mismas características que el descrito más arriba, pero de 5 cm de largo; ruptura del "cordón sanguíneo" provocada por la fuerza de presión; evidencia a trasluz de los órganos y de las palpaciones del corazón.
- 242 - observación de un juvenil en cada saco epitelial. Uno de color verde, dispuesto de cola en el saco izquierdo y uno de color cobre, dispuesto de cabeza en el saco derecho (lám III, F).
- 245 - ruptura de la envoltura por la cría de color cobre, mediante el esfuerzo de sus extremidades anteriores.
- 253 - nacimiento de cola de la cría verde, sin la ayuda materna pero provocado por los movimientos de la misma madre, observada ahora inquieta y agitada.
- 259 - desprendimiento de la cría de color cobre, que por tensión superficial permanecía adherida al cuerpo materno, empapada en líquido sacular gelatinoso.
- 260 - ruptura de los vasitos sanguíneos de los sacos epiteliales marsupiales. Se observa en la hembra una notable inquietud y agitación. Verificación en la misma del comportamiento de "búsqueda" de refugio.
- 265 - desprendimiento casi total del epitelio sacular marsupial, acompañado de lesión del tegumento dorsal en la zona del orificio marsupial.
- 269 - ruptura de las membranas adosadas de los dos sacos, izquierdo y derecho, presencia de un juvenil de color verde dispuesto en la parte media, es decir en la zona en que se verificó esa ruptura.
- 270 - posición inicial de la pauta motora de apertura y movimiento sacular: extremidades posteriores plegadas e introducción del extremo distal del dedo IV en el marsupio. Permanencia del último juvenil por nacer en la ubicación citada en el punto anterior.
- 280 - ejecución de la pauta motora, acción que provocó la ruptura final de los epitelios y el nacimiento del último juvenil, que quedó adherido al muslo izquierdo de la madre, y finalmente, el desprendimiento total de los sacos marsupiales evaginados (lám. III; G). El juvenil estaba empapado en líquido gelatinoso.
- 284 - finalización del parto.

La hembra permaneció durante casi todo el parto inmóvil con los ojos cerrados, adherida al vidrio del terrario a 25 cm del suelo. Se mostró activa únicamente durante la última parte del parto, intervalo durante el cual sufrió la mencionada agitación.

Durante el segundo día de parto, se verificó la muda de la piel de la hembra.

Además de la pauta motora ejecutada únicamente en el último nacimiento en función del comportamiento de limpieza del marsupio, cualquier otro comportamiento de ayuda materna en los nacimientos se limitó, y ello en los momentos más difíciles, a ejercer presión en la

superficie del vidrio (contracciones?).

El estado final de la hembra fue el de una notoria delgadez, agitación y lesión del tegumento dorsal que bordea la apertura sacular.

El comportamiento de los recién nacidos comprendió: actividad sobre el sustrato, búsqueda de refugio bajo el sustrato de musgo, prensión en tallitos, saltos hasta 10 cm, adherencia al vidrio. El tamaño de los misinos al nacer fue aproximadamente de 1 cm.

Discusión

Si comparamos el número de embriones de *G. gracilis* y de *G. chrysostricta* (ver tabla IV), con los valores tabulados por del Pino y Escobar (1981) para las especies con desarrollo indirecto, comprobamos que el tamaño de la puesta de larvas en las primeras es bajo. *G. marsupiata*, *G. riobambae* y *G. cavia* figuran con valores de 138, 128 y 100 renacuajos respectivamente. *G. argenteovirens* y *G. monticola*, con 80 renacuajos, y finalmente se acerca *G. aureomaculata*, con 70 renacuajos.

El número de embriones de *G. christiani*, con desarrollo directo, entre 6 y 14, se halla comprendido entre los valores de nueve especies (del Pino y Escobar, op. cit.). El registro más alto tabulado por las citadas autoras para especies con desarrollo directo, es el de 33 para *G. ernestoi*; el más bajo es de 5 para *G. viridis*.

De acuerdo a nuestras observaciones, el aspecto y la forma del marsupio difieren en las especies cuyos partos ya tratamos, según el tipo de desarrollo. Pocos días antes del parto, las hembras de *G. gracilis* y *G. chrysostricta* presentaron el marsupio muy dilatado y con turgencia uniforme, tanto lateral como dorsalmente.

Eugenia del Pino (1980), clasifica al tipo de marsupio de *G. gracilis*, extendido anterior y lateralmente desde la apertura sacular de forma circular, y que ocupa los espacios linfáticos laterales y dorsales, como perteneciente al "Tipo VI". La histología del marsupio de *G. chrysostricta* todavía no fue estudiada. Se debe aclarar que no obstante la turgencia uniforme del marsupio en estas dos especies, era factible observar, durante pre-parto y par-

to, especialmente en la región anterior del marsupio, el movimiento de las larvas, empujando levemente durante segundos, el tegumento dorsal materno.

G. christiani exhibió el marsupio con dilatación y turgencia prominentes en los costados del dorso, y sin las mismas características en la zona mediodorsal, particularidades de los tipos de marsupio III y IV definidos por del Pino (op. cit.). Las citadas dilatación y turgencia, no presentaron la uniformidad observada en las dos especies con desarrollo indirecto. Por el contrario prominencias definidas permitían individualizar el menor número de embriones en desarrollo dentro del marsupio. Las observaciones referidas a la hembra de *G. christiani* fortalecen la suposición de del Pino (op. cit.) de incubación lateral en una especie tabulada como de marsupio tipo IV. La confirmación de dicha suposición la suministró el hecho que evaginaran durante el parto en la hembra mencionada sacos epiteliales laterales independientes.

En las especies argentinas, el orificio marsupial, de posición posterior, se presenta fuera de la época de reproducción como una U invertida. Se observa cerrado en relación con la incubación en los embriones y días antes del parto comienza su dilatación, observándose a través de dicha apertura mucosa, larvas o evaginación epitelial (ver láminas).

G. gracilis y *G. chrysostricta* experimentan una fuerte hidrotaxia positiva momentos antes del parto. Sin embargo, el nacimiento de las larvas puede comenzar independientemente de la presencia de agua, como sucedió en *G. gracilis*. El parto de *G. christiani* tiene lugar en un sustrato terrestre, como ocurre en el caso señalado por Duellman y Maness (1980) para *G. ovifera*. Sin embargo otras especies con desarrollo directo tienen el parto en el agua, como *G. excubitor* y *G. plumbea* (del Pino y Escobar, 1981).

Un hecho muy interesante señalado por Duellman y Maness (1980) es el posible comportamiento oportunista del parto, que aparenta ocurrir en *G. monticola* (de desarrollo in-

directo), en relación con precipitaciones repentinas.

La ayuda materna durante el parto, y la limpieza del marsupio en el post-parto, tienen lugar en el género *Gastrotheca* mediante la apertura y el movimiento sacular, comportamiento para el que introducimos el término "pauta motora de parto y post-parto", o "pauta motora de apertura y movimiento sacular".

Un reflejo, el temblor de dedos, precede al mencionado comportamiento motor en *G. chrysocticta*, y probablemente también en *G. gracilis*, en las restantes especies del género.

La pauta motora de apertura y movimiento sacular constituye un movimiento hereditario o *pauta fija de acción* ("Erbkoordinatión"). Estos movimientos hereditarios (Heymer, 1982), constituyen comportamientos estereotipados, es decir, caracterizados por la constancia de su forma, y por lo tanto, del mismo valor para la Sistemática que los caracteres morfológicos. No obstante, cabe preguntarse si los mismos caracteres morfológicos varían, cuál es la amplitud de variación que admite para los mismos cada especie.

Permítasenos analizar por ahora el número de dedos involucrados. Dos especies bien diferenciadas, *G. gracilis* (una observación) y *G. christiani* (Barrio, 1976, Terán observación personal) introducen respectivamente en el marsupio, dos (IV y V) y un dedo (IV). Pero por otra parte, en dos hembras procedentes de muestras de diferentes poblaciones de una misma especie, se encontró una diferencia que a primera vista salta como significativa: las hembras de *G. chrysocticta* de "Arazayal" y de "La Palca", colocaron correspondientemente un dedo (IV) y tres dedos (III, IV y V). Pero cualquier juicio sobre este hecho se ve dificultado por el desconocimiento de la amplitud de variación de estos comportamientos de predominio innato en las ranas marsupiales, y de los posibles factores que adecuarían en cada caso, la diferente utilización del número de dedos en aquellas hembras.

Como ya vimos la pauta motora de apertura y movimiento sacular tiene un doble papel causal negativo, la expulsión de las crías del marsupio, y la limpieza del mismo. Hasta el mo-

mento, no se contaba con descripciones detalladas de este movimiento hereditario. La pauta motora de parto se registró en la literatura (sin contar las especies argentinas), en las siguientes especies: *G. riobambae* (Grenard, 1958; Kästle, 1963; del Pino et al, 1975); *G. cavia*, *G. marsupiata*, *G. monticola* *G. sp* (Duellman y Maness, 1980); *G. excubitor*, *G. plumbea*, *G. sp.* (del Pino y Escobar, 1981).

Consideremos ahora a las especies argentinas. Laurent (1976) mencionó el comportamiento de limpieza del marsupio en *G. gracilis*. Nuestras observaciones permitieron comprobar en *G. gracilis* y en *G. chrysocticta*, la ejecución de la pauta motora durante parto y post-parto.

En dos de los tres partos observados en las especies con desarrollo indirecto, se verificaron nacimientos sin que la hembra consumara la mencionada pauta motora. Según lo observado, generalmente nacen así aquellas larvas que horas antes de su nacimiento, sobresalen en la apertura marsupial hecho señalado por Duellman y Maness (1980) como corriente en las especies con desarrollo larvario. En *G. gracilis* nacieron así las dos primeras larvas, mientras que en *G. chrysocticta* "Arazayal", seis renacuajos.

En *G. chrysocticta* "La Palca", los renacuajos, nacidos con las branquias tipo campana, fueron expulsados del marsupio mediante la secuencia íntegra de la pauta motora de apertura y movimiento sacular. Nótese el menor tamaño de esta hembra, el menor número de embriones (casi la mitad del valor de *G. chrysocticta* "Arazayal" y de *G. gracilis* del río de los Sosa), y la menor duración del parto (tabla IV). El estado retrasado en el que nacieron los renacuajos durante este parto, permite comprobar la adaptación larvaria a la vida extramarsupial antes del tiempo fisiológico de nacimiento. Señalamos esta particularidad como condición imprescindible en relación con el posible comportamiento oportunista comentado más arriba.

Duellman y Maness (op. cit.) ubican a *G. christiani*, junto con otras especies de desarrollo directo (*G. excubitor*, *G. orophylax*, *G. plumbea*) e indirecto (*G. cavia*, *G. monticola*, *G. marsupiata* y *G. riobambae*), como aquellas especies de pequeño orificio sacular, en las cua-

les la madre participa activamente en la eliminación de las crías. Sin embargo, las observaciones efectuadas hasta la fecha en relación con *G. christiani* contradicen la citada afirmación.

En los partos normales referidos por Barrio (1976), no se observó el papel causal de ayuda materna de la pauta motora, sí el de limpieza de restos epiteliales y embrionarios. En el parto por nosotros estudiado solamente en el caso del último juvenil, la acción motora facilitó su nacimiento, pero secundariamente, puesto que fue ejecutada por la hembra al finalizar el parto, en relación con la eliminación de los sacos epiteliales evaginados. Aparentemente, Duellman y Maness (op. cit.) fundamentaron la inclusión de *G. christiani* en el grupo de especies mencionado más arriba, en una observación señalada por error por Laurent (1976, pág. 34).

El estado de quietud mantenido por la hembra de *G. christiani* durante la mayor parte del parto fortalece la suposición de del Pino y Escobar (1981) de pasividad de la hembra durante el nacimiento de los juveniles en aquellas especies en las que el parto tiene lugar en una situación terrestre. Además las citadas autoras relacionan el parto en tierra con ausencia de pauta motora de parto.

El valor de la constancia del doble papel causal negativo y la discriminación de posibles diferencias en la pauta motora de apertura y movimiento sacular en las especies de *Gastrotheca*, exige una ulterior profundización.

En síntesis, tanto factores endógenos como ecológicos, determinan el momento del parto.

Cada embrión en desarrollo del género *Gastrotheca* posee como anexos embrionarios un saco vitelino (anexo intraembrionario) y las citadas branquias en forma de campana (anexos extraembrionarios). En relación con estas formaciones embrionarias reside un problema biológico interesante, y es el del pasaje nutritivo de sustancias de la madre al embrión. No trataremos este punto (véase del Pino y Escobar, 1981), pero podemos mencionar que en general se considera que las ranas marsupiales están a un paso del viviparismo.

Un aspecto interesante del comportamiento larvario en *G. chrysostricta* es el efecto estimulante por activación filial, en relación con la persistencia de pedúnculos branquiales y envoltura mucosa, en renacuajos por lo general menos desarrollados.

Para terminar, recordemos el nacimiento de los últimos cinco juveniles durante el parto de *G. christiani*. Evaginaron excepcionalmente a través de la apertura marsupial dos sacos epiteliales membranosos y delgados, capilarizados y translúcidos, y de turgencia conspicua (lám. III). Posiblemente la ruptura de los filamentos y conexiones al cuerpo materno provocó su "caída" al exterior. Agreguemos de paso que, estrictamente tal como se pudo observar, los dos sacos evaginados observados en el exterior del cuerpo materno como estructuras independientes, indicarían que el marsupio en este espécimen estaba dividido en dos partes similares, ubicadas en cada costado.

La presencia del citado cordón sanguíneo en dos de los cinco juveniles nacidos en circunstancias tan especiales, nos hizo pensar en un primer momento, en un tipo de unión materno-embriionario particular. Sin embargo, una consideración más atenta, teniendo en cuenta principalmente la ubicación topográfica de los pedúnculos branquiales en juveniles conservados en alcohol, y en segundo lugar, la dificultad de interpretar la disposición de una estructura de longitud desproporcionada para el tamaño de la cámara de incubación, nos llevó a una consideración más plausible. La citada estructura constituiría un "artefacto" provocado en el último momento del parto, por el desprendimiento de toda la parte membranosa de las branquias, el estiramiento de los vasos aferente y eferente de sendos pedúnculos branquiales y de los pequeños capilares sanguíneos que atraviesan las branquias, y la posterior unión de estas estructuras sanguíneas en un cordón medio, por tensión superficial. Los líquidos gelatinosos del marsupio habrían facilitado dicha unión, y la fuerza ejercida por los juveniles contra el epitelio marsupial habrá favorecido el estiramiento de los vasos y capilares.

Por último podemos agregar que las observaciones aquí presentadas en relación con la

etología de las ranas marsupiales de Argentina, constituyen solo un prelude de una comparación más detallada que se complementará con Embriología e Histología.

V.- DESCRIPCIÓN DE LARVAS

Se realizaron en base a ejemplares que se encontraban en los estados 31 - 35 de la Tabla de Gosner (1960), de las siguientes procedencias:

Gastrotheca gracilis: FML R0055. Km 35.5 ruta provincial 307, Departamento Tafí, Tucumán. E. Terán, O. Pagaburo col. 10/XI/79.

Gastrotheca chrysostricta: Lote A: larvas nacidas en cautiverio de hembra FML 02890. Finca Arazayal, Departamento Orán, Salta, 11/X/80.

Lote B: larvas nacidas en cautiverio de hembra FML 02934. Quebrada La Palca, Sierra del Porongal, Parque Nacional Baritú, Departamento Santa Victoria, Salta. E. Terán, O. Pagaburo col.

Las abreviaturas de los índices entre medidas indican: AD: ancho disco oral. AM: ancho máximo cuerpo. AO: ancho cuerpo a nivel de los ojos. AOn: ancho cuerpo a nivel de orificios nasales. ON: diámetro orificio nasal. En distancia extranasal. EO: distancia extraocular. O: diámetro del ojo. DRE: distancia rostro-espíritu. LCu: largo cuerpo. LCo: largo cola. HM: altura máxima cuerpo. HA: altura alas. HMu: altura músculos caudales.

Gastrotheca gracilis Laurent (fig. 9)

Largo total: 29,4 - 30,4 mm.

Cuerpo: 42,8 - 44,5% (43,8%) del largo total. Deprimido. Elíptico en vista dorsal. Curvatura del cuerpo sin constricciones aparentes. Ancho máximo se ubica en la mitad del cuerpo; no coincide con el ancho del cuerpo a nivel de los ojos.

Hocico redondeado en vistas dorsal y lateral. Vista lateral: regiones gular y branquial plano-convexas; región abdominal plano-convexa. En

el límite entre ambas regiones hay un surco que recorre el cuerpo de un lado a otro.

Disco oral: terminal, visible dorsalmente. Margen con una constricción a cada lado en la región del ángulo oral. Tamaño pequeño.

AD/AM: 0,34 - 0,39 (0,37).

AD/AO: 0,41 - 0,46 (0,43).

AD/AOn: 0,57 - 0,60 (0,59).

Papilas orales: marginales en hilera única en toda su extensión. Papilas simples, romas, bien desarrolladas, levemente mayores en la región mentoniana que en el resto. Claro rostral: 23,9 - 24,2% (24,0%) del ancho del disco oral.

Intramarginales: dos grupos, uno a cada lado en región supraangular de escasas papilas de diferente desarrollo (mayores, iguales o menores que las marginales). Región del ángulo oral sin papilas. Región infraangular con papilas en escaso número, que se continúan con una hilera mental de papilas similares y muy próximas a las papilas de la hilera marginal mental.

Al azar: pueden aparecer en la hilera marginal, formando pequeñas áreas dobles.
Extramarginales: ausentes.

Picos córneos (Rostrodontes):

a - *Pico córneo superior* (Suprarostrodonte): margen libre con aserraduras bien desarrolladas, casi tan largas como anchas y de extremo romo (las localizadas en la región media) o agudo (las laterales), o pueden presentar extremo uniformemente agudo. Curvatura: convexo lateralmente y cóncavo medialmente. Fuertemente queratinizado en el borde (aproximadamente 1/4 de la superficie); el resto con queratinización menor. Coloración: área de fuerte queratinización castaño oscuro; el resto, castaño clara.

b - *Pico córneo inferior* (Infrarostrodonte): en forma de V, con lados levemente convexos. Aserraduras subtriangulares, más largas que anchas y de extremo agudo. Patrones de queratinización y pigmentación similares a los del pico superior. En ambos picos las aserraduras pueden tener queratinización débil.

Denticulos córneos (Queratodontes): bastones simples, con constricciones y ensanchamientos poco notables. Extremo libre curvado hacia la boca, no espatuliforme. Con áreas de queratinización fuerte y débil, alternadas. Color castaño oscuro y claro, respectivamente. Fórmula (2)/(1 - 1) (2).

Orificios nasales: ovals, sin proyecciones ni inflexiones notables. Rebordeados. Abren en una pequeña depresión, más notable en el margen externo que en el interno. Pigmentación más oscura que el resto de la superficie del cuerpo en todo su perímetro (área oscura mayor en región intranasal que en extranasal). Posición longitudinal con respecto a los ojos: FN/NO = 1,58 - 1,82 (1,66). EN/IO: 1,05 - 1,10 (1,08). EN/EO: 0,53 - 0,59 (0,56). Proporción extranasal: (AM-EN) / (EN) = 0,87 - 1,02 (0,94).

Espiráculo: único, sinestral, invisible dorsalmente (visible lateral y ventralmente). Abertura oval, plegada en reposo. Abre a nivel de la superficie general del cuerpo. Posición ventral. DRE/LCu: 0,61. Ubicado hacia atrás.

Cloaca: basicaudal; abertura cubierta por un pliegue del tubo proctodeal. Tubo proctodeal se origina en el extremo posterior del cuerpo; abre hacia la derecha.

Cola: altura aletas mayor que altura cuerpo. HA/HM: 1,09 - 1,22 (1,14). Aletas dorsal y ventral uniformemente curvas; divergen hasta la mitad. Extremo redondeado. Longitud: LCo/LCu: 1,24 - 1,34 (1,28). Aleta dorsal nace como lámina funcional en la unión cola-cuerpo. Nacimiento aleta ventral enmascarado por el tubo proctodeal. HMu/HM: 0,34 - 0,39 (0,37).

Coloración en fijador:

a - Dorsalmente: mitad anterior del cuerpo y musculatura de mitad posterior castaño clara; resto de la mitad posterior castaño oscura. Fina, abundante y uniformemente punteados por cromatóforas castaños muy oscuros.

b - Lateralmente: similar a región dorsal, aclarándose hacia abajo; la mitad posterior se

hace translúcida. Puntuación similar al dorso.

c - Ventralmente: mitad anterior translúcida; mitad posterior castaño oscura. Se aprecian los órganos por transparencia. Puntuación similar a región dorsal.

d - Cola: región dorsal de los músculos epaxiales similar a región dorsal, completamente cubierta por cromatóforos similares a los que se encuentran en el cuerpo. En la región látero-superior de los músculos epaxiales hay una pequeña banda con mayor concentración de cromatóforos.

e - Aletas dorsal y ventral: transparentes, levemente ahumadas de castaño.

Gastrotheca chrysostricta Laurent

(fig. 10)

Largo total: 34,6 - 39,8 mm.

Cuerpo: 42 - 44% (42,9%) del largo total. Deprimido. Subelíptico a trapezoidal en vista dorsal. Curvatura del cuerpo con una constricción a cada lado, a la altura del tubo espiracular. Ancho máximo ubicado en el tercio posterior; no coincide con ancho del cuerpo a nivel de los ojos.

Hocico subredondeado a truncado en vistas dorsal y lateral.

Vista lateral: las tres regiones plano-convexas; región gular con diferente curvatura a las otras dos. Sin surco entre regiones branquial y abdominal; con esbozo de surco entre regiones gular y branquial.

Disco oral: terminal, visible dorsalmente. Margen con una constricción a cada lado, en la región del ángulo oral. Tamaño pequeño.

AD/AM: 0,34 - 0,47 (0,41).

AD/AO: 0,43 - 0,51 (0,47).

AD/AOn: 0,55 - 0,77 (0,65).

Papilas orales: marginales en hilera única lateralmente y doble mentalmente. Papilas simples, romas, cónicas, levemente mayores en la región infraangular que en el resto. Claro rostral 26 - 30% (28%) del ancho del disco oral.

Intramarginales: región supraangular con un

grupo a cada lado de papilas escasas, pequeñas, próximas a la hilera marginal. Región del ángulo oral sin papilas. Región infraangular sin o con muy escasas papilas, mayores que las marginales y muy próximas a éstas, de las que sólo se diferencian por su tamaño. Región mentoniana sin papilas. La doble hilera mentoniana marginal no debe confundirse con una hilera marginal y otra intramarginal, dado que aquí la línea de nacimiento es común, en tanto que en *G. gracilis* hay una clara separación entre ambas hileras.

Papilas al azar y extramarginales: como en *G. gracilis*.

Picos córneos (Rostrodontes):

a - *Pico córneo superior* (Suprarostrodonte): margen libre con aserraduras bien desarrolladas, triangulares, más largas que anchas. Las aserraduras centrales con extremo romo; las laterales con extremo agudo. Curvatura: convexo lateralmente y cóncavo medialmente. Fuertemente queratinizados y pigmentados en toda su superficie. Color castaño oscuro a negro.

b - *Pico córneo inferior* (Infrarostrodonte): en forma de V, con lados subrectilíneos o levemente convexos. Aserraduras subtriangulares, tan largas como anchas, menores que las del pico córneo superior y de extremo romo. Patrones de pigmentación y coloración similares a los del pico córneo superior.

Denticulos córneos (Queratodontes): bastones simples, con constricciones y ensanchamientos leves. Extremo libre curvado hacia la boca, levemente espatuliforme. Fuerte y uniformemente queratinizados y pigmentados. Color negro. Fórmula: (2)/(1 - 1) (2).

Orificios nasales: subcirculares a ovales, sin proyecciones ni inflexiones notables. Rebordeados. Abren en una pequeña depresión en su margen externo; margen interno en depresión o a nivel de la superficie general del cuerpo. Pigmentación más oscura que el resto del cuerpo en región intranasal; el resto similar al cuerpo. ON/EN: 0,09 - 0,15 (0,13).

Posición longitudinal con respecto a los ojos: FN/NO: 1,65 - 2,01 (1,79).

EN/IO: 0,91 - 1,17 (1,00).

EN/EO: 0,44 - 0,54 (0,48).

Proporción extranasal: (AM-EN)/EN = 2,56 - 3,95 (3,17).

Ojos: tamaño: $(\text{ } \cdot 0 \times 100)/\text{AO} = 14 - 20$ (17). Ojos medianos.

Posición: EO/AO = 0,54 - 0,62 (0,58). Ojos dorsolaterales, visibles desde estas dos direcciones.

Proporción extraocular: (AM - EO) / EO = 0,78 - 1,20 (1,01).

Espiráculo: único, sinestral, invisible dorsalmente. Abertura oval, plegada en reposo. Abre a nivel de la superficie general del cuerpo.

Posición ventral.

DRE/LCu = 0,55 - 0,66 (0,61). Ubicado hacia atrás.

Cloaca: basicaudal, abertura cubierta por un pliegue del tubo proctodeal cuando está en reposo. Tubo proctodeal se origina en el extremo posterior del cuerpo. Abre hacia la derecha.

Cola: altura aletas menor que altura cuerpo. HA/HM = 0,91 - 1,08 (1,01).

Aletas dorsal y ventral uniformemente curvadas. Divergen hasta la mitad de la cola. Extremo redondeado.

Longitud: LCo/LCu = 1,28 - 1,51 (1,36).

Aleta dorsal nace como lámina funcional en la unión cola-cuerpo. Nacimiento aleta ventral enmascarado por el tubo proctodeal.

HMu/HM: 0,38 - 0,55 (0,45).

Coloración en fijador:

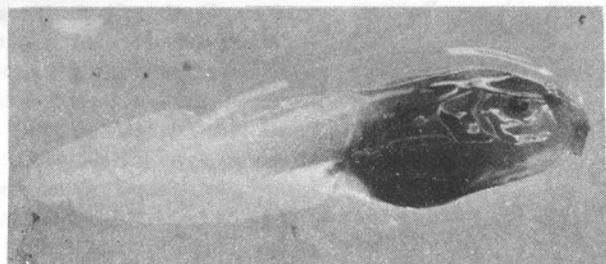
a - Vista dorsal: castaño oscura uniforme, desde la mitad del cuerpo hacia atrás. Aclara hacia el hocico, donde se hacen evidentes pequeños y numerosos cromatóforos.

b - Región lateral: similar a región dorsal.

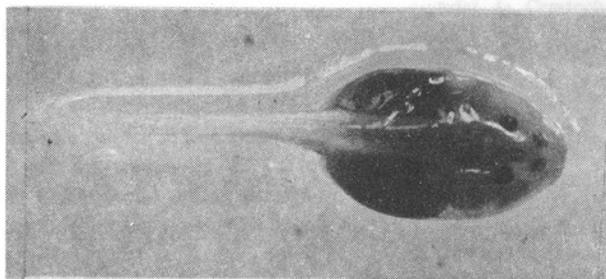
c - Ventralmente: similar a región dorsal. Se ven órganos por transparencia.

d - Cola: región dorsal de musculatura epaxial más clara que el resto del cuerpo; lateralmente similar a región dorsal.

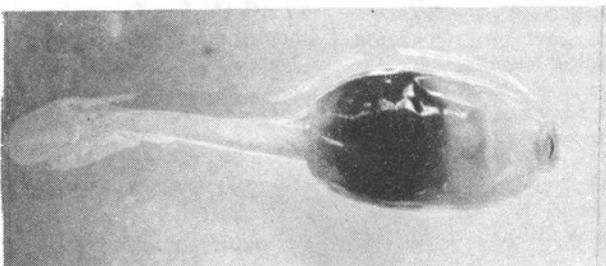
Músculos y aletas densamente punteados por pequeños cromatóforos, con áreas más densas



A



B



C

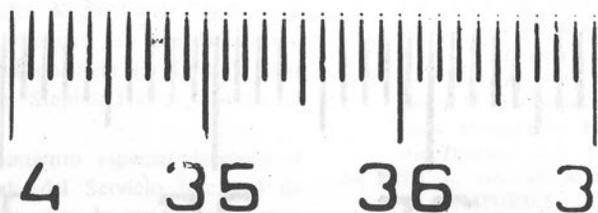


Fig. 9.— *Gastrotheca gracilis*. Renacuajo en a), vista lateral; b) vista dorsal; c), vista ventral.



A



B



C

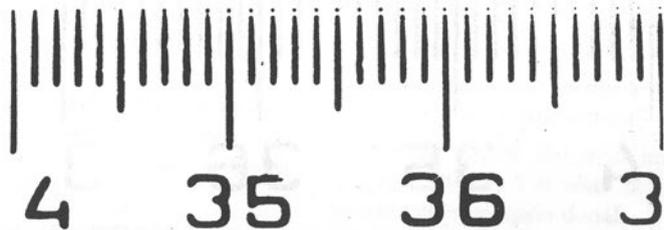


Fig. 10.— *Gastrotheca chrysosticta*. Renacuajo en a), vista lateral; b), vista ventral; c) vista dorsal.

en las regiones de contacto entre musculatura y lámina de aletas.

Variabilidad: la descripción de *Gastrotheca chrysosticta* fue realizada en base a larvas nacidas en cautiverio, de hembras provenientes de dos localidades diferentes: Finca Arazayal, cerca de Aguas Blancas, Departamento Orán, Salta, y otra de Quebrada La Palca, Sierra de Porongal, Parque Nacional Baritú, Departamento Santa Victoria, Salta.

Si bien las similitudes entre las larvas de ambas poblaciones son notables, es conveniente señalar algunas diferencias (tabla V).

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro sincero agradecimiento a la Sra. Marcela Hernández de Terán, quién proporcionó una valiosa ayuda ejecutando los esquemas de las secuencias de parto (láminas II y III), colaborando en las observaciones y en el cuidado de las ranas marsupiales. A la Sra. Analía Dupuy de Arana, quien pasó a tinta estos esquemas, ejecutó artísticamente las ilustraciones de lámina I y las figuras 4 a 8. A la Srta. Otilia Brizuela por las ilustraciones de las figuras 2 y 3. Al Dr. Federico Vervoort, quien en diversas oportunidades nos asesoró y enseñó en temas ecológicos y fitogeográficos (no obstante, los autores son responsables absolutos de cualquier error de interpretación en cuanto a este tipo de datos). A la Dra. Marta Grassi, por su preocupación por el funcionamiento del Herpetario de nuestra institución, y quién, junto con el Dr. Vervoort, posibilitó de muchas maneras el estudio del comportamiento de las ranas marsupiales. A la Sra. Louise Fenaux de Laurent, por el apoyo suministrado. Al Sr. Omar Pagaburo y al Lic. Gustavo Scrocchi, por la colaboración efectuada en el campo. A la Sra. Cristina Butí de Lozano y al Dr. Stephan Halloy, por sus sugerencias.

Un agradecimiento especial debemos al Dr. Arturo Tarak, del Servicio Nacional de Parques Nacionales, por la autorización para coleccionar especímenes de *Gastrotheca* en los Parques Calilegua y Baritú.

Los viajes que posibilitaron este estudio fueron subvencionados por el CONICET, National Geographic Society, Fundación Miguel Lillo y SECYT, instituciones a las cuales los autores agradecen su ayuda.

BIBLIOGRAFIA

- ACENOLAZA, F. G. y A. J. TOSELLI, 1981. Geología del Noroeste Argentino. Fac. Cs. nat. Univ. Nac. Tucumán. 212 págs.
- BARRIO, A., 1963. Consideraciones sobre comportamiento y "grito agresivo" propio de algunas especies de Ceratophrynidae (Anura).- *Physis* 24 (67) :143 - 148.
- 1976. Observaciones sobre la reproducción de *Gastrotheca christiani* Laurent (Anura, Hylidae).- *Physis* 36 (92) :337 - 344.
- BEARD, J. S., 1955. The classification of Tropical American Vegetation Types.- *Ecology* 36 (1) : 89 - 100.
- BLAIR, W. F., 1963. The Acaudata. In Busnel, R. G. (ed.) : *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsevier Publishing Company. Amsterdam. London. New York. 933 pp.
- 1968. Amphibians and Reptiles. In Sebeok, T. A. (ed.) : *Animal Communication. Techniques of study and results of research*. Indiana University Press. Bloomington, London. 686 pp.
- BOGART, C. M., 1960. The influence of sound on the behaviour of Amphibians and Reptiles. In Lanyon, W. E. and W. N. Tavolga (eds.) : *Animals sound and communication*. American Institute of Biological Sciences (7) 1960. 443 pp.
- CABRERA, A. L., 1958. Fitogeografía. En : De Aparicio, F. y H. Difrieri : *La Argentina, Suma de Geografía, III*. Peuser. Buenos Aires. págs. 103 - 207.
- 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En : *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. II* (1) Acme. Buenos Aires. págs. 1 - 85.
- y A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monogr. OEA ser. biol. (13). Washington, D. C. 120 págs.
- CASTELLANOS, A. y R. PEREZ MOREAU. 1944. Los tipos de vegetación de la República Argentina.- *Monografías Inst. Estud. geogr. Univ. nac. Tucumán*. 4 : 1 - 154.
- del PINO, E., GALARZA, M., de ALBUJA, C. and A. HUMPHRIES, J. R. 1975. The maternal pouch and development in the marsupial frog *Gastrotheca riobambae* (Fowler).- *Biol. Bull.* 149 :480 - 491.

- del PINO, E., 1980. Morphology of the pouch and incubatory integument in marsupial frogs (Hylidae).- *Copeia* (1) :10 - 17.
- 1981. Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with other egg-brooding Hylid frogs.- *J. Morph.* 167 : 277 - 295.
- DUELLMAN, W., 1970. The Hylid frogs of Middle America.- *Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas* 1 : 1 - 753.
- 1983. Relaciones filogenéticas de los sapos marsupiales (Anura : Hylidae). *Res. Comunic. Cient. IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Sección V : Vertebrados* : pág. 46. Arequipa. Perú. 260 págs.
- and S. J. MANESS, 1980. The reproductive behavior of some Hylid Marsupial Frogs.- *J. Herpetology* 14 (3) : 213 - 222.
- EVANS, W. F. 1968. *Communication in the Animal World*. T. Y. Cronwell Company. New York. 182 pp.
- FONT QUER, P., 1975. *Diccionario de Botánica*. Labor. Barcelona. 1244 págs.
- GAVRILOV, K., 1981. Oligochaeta. In Hurlbert, S. H. et al (eds.): *Aquatic Biota of Tropical South America*. 2. Anarthropoda. San Diego State Univ. California. 298 pp.
- GRENARD, S., 1958. Life history of *Gastrotheca marsupiata* spp.- *Herpetologica* 14 : 151-152.
- GOSNER, K., L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification.- *Herpetologica* 16 : 183 - 190.
- HEYMER, A., 1982. *Diccionario Etológico*. Omega. Barcelona. 286 págs.
- KASTLE, W., 1963. Zur Brutpflege des Beutelfrosches (*Gastrotheca marsupiata*).- *Z. Aquar.- u. Terrar. Ver.* 16 (2) : 53 - 56.
- LAURENT, R. F., 1967. Descubrimientos del género *Gastrotheca* Fitzinger en Argentina.- *Acta zool. lilloana* 22 : 353 - 354.
- 1969a. Estudio complementario de *Gastrotheca christiani* Laurent.- *Acta zool. lilloana* 25 (10) : 123 - 136.
- 1969b. Una segunda especie del género *Gastrotheca* Fitzinger en Argentina.- *Acta zool. lilloana* 25 (12) : 143 - 150.
- 1976. Nuevas notas sobre el género *Gastrotheca* Fitzinger en Argentina.- *Acta zool. lilloana* 32 (3) : 31 - 66.
- 1979. Esquisse d'une phylogenèse des Anoures.- *Bull. Soc. zool. Fr.* 104 (4) : 397 - 422.
- LAURENT, R. F., LAVILLA, E. y E. TERAN. Contribución al conocimiento del género *Gastrotheca* Fitzinger (Hylidae) en Argentina. *Res. VI Jorn. argent. Zool.*, La Plata p. 23. 1981.
- LAURENT, R. F., SCROCCHI, G. y E. TERAN., 1979. Presencia de *Opiputea xestus* Uzzel (Teiidae) en Argentina con notas sobre su ecología y comportamiento.- *Acta zool. lilloana* 33 (2) : 95 - 99.
- LAURENT, R. F. y E. M. TERAN, 1981. Lista de los Anfibios y Reptiles de la Provincia de Tucumán. *Miscelanea* 71. Fundación Miguel Lillo, Tucumán. 15 págs.
- LUTZ, B., 1954. Anfibios Anuros de Distrito Federal.- *Mems Inst. Oswaldo Cruz* 52 : 155 - 238.
- PAILETTE, M., 1977. Répertoire des signaux sonores et configuration biologique spécifique chez les Anoures. In : "Etho-écologie des communications chez les Amphibiens". *Supplément au Bull. Soc. zool. Fr.* (2). 258 pp.
- RINGUELET, R., 1962. *Ecología Acuática Continental*. Eudeba. Buenos Aires. 138 págs.
- SCANLAN, B. E., MAXSON, L. R. and W. E. DUELLMAN, 1980. Albumin evolution in marsupial frogs.- *Evolution* 34 (2) : 222 - 229.
- SNEATH, P. H. and R. R. SOKAL., 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco. 573 pp.
- TURNER, J. P. y V. MENDEZ., 1975. Geología del sector oriental de los Departamentos de Santa Victoria e Iruya.- *Boln Acad. nac. Cienc. Córdoba* 51 (1 - 2) : 11 - 24.
- VERVOORST, F., 1979. La vegetación del noroeste argentino y su degradación. *Ser. Conservación de la Naturaleza* (1). Fundación Miguel Lillo, Tucumán. 9 págs.
- 1981a. Excursión Botánica a Hualqinchay. Tacanas y Gonzalo. *Publ. esp. XVIII Jorn. argent. Bot. Tucumán*. 23 págs.
- 1981b. Mapa de las comunidades vegetales de la Provincia de Tucumán. En LAURENT, R. F. y E. M. TERAN : *Lista de los Anfibios y Reptiles de la Provincia de Tucumán. Miscelánea* 71. Fundación Miguel Lillo. Tucumán. 15 págs.
- 1981c. Comunicación personal a E. Terán : sugerencia de utilizar el término *chasmophytia* en Zoología.
- 1982. Noroeste. En : *Conservación de la vegetación natural de la República Argentina. Simposio XVIII Jorn. argent. Bot. Ser. Conservación de la Naturaleza* (2). Fundación Miguel Lillo. 127 págs.
- WILSON, E. O., 1980. *Sociobiología. La nueva síntesis*. Omega. Barcelona. 701 págs.

NOTAS ACLARATORIAS A LA TABLA II

1.- **HABITOS** : alude a la repetición frecuente de un comportamiento en relación con un sustrato o medio determinado. Introducimos el término "chasmófilos" en el vocabulario zoológico-ecológico, gracias a la proposición de Vervoorst (comunicación personal, 1981c). Font Quer (1975) define a la *chasmophytia* como aquella división de la *petrophytia* referida a la vegetación que vive en las hendiduras de las peñas, diferenciada de la *lithophytia*, o vegetación que vive sobre la misma piedra. Por ende, las plantas chasmófilas son aquellas que encuentran su óptimo ecológico en las grietas. Pensamos que el término "chasmófilos" se adecua muy bien, no solamente para nombrar a la vegetación que se encuentra en tales lugares, sino también para toda la faúna que habita en las grietas de las rocas, como Insectos, Quilópodos, Diplópodos, Arácnidos, Anfibios y Reptiles, etc. La rana marsupial de desarrollo directo *G. christiani* constituye un ejemplo por excelencia de un animal "chasmófilo".

2.- **AMPLITUD DEL MICROHABITAT** : alude a los estratos de vegetación ("sinusias") y a las "residencias ecológicas" o "unidades ambientales", que son las fracciones más pequeñas en las que subdivide el ambiente biológico. Están definidas en función del microclima. La terminología especializada se tomó de Ringuélet (1962).

Crenótopo : manantial o vertiente.

Heleodendron y Heleophyton : constituyen las categorías de los ambientes de aguas epifíticas o "fitolimnótopos".

Heleodendron : fitolimnótopo constituido por las aguas retenidas en oquedades de troncos de árboles. Heleophyton : fitolimnótopo constituido por las aguas retenidas en los vegetales, como los recipientes de *Nepenthes*, o en el caso aludido por la tabla, las vainas de las Bromeliáceas.

3.- **COMUNIDADES VEGETALES** : se tomaron de las clasificaciones propuestas por Vervoorst para la provincia de Tucumán (1981b), y para el noroeste argentino (1982). Con respecto a la denominación "bosque" en lugar de "selva" para las comunidades montañas, véase Vervoorst (1979, pág. 8).

4.- **FORMACIONES** : fue Grisebach quien introdujo el concepto de formaciones, que constituyen agrupaciones de plantas caracterizadas por su fisonomía, la cual está dada por los tipos de vegetación dominantes. La formación es en gran parte una expresión del clima. Junto con el nombre de cada comunidad, la indicación en la tabla de la formación que corresponde, completa la idea del marco de vegetación en el cual las diferentes especies y poblaciones de ranas maripales viven. El criterio para la designación de las formaciones correspondientes a cada comunidad se adaptó de Castellanos y Pérez Moreau (1944), Beard (1955) y Vervoorst (1982). Las formaciones mencionadas en la tabla corresponden a la "serie de montana". Se trató de adecuar una terminología en muchos casos muy general, de la mejor manera. Así, la vegetación del piso montano inferior (bosque subtropical o "selva tucumano-boliviana") correspondería a una Pluviisilvae. Según Castellanos y Pérez Moreau (op. cit.), las pluvisilvas pueden ser tropicales o subtropicales, en llanuras o en montañas. Los autores citados aclaran que Tucumán es el límite sur del área sudamericana de las Pluviisilvae, motivo por el cual éstas no son bien definidas. El término que utiliza Beard (op. cit.) para este piso de vegetación en las montañas tropicales es el de "Lower Montane Rain Forest", es decir, una Pluviisilvae Montana Inferior. Extendemos en la tabla este uso para las formaciones subtropicales correspondientes en el noroeste de Argentina. El bosque subtropical con *Nephelea incana* de la Sierra del Porongal, constituye adecuando a nuestra región la nomenclatura de Beard, una Pluviisilvae en el sentido de Schimper, y que transcribe Font Quer (1975) : "bosque verde todo el año, con árboles que no suelen pasar de 20 m de altura, con muchos epifitos y escasos bejucos, rico en helechos y muscíneas; esta clase de bosques es propia del piso en que abundan las nieblas, en las montañas intertropicales o subtropicales". En nuestra tabla, no restringimos la Nebulisilvae a este concepto, puesto que la vegetación del piso montano superior de aliso se sitúa en el nivel altitudinal de nieblas (Vervoorst, 1982).

Para el bosque de aliso efectuamos una doble caracterización, agregando al término Nebulisilvae, el de Aestisilvae, puesto que el de aliso, es un bosque caducifolio de clima templado, con árboles de yemas protegidas (características mencionadas por Font Quer). Con respecto al bosque de pino del cerro (en la Tabla, Nebulisilvae con *Podocarpus*), Beard excluye en la clasificación de su serie montana tropical, el "Mountain Pine Forest".

5.- **HERPETOFAUNA ASOCIADA** : pretende dar una idea por lo menos aproximada, de los cambios locales y latitudinales en la composición herpetofaunística de los bosques montanos. Las especies mencionadas se refieren solamente a capturas efectuadas en las mismas localidades en las que se coleccionaron los especímenes de *Gastrotheca*.

6.- **PROVINCIAS GEOLOGICAS** : la ubicación de los sistemas orográficos en estas unidades morfoestructurales se basó en Aceñolaza y Toselli (1981); y Vervoorst (1981a), para la ubicación de la Sa. de San Javier. El dato referido a la Sierra de Las Pavas, se tomó de Turner y Méndez (1975).

TABLA II

SINOPSIS COMPARATIVA DE LA DISTRIBUCION ECOLOGICA, ALTITUDINAL Y OROGRAFICA
DEL GENERO *GASTROTHECA* EN EL NOROESTE DE ARGENTINA

ESPECIES	HABI-TOS	AMPLITUD DEL MICROHABITAT	COMUNIDAD VGETAL	FORMACION	HERPETOFAUNA ASOCIADA	AMPLITUD ALTITUDINAL	SISTEMA OROGRAFICO	PROVINCIA GEOLOGICA	UBICACION GEOGRAFICA
<i>Gastrotheca gracilis</i>	A	Estratos arbóreo, arbustivo, herbáceo y muscinal. Oquedades de árboles Heleodendron Bajo piedras, troncos u hojarascas	Bosque Montano	NEBULISILVAE con <i>Podocarpus</i>	<i>Telmatobius ceiorum</i> <i>Eleutherodactylus discoidalis</i>	1260-2000m	Sa. del Aconquija	Sierras Pampeanas	W Tucumán E Catamarca
	Ch	Crenótopos	Superior	NEBULISILVAE: AESTISILVAE	<i>Hyla pulchella andina</i>		Sa. de San Javier (Cumbres del Taficillo)	Sierras Subandinas	Centro Tucumán
	Ac	CHARCAS temporarias	Límite Superior-Bosque Montano Subtropical	PLUVIISILVAE Montana Inferior	<i>Philodryas varius</i>		Sa. de Medina		NE Tucumán
<i>Gastrotheca chrysostricta</i> (Población "Metán")	A	Estratos arbóreo, arbustivo, herbáceo y muscinal.	Bosque Montano Subtropical	PLUVIISILVAE Montana Inferior	<i>Telmatobius</i> sp. <i>Hyla pulchella andina</i>	1200-1800m	Sa. de Metán	Sierras Subandinas	S Salta
		Oquedades de árboles, Heleodendron Cuevas (raíces y piedras)	Bosque Montano Superior	NEBULISILVAE con <i>Podocarpus</i> NEBULISILVAE: AESTISILVAE	<i>Pantodactylus s. schreibersii</i> <i>Philodryas varius</i>				
<i>Gastrotheca chrysostricta</i> (Población "Arazayal")	A	Estratos arbóreo y arbustivo Heleophyton de Bromeliáceas	Bosque Montano Subtropical con <i>Ficus maroma</i>	PLUVIISILVAE Montana Inferior	<i>Eleutherodactylus discoidalis</i> <i>Phrynohyas venulosa</i> <i>Pantodactylus s. schreibersii</i> <i>Mastigodryas bifossatus triseriatus</i> <i>Liophis aff. poecilogyris</i>	600-700m	S Sa. de Las Pavas (Zona de acarreo cenozoicos cuartaricos)	Sierras Subandinas	N Salta
<i>Gastrotheca chrysostricta</i> (Población "Porongal") (1)	A Br	Estrato arbóreo	Bosque Montano	PLUVIISILVAE Montana	<i>Telmatobius oxycephalus</i> <i>Hyla pulchella andina</i> <i>Phrynohyas venulosa</i> <i>Philodryas varius</i>	1250-1530m	Sa. del Porongal	Sierras Subandinas	N Salta
		Heleophyton de Bromeliáceas	Subtropical	Inferior					
<i>Gastrotheca christiani</i> (Población "Calilegua")	Ch	Paredes rocosas (grietas y cuevas)	Bosque Montano	NEBULISILVAE con <i>Podocarpus</i>	<i>Telmatobius oxycephalus</i> <i>Eleutherodactylus discoidalis</i>	1550-2600m	Snía. de Calilegua	Sierras Subandinas	E Jujuy
	A	Bajo piedras Estrato muscinal Oquedades de árboles	Superior	NEBULISILVAE: AESTISILVAE	<i>Hyla pulchella andina</i>				
<i>Gastrotheca christiani</i> (Poblaciones "Baritú" y "Peña la Gateada")	Ch	Paredes rocosas (Grietas y cuevas)	Bosque Montano Superior	NEBULISILVAE con <i>Podocarpus</i>	<i>Melanophryniscus r. rubriventris</i>	1550-1600m	N Sa. del Porongal	Sierras Sub andinas	N Salta
			Bosque Montano Subtropical con <i>Nephelea incana</i>	NEBULISILVAE o PLUVIISILVAE Montana	<i>Opipeteur xestus</i>	1550 m	Sa. del Porongal		

REFERENCIAS: A: arborícolas; Br: bromelícolas; Ch: chasmófilos; Ac: acuáticos

(1) Comprende los datos de la localidad tipo ("Palca de San Martín") y de la "Quebrada de La Palca".

NOTAS ACLARATORIAS A LA TABLA III

Los datos relacionados con esta tabla y con la anterior, fueron obtenidos durante numerosos viajes, realizados entre 1976 y 1981, especialmente en el transcurso del segundo semestre: Snía. de Calilegua, Jujuy (29/V-3/VI; 3-13/IX-1976; XI/1978; 15-22/X/1980); Sa. de Metán, Salta (16-22/IX; 3-10/X/1977; 22-29/VIII/1978; 17-29/XI/1980); Arazayal, Salta (XI/1978; 26/IX-12/X/1979; 9-14/X/1980); Baritú y Sa. del Porongal, Salta (8-23/IX/1981); Sa. de Medina, Tucumán (4-8/XI/1976; 31/I-7/II-17-21/VIII/1977; 15-22/IV/1978); río de los Sosa, ruta a Tafí del Valle, Tucumán (8-10/XI/1979) y otros viajes de corta duración a las Cumbres de Taficillo, Tucumán. Se complementaron con los datos registrados por Laurent (1967, 1969b, 1976) y por Barrio (1976).

NOTAS ACLARATORIAS A LA TABLA IV

1.- El contenido de esta tabla se basa en las observaciones efectuadas por Marcela Hernández y Enrique Terán, sobre cuatro hembras, correspondientes respectivamente a cada una de las entidades tratadas en la tabla, y en el texto en Etología del parto, y que fueron fijadas bajo los números de colección de la Fundación Miguel Lillo: 02995 (*G. gracilis*); 02890 (*G. chrysosticta*, pobl. "Arazayal"); 02934 (*G. chrysosticta*, pobl. "La Palca"); OST. 0196 (*G. christiani*) (ver Examen de los nuevos aportes para cada especie). Se completa con los datos de Laurent (1967, 1976) y de Barrio (1976).

2.- *Duración mínima de la incubación*: se refiere a los días transcurridos desde la captura de la hembra grávida hasta la verificación del parto en el laboratorio.

3.- *Microhabitat en el cual ocurre el parto*: Ringuet (1962) clasifica a las charcas o "microlimnótopos lénticos" en: esciotópicas, o charcas protegidas de la luz solar directa y heliotópicas, que reciben la misma. Homotérmicas se refiere a aquellas charcas que por su profundidad reducida, sufren un calentamiento uniforme de toda la masa de agua. La observación mencionada en el texto (Ambiente del parto), del encuentro de larvas de *G. gracilis* en la Sa. de Medina, se verificó en charcas heliotópicas homotérmicas; la observación en la barranca del río de los Sosa, en una charca esciotópica.

TABLA IV

SINOPSIS COMPARATIVA DE LA ONTOGENIA Y EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO
DE LAS ESPECIES DE *GASTROTHECA* EN EL NOROESTE ARGENTINO

ESPECIES	DESARROLLO INTRASACULAR	LARGO TOTAL ♀ (snout-vent)- (en mm)	NUMERO DE EMBRIONES (1)	DURACION MINIMA DE LA INCUBACION (en días-)	DURACION DEL PARTO	MICROHABITAT EN EL CUAL OCURRE EL PARTO	PAUTA MOTORA DE PARTO Y POST -PARTO APERTURA Y MOVIMIENTO SACULAR			COMPORTAMIENTO DE LOS RECIEN NACIDOS	COLORACION DE LOS JUVENILES
							PAPEL CAUSAL		DEDOS INVOLU- CRADOS		
							EXPULSION DE CRIAS	LIMPIEZA DE MARSUPIO			
<i>Gastrotheca gracilis</i>	I	44 44 39	64 + 3 huevos 14 40 (Laurent, 1976)	- 46 s.d.s	- varios días 14 días (Laurent, 1976)	CRENOTOPOS CHARCAS a) Esciotópicas b) Heliotópicas Homotérmicas	+	+	IV-V	-movimientos cau- dales durante el parto.	verde
		50	68 + 5 huevos (obs. pers.)	s.d.s.	30 h 30' (obs. pers.)					- adherencia a la madre. - Inmovilidad duran- te algunos segun- dos.	
<i>Gastrotheca chryso- ticta</i> (Población "Arazayal")	I	42	60 (obs. pers.)	54	22 h 38' (obs. pers.)	CHARCAS HELEOPHYTON DE BROMELIACEAS?	+	+	IV	- adherencia a la madre - raen los restos epi- teliales y mucosos del marsupio. - activación filial	"beige" con estrias verdes
<i>Gastrotheca chryso- ticta</i> (Población "La Palca")	I	38	33 + 1 huevo (obs. pers.)	46	25' (obs. pers.)	HELEOPHYTON DE BROMELIACEAS?	+	+	III - IV V	- inmovilidad duran- te algunos segun- dos. - raen los restos epi- teliales y mucosos del marsupio. - activación filial.	"beige" con estrias verdes
<i>Gastrotheca christiani</i>	0		6 - 10 (14) ² (Barrio, 1976)	47-70	1 - 3 días (Barrio, 1976)	BAJO PIEDRAS	-	+	IV	- activos sobre ho- jarasca. - protección bajo sustrato de musgos	verde claro, tonos grisáceos y pardos (Barrio, 1976)
		27-40	10 - 12 (Laurent, 1967 1976)							- adherencia al vidrio presión en tallitos - saltos hasta 10 cm.	verde o cobre (obs. pers.)
		38	11 (obs. pers.)	46	48 h 24' (obs. pers.)						

REFERENCIAS:

I : desarrollo intrasacular incompleto (con fase larvaria libre).

D : desarrollo intrasacular completo (directo).

s.d.s. :sin datos significativos (fecha de captura muy cercana a la del parto).

1 : El diámetro del huevo es de aproximadamente 3 mm en *G. gracilis* (del Pino y Escobar, 1981 + Obs. Pers.) y entre 3,5 - 4 mm en *G. christiani* (Barrio, 1976; del Pino y Escobar, 1981).

2 : La cifra entre paréntesis se refiere a datos obtenidos de disecciones (Barrio, 1976).