

Boletín Chileno de Herpetología 8: 10-21 (2021)

Estrategias reproductivas, hábitats y otros aspectos ecológicos de los anfibios altoandinos en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes

Reproductive strategies, habitats, and other ecological aspects of high andean amphibians in the eastern slopes of the Andes Range

Carmen Úbeda

Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
Correspondencia a: cubeda@arnet.com.ar

Resumen. Pocos anfibios lograron colonizar los ambientes altoandinos de Patagonia. En este trabajo se analiza la composición de esta fauna de alta montaña en la vertiente oriental de los Andes, se describen sus hábitats y se analizan las estrategias reproductivas. A través de búsquedas activas (1993-2016) se registraron las siguientes especies de anuros: *Nannophryne variegata*, *Rhinella papillosa*, *Pleurodema bufoninum*, *Alsodes gargola*, *Alsodes neuquensis* y *Atelognathus patagonicus*. La distribución se encontró asociada a los cuerpos de agua y sus cercanías. Muy pocas especies se hallaron en simpatria y un único caso de dos especies en sintopía. Todas las especies presentan una reproducción estacional y un modo reproductivo generalizado, con larvas de vida libre de hábito bentónico. Se registraron distintas estrategias de desarrollo larval, de corta duración (estacional), muy larga (plurianual) y una especie con plasticidad fenotípica en el periodo larval. Se discuten otros aspectos ecológicos de estos anuros en relación con los ambientes que habitan.

Palabras clave: anuros, alta montaña, Patagonia, biología reproductiva, modos reproductivos

Abstract. Few amphibians achieved colonize the high Andean environments of Patagonia. In this work the composition of this high mountain fauna on the eastern slope of the Andes is analyzed, their habitats are described, and their reproductive strategies are analyzed. Through active searches (1993-2016) the following species of anurans were recorded: *Nannophryne variegata*, *Rhinella papillosa*, *Pleurodema bufoninum*, *Alsodes gargola*, *Alsodes neuquensis* and *Atelognathus patagonicus*. The distribution was associated with bodies of water and their surroundings. Very few species were found in sympatry and only a single case of two species in syntopy. All species exhibit seasonal reproduction and a generalized reproductive mode, with free living tadpoles of benthic habits. Different larval development strategies were recorded: short duration (seasonal), very long (multi-year) and one species with phenotypic plasticity in the larval period. Other ecological aspects of these anurans are discussed in relation to the environments they inhabit.

Keywords: Anurans, high mountain environments, Patagonia, reproductive biology, reproductive modes

Introducción

Los ecosistemas altoandinos, junto a otros sistemas de alta montaña del mundo, integran el bioma alpino, que comprende todos los ecosistemas que se encuentran por encima del límite superior de los bosques que, en su sentido más estricto, es la línea superior a la que llega la última especie arbórea, aunque sea bajo una forma achaparrada (*treeline*, en inglés, Körner 1998). Estos ecosistemas, que se extienden hasta la línea de nieves permanentes, se caracterizan por condiciones ecológicas muy rigurosas y restrictivas para el desarrollo de la vegetación y de la fauna y están dentro de los sistemas terrestres más desfavorables del planeta (Körner 2001, Mermoz et al. 2009). Tienen un clima frío de tipo alpino, con una estacionalidad

marcada, con inviernos largos y, para ciertas latitudes, varios meses de cobertura de nieve y hielo. Además, están sometidos a una alta insolación, con elevada radiación UV, y la presión parcial de oxígeno y la temperatura disminuyen con la altitud (Sommaruga et al. 1999, Körner 2001).

En general para los anfibios anuros, el número de especies (riqueza específica) disminuye con la altitud (Duellman 1979). Esta generalidad se aplica a los Andes patagónicos donde, por las rigurosas condiciones ambientales imperantes, pocas especies de anfibios logran superar el límite superior de la vegetación boscosa. Entre estos pueden mencionarse a *Nannophryne variegata* encontrada a 2.200 m (Formas y Pugín 1978) y a *Alsodes gargola* a 1.950 m (Úbeda 1998).

Por su parte, *Pleurodema bufoninum*, típica de ambientes áridos, asciende por las estepas altoandinas hasta los 2.600 m en la Provincia de Mendoza, Argentina (Cei y Roig 1974).

Teniendo en cuenta las condiciones rigurosas para el desarrollo de la vida que impone la altura, y las propias restricciones de los anfibios, tanto fisiológicas y morfológicas (*i.e.* ectotermia, piel delgada y permeable) como las de su ciclo de vida, los objetivos de este trabajo son: *i*) analizar la composición de la batracofauna de altura en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes patagónicos, *ii*) identificar y describir los ambientes y microambientes que se utilizan para la reproducción y el desarrollo larval y *iii*) analizar los modos reproductivos y las estrategias reproductivas que presentan estas especies. Adicionalmente se discuten algunos aspectos ecológicos de estas especies, en relación a los ambientes que habitan.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área comprende los ambientes altoandinos patagónicos de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, en territorio argentino, entre 36°26' S y 50°33' S, situados en el oeste de las Provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz, en los Parques Nacionales Lanín, Nahuel Huapi, Lago Puelo, Los Alerces y Los Glaciares y en las siguientes áreas protegidas provinciales: El Tromen y Copahue (Neuquén), Río Azul-Lago Escondido (Río Negro), Arroyo Motoco (Chubut) y Lago del Desierto (Santa Cruz). En este estudio no se incluyó la isla de Tierra del Fuego porque hasta el momento no existen registros de anfibios (Úbeda 1998, Vaira et al. 2012).

De relieve montañoso, los principales modeladores del paisaje han sido los procesos tectónicos que dieron lugar a la formación de la cordillera, la actividad volcánica, los sucesivos avances y retrocesos glaciares durante el Pleistoceno, la erosión fluvial y eventos de remoción en masa y avalanchas (Flint y Fidalgo 1964, Mermoz et al. 2009, Mateucci 2012).

Los sistemas biológicos altoandinos patagónicos corresponden a la Provincia Biogeográfica Altoandina (Cabrera 1971, Cabrera y Willink 1973) y se distribuyen de manera discontinua por encima de otros ecosistemas, principalmente boscosos (Cabrera 1971, Mermoz et al. 2009). El límite inferior de estos sistemas se encuentra a diferentes altitudes a lo largo de los Andes patagónicos, dado que existe una relación inversa entre la altitud a la que llega el bosque y la latitud, es decir que hacia el sur este límite desciende en altura. Así, en el norte de los Andes patagónicos el límite superior del bosque se encuentra entre 1800 y 2000 m de elevación y en el sur, en Tierra del Fuego, se encuentra entre 500 y 700 m (Cabrera 1971, Mateucci 2012).

El clima del área es frío, con fuertes vientos del oeste y copiosas nevadas invernales; una cubierta de nieve de grosor variable persiste durante varios meses al año. En el sector septentrional de la vertiente oriental de la cordillera existe una marcada estación seca en verano (Paruelo et al. 1998, Mateucci 2012). En el sector meridional, los ambientes altoandinos limitan con glaciares y con el Campo de Hielo Patagónico Sur, y el clima se hace más frío, ventoso y húmedo, con precipitaciones que se distribuyen casi homogéneamente durante el año y pueden llegar localmente a los 2.000 mm anuales y en proximidades del campo de hielo hasta los 5.000 mm, de modo que no hay déficit hídrico en todo el año (Mateucci 2012). Además del gradiente climático latitudinal, el efecto de sombra de lluvia que ejerce la Cordillera de los Andes frente a los vientos del Océano Pacífico cargados de humedad determina la existencia de un marcado gradiente de precipitaciones decrecientes hacia el este, lo que provoca

que en la franja más oriental de la cordillera el manto de nieve tenga menor espesor y duración anual (Ferreyra et al. 1998b, Paruelo et al. 1998).

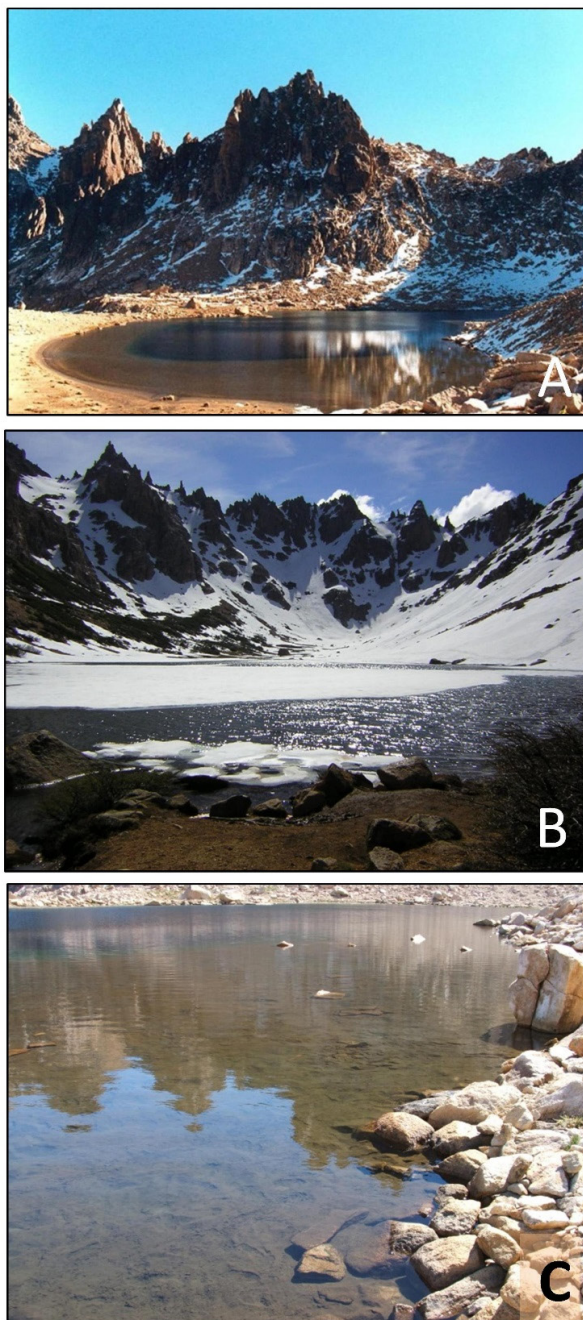


Figura 1: Cuerpos de agua lénticos de gran tamaño habitados por anfibios, en sistemas altoandinos patagónicos. A) lago oligotrófico en circo glaciar. B) lago oligotrófico en circo glaciar, a comienzos del deshielo (diciembre). C) costa rocosa de lago altoandino. Fotografías de Carmen Úbeda.

Dentro de estos sistemas altoandinos existe una heterogeneidad ambiental, dada por la interacción entre la altitud, las precipitaciones, la orientación y la pendiente de las laderas (que condicionan la exposición al sol y al viento y la acumulación de nieve) y el tipo de suelo. Esta heterogeneidad determina la existencia de diversas condiciones para la vida que permiten el desarrollo de distintas comunidades vegetales (Ferreyra et al. 1998a, Mermoz et al. 2009, Mateucci 2012).

Los semidesiertos y las estepas de altura son los tipos de vegetación más extendidos, sobre suelos inexistentes o con poca

capacidad de retención de agua, en los que predomina un estrato arbustivo-herbáceo bajo (menor a 25 cm), de muy baja cobertura, compuesto por gramíneas xerofíticas y dicotiledóneas rastreras o en cojín (Ferreira et al. 1998a, Martín y Mermoz 2005, Mermoz et al. 2009, Mateucci 2012). La cobertura vegetal disminuye con la altitud (Ferreira et al. 1998a). Los semidesiertos existen, aunque haya precipitaciones suficientes, debido a la baja retención del agua por los suelos (Mermoz et al. 2009). En los Andes meridionales, son comunes los brezales de murtilla, *Empetrum* sp. (Cabrera 1971).



Figura 2: Cuerpos de agua lóticos habitados por anfibios, en sistemas altoandinos patagónicos. A) Arroyo emisario de lago altoandino, de curso meandroso en valle glaciar. B) arroyo de primer orden en valle fluvial altoandino. C) nacimiento de arroyo en mallín altoandino. D) pequeño arroyo temporario de aguas calmas en estepa altoandina. Fotografías de Carmen Úbeda.

En sectores con relieve general plano o plano-cóncavo y pendiente suave, sobre suelos mal drenados, se desarrollan los mallines (= vegas) de altura, praderas húmedas de baja altura, siempreverdes, densas, dominadas por briofitas, juncáceas, ciperáceas, gramíneas cespitosas y dicotiledóneas herbáceas (Gandullo y Schmid 2001, Martín y Mermoz 2005, Mermoz et al. 2009). Estos mallines están asociados a las cabeceras de cuenca y actúan como cubetas de acumulación de pequeños cursos de agua que dan origen a los arroyos. Existen mallines de pendiente, sobre laderas alimentadas con agua de deshielo, y mallines de depresión, situados en concavidades horizontales.

Con respecto a los cuerpos de agua del área de estudio, los más conspicuos son los lagos glaciares y los lagos oligotróficos. Los primeros se encuentran al pie del frente de los glaciares y reciben aguas con un alto contenido de sedimentos en suspensión, que dan a sus aguas un aspecto lechoso. Los lagos oligotróficos se encuentran en circos y valles glaciares o en cráteres de volcanes inactivos y están alimentados por aguas de lluvia y de deshielo (Fig. 1). Estos lagos, clasificados como ultraoligotróficos, son hiposalinos, levemente ácidos y extremadamente transparentes debido al bajo nivel de carbono orgánico disuelto y de nutrientes (principalmente por el bajo aporte de materia orgánica alóctona desde la cuenca, por los suelos poco desarrollados y la escasa y dispersa vegetación del entorno) (Sommaruga et al. 1999, Zagarese et al. 2000). Sometidos a una alta irradiación solar, presentan una alta penetración de la radiación y una baja atenuación de la radiación UV (Sommaruga et al. 1999, Zagarese et al. 2000). Estos lagos se congelan superficialmente durante 6 a 8 meses al año y pueden presentar estratificación térmica invertida en invierno (Zagarese et al. 2000). En cuanto a la biota, carecen naturalmente de peces y sus cadenas tróficas son simples. El plancton es escaso, el fitoplancton está dominado principalmente por nanoplancton y el zooplancton es muy simple, con especies altamente resistentes a la radiación UV. El perifiton constituye el principal aporte a la producción primaria total (Zagarese et al. 2000).

Estos lagos típicamente desaguan a través de arroyos emisarios de fondo rocoso y aguas cristalinas, que descienden por valles glaciares o fluviales (Fig. 2A). Otros arroyos en estado juvenil, labrados en la roca de base (Fig. 2C), surcan las laderas del ambiente altoandino y terminan en mallines o lagos, o siguen su curso hacia su línea de base.

Dentro de los mallines, el microrelieve determina la existencia de una variedad de microambientes acuáticos, tanto lóticos (canales y arroyos) como lénticos (charcos, pozas y sectores anegados) (Figuras 2B, 2D y 3). Estos cuerpos de agua pueden ser permanentes o temporarios, según el balance entre la recarga y el drenaje del mallín (Gandullo y Schmid 2001). A diferencia de los lagos oligotróficos, los cuerpos de agua lénticos dentro de los mallines son muy someros y vegetados, desarrollan un perifiton visible a simple vista y acumulan detritus, siendo típico el color rojizo de sus sedimentos.

Metodología

Durante diferentes campañas de muestreo en ambientes patagónicos altoandinos de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes patagónicos, entre los años 1993 y 2016, se realizó una búsqueda activa de anfibios, que se concentró en humedales de distinto tipo y en los cuerpos de agua y sus costas. Algunos cuerpos de agua de los cerros Catedral y Challhuaco, en el Parque Nacional Nahuel Huapi, fueron visitados con frecuencia estacional durante los años 2005 a 2010. La presencia de los anfibios se verificó a través del hallazgo de huevos, larvas e individuos postmetamórficos (juveniles y adultos).



Figura 3: Cuerpos de agua lénticos de pequeño tamaño habitados por anfibios, en sistemas altoandinos patagónicos. A) mallín de depresión con gran número de pozas someras, en valle glaciar altoandino. B) mallín de pendiente con pozas encadenadas en las cabeceras de un arroyo altoandino. C) sector anegado con agua de deshielo en mallín de pendiente. D) poza permanente en mallín altoandino. Fotografías de Carmen Úbeda.

Se tomaron datos de cada sitio del hallazgo (coordenadas, altitud, ambiente circundante) y de los hábitats reproductivos (tipo de cuerpo de agua, dimensiones, profundidad, tipo de fondo, presencia de vegetación y temperatura del agua (a 20 cm). Se tomaron fotografías de los ambientes y microambientes donde se registró la presencia de los anfibios.

Los huevos, las larvas y los estadios postmetamórficos se identificaron hasta nivel de especie con los caracteres diagnósticos dados por distintos autores (e.g. Cei 1965, Formas y Pugín, 1978, Úbeda 1998, Pillado et al. 2000, Weigandt et al. 2004). Se midieron larvas y metamorfos (estadio 46 de Gosner 1960) de las especies para obtener el máximo tamaño que éstos alcanzan. Las medidas se tomaron *in situ* utilizando un calibrador digital con error de lectura \pm

0,05 mm, bajo permisos otorgados por la Administración de Parques Nacionales de Argentina.

Adicionalmente a los datos obtenidos en el terreno, se recopiló información bibliográfica relativa a reproducción, oviposturas, larvas, metamorfos y temporalidad del desarrollo larval de las especies encontradas.

A cada especie se le identificó el modo reproductivo (combinación de características de huevos, ovipostura, sitio de oviposición, larva, desarrollo y tipo de cuidado parental, si existe) siguiendo el concepto de Salthe (1969) y la clasificación de Duellman y Trueb (1986). El concepto de estrategia reproductiva utilizado sigue el criterio de Wilbur (1977) y Duellman (1989), es decir, el conjunto de tácticas que fueron seleccionadas como las adaptaciones que han aportado, en promedio, al mayor número de descendientes a las generaciones recientes. El tipo de larva se asignó según la propuesta de gremios ecomorfológicos de Altig y Johnston (1989).

Resultados

En los ambientes altoandinos patagónicos de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes se registraron seis especies de anfibios anuros, pertenecientes a cuatro familias (Tabla 1): *Nannophryne variegata* Günther 1870 y *Rhinella papillosa* (Philippi 1902) (Bufonidae), *Pleurodema bufoninum* Bell 1843 (Leptodactylidae), *Alsodes gargola* Gallardo 1970 y *Alsodes neuquensis* Cei 1976 (Alsodidae) y *Atelognathus patagonicus* (Gallardo 1962) (Batrachylidae). Estas especies presentan distintos grados de dependencia con el agua. Las tres primeras tienen hábito terrestre y las tres últimas tienen hábito semiacuático y una capacidad de permanecer sumergidas largos periodos, con adaptaciones morfológicas a la vida acuática, como piel lisa y suelta, membranas interdigitales en los ortijos y ausencia de tímpano.

En la Tabla 1 se indica para cada especie la localidad de máxima altitud a la que se encontraron larvas o metamorfos. Los diferentes estadios de la ontogenia (larvas, juveniles y adultos) de estas especies fueron encontrados en una variedad de ambientes acuáticos y sus inmediaciones (costas rocosas y mallines). Las características de estos ambientes, lóticos y lénticos y la ocurrencia de las especies, se describen en la Tabla 2 y muestran en las Figuras 1 a 3. No se registraron anfibios en lagos situados al pie del frente de glaciares ni en afloramientos rocosos, ni conos de derrubio ni semidesiertos de altura. Dos especies, *Alsodes gargola* y *A. neuquensis*, se encontraron localmente abundantes, con altas densidades permanentes de larvas (entre 50 y 300 individuos) en remansos y pozones en el curso de arroyos, de relativamente pequeño tamaño (ca. 2x1 m y 0,5 m de profundidad) (Fig. 2A - C), y de individuos postmetamórficos en costas rocosas de lagos (4 individuos por m² de costa) (Fig. 1C).

Aparte de las especies mencionadas, otras especies típicas de los bosques templados australes se encontraron en el límite superior de los mismos, representado por lenga (*Nothofagus pumilio*) de baja altura, donde ésta se interdigita con el ambiente altoandino: *Pleurodema thaul* (Schneider 1799), *Alsodes coppingeri* (Günther 1881), *Atelognathus nitoi* (Barrio 1973) y *Chaltenobatrachus grandisonae* (Lynch 1975). Estas especies se registraron en diferentes tipos de ambientes acuáticos a distintas altitudes dependiendo de la latitud (Tabla 3).

Los datos puntuales de temperatura del agua de cada hallazgo mostraron una gran variación estacional de los hábitats acuáticos. Las mínimas temperaturas del agua con presencia de anfibios se registraron en otoño e invierno (mayo-noviembre), siendo de 0 a 3°C en lagos y pequeños arroyos habitados por larvas y adultos de *Alsodes gargola*, parcial o totalmente congelados superficialmente y en

Tabla 1: Especies de anfibios anuros registradas en ambientes patagónicos altoandinos y datos de las localidades de máxima altitud en las que se registraron larvas y/o metamorfos.

Familia	Especie	Localidad de máxima altitud de hallazgo de larvas o metamorfos	Coordenadas / Altitud
Bufo	<i>Nannophryne variegata</i>	Ladera oriental del cerro Catedral, Parque Nacional Nahuel Huapi	41°10'58"S; 71°27'55"O. 1.955 m
	<i>Rhinella papillosa</i>	Mallines en cercanías de laguna Varvarco Campos, Neuquén	36°23'56"S; 70°38'08"O. 2.027 m
Leptodactylidae	<i>Pleurodema bufoninum</i>	Bañado Los Barros, Parque Provincial Laguna Tromen, Neuquén	37°06'41"S; 70°08'20"O. 2.020 m
Alsodidae	<i>Alsodes gargola</i>	Laguna Schmoll, cerro Catedral, Parque Nacional Nahuel Huapi	41°11'36"S; 71°29'58"O. 1.940 m
	<i>Alsodes neuquensis</i>	Portillo La Atravesada, cerro La Atravesada, Neuquén	38°53'29"S; 70°39'27"O. 1.860 m
Batrachylidae	<i>Atelognathus patagonicus</i>	Lago Batea Mahuida, en cráter volcán Batea Mahuida, Neuquén	38°49'10"S; 71°11'31"O. 1.753 m

Tabla 2: Ocurrencia de larvas y metamorfos de anuros en ambientes acuáticos altoandinos patagónicos de la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes. Nv = *Nannophryne variegata*, Rp = *Rhinella papillosa*, Pb = *Pleurodema bufoninum*, Ag = *Alsodes gargola*, An = *Alsodes neuquensis*, Ap = *Atelognathus patagonicus*, X = ocurrencia.

	Ambientes acuáticos en ecosistemas altoandinos	Nv	Rp	Pb	Ag	An	Ap
LÉNTICOS	Lagos oligotróficos de altura situados en circos glaciares, cráteres de volcanes inactivos y valles altoandinos, con costas rocosas.				X	X	X
	Pozas permanentes en mallines de altura, aisladas con cierto recambio de agua o en el curso superior de arroyos.				X	X	
	Sectores anegados someros en mallines de depresión y sectores anegados por escurrimiento superficial en mallines de pendiente.	X					
	Lagunas temporarias y permanentes en ambientes desérticos.						X
	Charcos temporarios en mallines y estepas altoandinas.			X	X		
LÓTICOS	Nacientes y curso superior de arroyos permanentes en mallines de altura.				X	X	
	Sectores de poca corriente en arroyos permanentes de fondo rocoso en laderas y valles glaciares o fluviales.				X	X	
	Canaliculos de drenaje y arroyos someros de poco caudal en mallines de altura. Sectores marginales y calmos en pequeños arroyos permanentes.		X	X			
	Arroyos temporarios de poco caudal en estepas altoandinas.		X	X			

Tabla 3: Especies de anuros que se distribuyen hasta las proximidades del límite altitudinal del bosque de lenga en la vertiente oriental de los Andes y datos de los ambientes y localidades de máxima altitud en las que se registraron larvas y/o metamorfos. PN = Parque Nacional.

Familia	Especie	Ambiente	Localidad de máxima altitud
Leptodactylidae	<i>Pleurodema thaul</i>	Pozas someras en mallines en bosque bajo de lenga	Cerro Challhuaco, PN Nahuel Huapi, 1.595 m
Alsodidae	<i>Alsodes coppingeri</i>	Arroyos de primer orden en bosque bajo de lenga	Cordón Vespigani, Santa Cruz, 750 m
Batrachylidae	<i>Atelognathus nitoi</i>	Lagunas permanentes y temporarias en bosque bajo de lenga	Cerro Challhuaco, PN Nahuel Huapi, 1.540 m
Batrachylidae	<i>Chaltenobatrachus grandisonae</i>	Lagunas someras y pozas vegetadas en bosque bajo de lenga	8 km O del extremo norte de Lago del Desierto, Santa Cruz, 830 m

ocasiones cubiertos por una capa de nieve. Las temperaturas del agua de los hallazgos del verano mostraron una gran variación térmica a lo largo del día, e incluso heladas nocturnas. Los ambientes acuáticos someros y de menor tamaño mostraron una mayor amplitud térmica diaria, con mínimas al amanecer (3-6°C) y máximas durante la tarde en días soleados. La máxima temperatura del agua encontrada con presencia de anfibios fue de 26°C en dos casos: sectores anegados por escurrimiento superficial en mallines con larvas de *Nannophryne variegata* y pozas permanentes con larvas y adultos de *Alsodes gargola*. La fenología reproductiva y las características de huevos, larvas y metamorfos de las especies encontradas en ambientes altoandinos patagónicos se describen en la Tabla 4.

Todas las especies presentan un patrón de reproducción estacional (Tabla 4), comenzando tempranamente en *Nannophryne variegata*, *Rhinella papillosa* y *Pleurodema bufoninum* y más tardíamente, en el verano, en *Alsodes gargola*.

Asimismo, todas las especies presentan un modo reproductivo generalizado, por tener huevos y larvas acuáticos, y larvas de alimentación activa. *Nannophryne variegata*, *R. papillosa* y *P. bufoninum* oviponen en aguas someras expuestas a la radiación solar y tienen huevos pigmentados. *Alsodes gargola* coloca sus huevos bajo rocas, protegidos de la radiación solar y tiene huevos sin pigmentar. No se conoce la ovipostura de *Alsodes neuquensis* ni de

Tabla 4: Datos de oviposturas, larvas, periodo larval y metamorfos de las especies de anuros que habitan ambientes altoandinos de la vertiente oriental de los Andes patagónicos. El gremio ecomorfológico de las larvas fue asignado según Altig y Johnston (1989).

Especie	Reproducción, ovipostura y huevos	Larvas, desarrollo larval y metamorfos	Fuentes
<i>Nannophryne variegata</i>	Reproducción estacional, después del deshielo. Ovipostura numerosa (hasta 400 huevos). Huevos pigmentados, en cordón gelatinoso de diámetro regular.	Larva pequeña (hasta 41 mm), asignable al gremio ecomorfológico léntico bentónico. Período larval corto, en la estación de crecimiento. Metamorfo relativamente pequeño (7-10 mm).	Gallardo (1962) Hock (1967) Donoso- Barros (1975) Formas y Pugin (1978) Úbeda (1998) Cisternas et al. (2019) Este estudio
<i>Rhinella papillosa</i>	Reproducción estacional, sincrónica o prolongada. Ovipostura numerosa (hasta 7100 huevos). Huevos pigmentados, en cordón gelatinoso de diámetro regular.	Larva pequeña (hasta 35 mm), asignable al gremio ecomorfológico léntico bentónico. Período larval corto (7 a 10 semanas), en la estación de crecimiento. Metamorfo relativamente pequeño (11-15 mm).	Úbeda (1998) Jara et al. (2006, 2007) Donoso- Barros (1975) Sympson et al. (2006) Sympson (2010) Este estudio
<i>Pleurodema bufoninum</i>	Reproducción estacional. Ovipostura numerosa (hasta 2913 huevos). Huevos pigmentados, en cordón gelatinoso de diámetro irregular.	Larva de tamaño intermedio (hasta 64 mm), asignable al gremio ecomorfológico léntico con características de los gremios bentónico y nectónico. Periodo larval corto (30-45 días), en la estación de crecimiento. Metamorfo de tamaño intermedio (13-17 mm).	Úbeda (1998) Weigandt et al. (2004) Jara et al. (2007) Jara et al. (2006) Este estudio
<i>Alsodes gargola</i>	Reproducción estacional. Ovipostura de 30-40 huevos. Huevos independientes, no pigmentados, se ocultan bajo piedras o en oquedades profundas en bordes de arroyos y pozas permanentes.	Larva grande (hasta 95 mm), asignable al gremio ecomorfológico lóxico bentónico. Periodo larval muy prolongado (4 años). Metamorfo relativamente grande (20-26 mm).	Gallardo (1970) Úbeda (1998) Pillado et al. (2000) Logares y Úbeda (2006) Úbeda y Casanovas (2012) Este estudio
<i>Alsodes neuquensis</i>	Reproducción, ovipostura, y huevos sin datos.	Larva grande (hasta 80 mm), asignable al gremio ecomorfológico lóxico bentónico. Periodo larval muy prolongado (mayor a un año). Metamorfo relativamente grande (22-26 mm).	Cei 1980 Úbeda (1998) Pillado et al. (2000) Barraso et al. (2016) Este estudio
<i>Atelognathus patagonicus</i>	Reproducción estacional. Ovipostura y huevos sin datos.	Larva grande (hasta 77 mm), asignable al gremio ecomorfológico léntico bentónico. Periodo larval presenta plasticidad fenotípica dependiendo del hidroperíodo, con larvas estacionales y larvas que atraviesan el invierno. Metamorfo relativamente grande (21-24 mm).	Cei (1965) Cuello et al. (2014) Este estudio

Atelognathus patagonicus.

Nannophryne variegata, *R. papillosa* y *P. bufoninum* concentran el desarrollo larval en la corta estación de crecimiento; en *N. variegata* se encontraron oviposturas junto a larvas de 25 mm de longitud en el mes de noviembre, indicando más de un evento reproductivo en la misma estación. Las otras especies tienen un largo periodo larval, con larvas que atraviesan uno o más inviernos en los cuerpos de agua (Tabla 4); por ejemplo, en el caso de las dos especies de *Alsodes* siempre se encontraron cohabitando varias cohortes de larvas correspondientes a oviposturas de diferentes años.

Todas las especies de los ambientes altoandinos tienen larvas pigmentadas, siendo máxima la pigmentación en larvas de *Nannophryne variegata* y *Rhinella papillosa* que tienen un color uniforme pardo oscuro, casi negro, y sin guanóforos. Todas las larvas tienen una morfología adaptada al hábito bentónico y ninguna de ellas presenta adaptaciones extremas a un tipo determinado de ambiente acuático (Tabla 4, Fig. 4).

Algunas especies pudieron encontrarse en simpatria en los ambientes altoandinos (*N. variegata* - *A. gargola*, *R. papillosa* - *P. bufoninum*, *P. bufoninum* - *A. gargola*, *P. bufoninum* - *A. neuquensis*, *P. bufoninum* - *A. patagonicus*, *A. neuquensis* - *A. patagonicus*), pero sólo en muy pocos casos se encontraron cohabitando en el mismo ambiente. Sólo en una localidad se encontraron dos especies

compartiendo el mismo hábitat: *Alsodes neuquensis* y *Atelognathus patagonicus* en el lago Batea Mahuida y sus costas rocosas (Tabla 1). En los otros casos en que dos especies compartieron el mismo ambiente acuático, se encontraron segregadas en el espacio utilizando distintos microambientes. Por ejemplo, en un pequeño arroyo en el límite entre el matorral de lenga y la estepa altoandina (1.400 m, Parque Nacional Nahuel Huapi) se encontraron larvas de *Alsodes gargola* habitando el sector central de fondo rocoso y larvas de *P. bufoninum* en sectores marginales planos y someros, con fondo de sedimento fino y sin corriente. Otro caso de segregación en el espacio se registró en mallines de pendiente sobre la ladera oriental del cerro Catedral (1800-1950 m, Parque Nacional Nahuel Huapi), en los que larvas y adultos de *A. gargola* se encontraron en pequeños arroyos y canalículos de drenaje, mientras que larvas de *N. variegata* se encontraron en sectores de 1-2 cm de profundidad, anegados con agua de deshielo, y los adultos en refugios bajo piedras muy cercanas al sitio reproductivo (Fig. 3C).

Discusión

Los ambientes de alta montaña imponen condiciones muy rigurosas para el desarrollo de la vida. Entre las características que hacen extremos a los ambientes estudiados para los anfibios patagónicos, están el clima de tipo "alpino", con inviernos largos con una profunda cobertura névea y un congelamiento superficial de los

cuerpos de agua de hasta 6-8 meses y una breve estación de crecimiento, con gran amplitud térmica diaria y extremos térmicos ocasionales (Zagarese et al. 2000, Mermoz et al. 2009). Además, se suman los fuertes vientos y una intensa radiación solar, con alta proporción de radiación UV. En la vertiente oriental de la cordillera patagónica y en particular en el sector septentrional, el descenso de las precipitaciones hacia el este agrava el déficit hídrico del verano (Mateucci 2012) y los cuerpos de agua pueden secarse, constituyendo otro factor limitante para los anfibios y su reproducción. Aún bajo estas condiciones generales, existe una variedad de microambientes y microclimas que pueden ser utilizados por los anfibios, como fue encontrado en este estudio. La distribución espacial de los anuros altoandinos patagónicos se encontró asociada a los cuerpos de agua y sus inmediaciones (costas rocosas y mallines). Este patrón de distribución “agrupada”, según la distribución de los recursos, se asemeja a lo señalado para los anfibios de los altos Andes de Perú por Vellard (1951), quien lo interpretó como un mecanismo de defensa ante la sequedad ambiental imperante. Las especies encontradas en el presente estudio utilizan para su reproducción y desarrollo larval una variedad de ambientes, someros y profundos, lóticos y lénticos, y temporarios y permanentes, que ofrecen distintas condiciones microambientales.

Estos anuros, junto a muy pocas especies de lagartos y de roedores hipogeos, son los únicos vertebrados residentes de los ambientes altoandinos patagónicos (Ferreira et al 2005). En ausencia de peces en los cuerpos de agua, las especies de anuros que tienen larvas de larga vida y que pueden presentar juveniles y adultos de hábito acuático, son los únicos vertebrados residentes en estos ambientes y, como tales, cumplen un importante rol ecológico en estos ecosistemas. Por ejemplo, las larvas de gran tamaño de *Alsodes*, que alcanzan localmente altas densidades y por lo tanto altas biomásas, son importantes en el reciclado de nutrientes y en el transporte de energía del ambiente acuático al terrestre (Baffico y Úbeda 2006). Los distintos estadios de la ontogenia ocupan todos los niveles tróficos en los cuerpos de agua permanentes, desde larvas herbívoras y detritívoras, importantes consumidoras de perifiton, hasta adultos predadores tope.

Se han planteado varias características inherentes a los anfibios que limitan su distribución en sentido altitudinal, como el carácter de ectotérmicos, el ciclo de vida y la propia biología termal y el comportamiento termorregulatorio de cada especie (Hutchinson y Dupré 1992). Los resultados de este estudio muestran que las estrategias reproductivas, incluyendo el modo reproductivo, el tipo de larva y de desarrollo larval, también constituyen otro aspecto importante para que una especie pueda colonizar exitosamente los ambientes altoandinos patagónicos.

Los ambientes altoandinos patagónicos no poseen una fauna exclusiva de anfibios, sino que están habitados por algunas de las especies que se encuentran en los ambientes situados a menor altitud. Algunas especies de los bosques templados australes logran superar el límite superior del bosque, mientras que otras especies propias de ambientes áridos patagónicos extienden altitudinalmente su distribución, siguiendo los humedales, hacia las estepas altoandinas. Estas comunidades de anfibios altoandinos son comparativamente simples, como ocurre en otros sistemas de altura de Sudamérica (Péfaur y Duellman 1980, Veloso et al. 1982), habiéndose registrado sólo seis especies de anuros, *Nannophryne variegata*, *Rhinella papillosa*, *Pleurodema bufoninum*, *Alsodes gargola*, *Alsodes neuquensis* y *Atelognathus patagonicus*. De estas seis especies, sólo *P. bufoninum* y en menor medida *R. papillosa*, se distribuyen al norte de Patagonia, siendo las restantes exclusivamente patagónicas. Si bien en los ambientes estudiados la riqueza específica es baja, se

encontró que dos especies alcanzaron localmente altas densidades, *Alsodes gargola* y *A. neuquensis*, en concordancia con lo señalado por Duellman y Trueb (1986): la baja riqueza de anfibios en altura puede ser balanceada por la mayor densidad poblacional de las especies, resultando en una menor equitatividad a mayor altura.

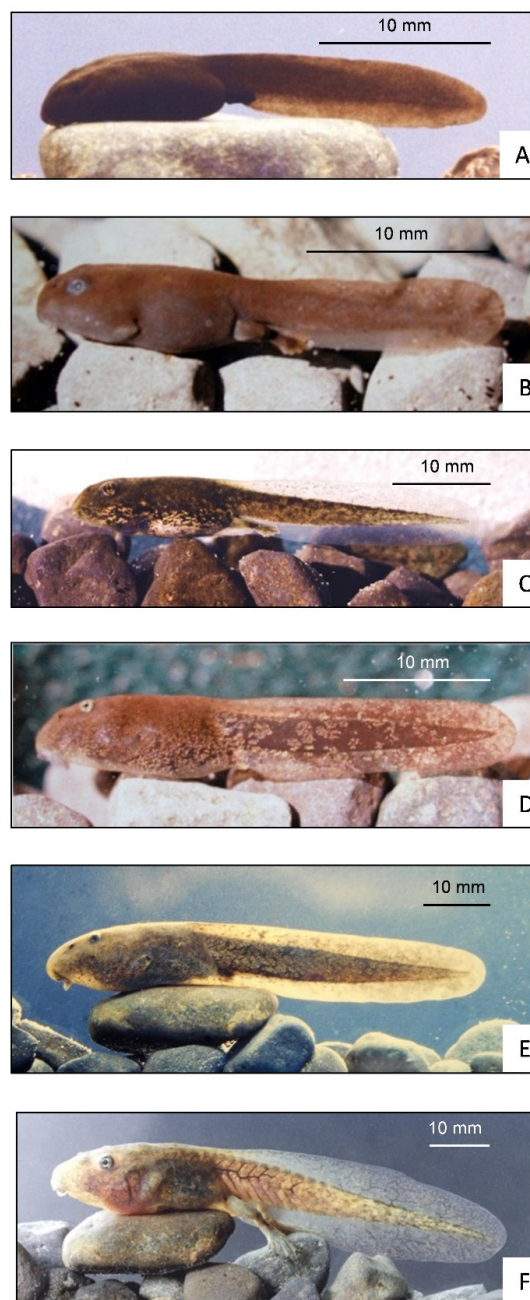


Figura 4: Larvas de las especies de anuros encontradas en los ambientes altoandinos. A) *Nannophryne variegata*, B) *Rhinella papillosa*, C) *Pleurodema bufoninum*, D) *Alsodes gargola*, E) *Alsodes neuquensis*, F) *Atelognathus patagonicus*. Fotografías de Carmen Úbeda.

Es muy probable que otras especies también se encuentren en los ambientes altoandinos del sector septentrional de la vertiente oriental de la cordillera, como *Pleurodema thaul*, que fue registrada en la vertiente occidental por encima del límite superior del bosque (cráter Raituén del Volcán Antillanca, Parque Nacional Puyehue, Chile; Úbeda, datos no publicados). En el sector meridional de los Andes, donde hay abundantes precipitaciones en el verano y cuerpos de agua permanentes, otras dos especies también podrían superar el límite superior del bosque, *Alsodes coppingeri* en el curso superior de

arroyos y *Chaltenobatrachus grandisonae* en pequeñas lagunas vegetadas dentro de turberas en la tundra magallánica.

Con respecto a la máxima altitud alcanzada por las especies, es imprescindible tener en cuenta la latitud del registro, dado que hacia el sur el bioma altoandino comienza a menor altura (Cabrera 1971). Si bien las especies que se registraron a mayor altura absoluta fueron *R. papillosa* (2.027 m) y *P. bufoninum* (2.020 m), otras especies pueden soportar condiciones tanto o más rigurosas, dado que se sitúan a mayor latitud, como *N. variegata* y *A. gargola* encontradas hasta 1.950 m (Tabla 1), donde la cobertura nival persiste durante ocho meses al año.

Todas las especies encontradas en los ambientes altoandinos patagónicos presentan un patrón estacional de reproducción, como la mayoría de las especies de anuros del mundo de climas que presentan una estacionalidad marcada (Duellman y Trueb 1986, Duellman 1989, Stebbins y Cohen 1995). Asimismo, todas estas especies presentan un ciclo bifásico, con huevos y larvas acuáticos, y las larvas tienen una alimentación activa, por lo que pertenecen al modo reproductivo generalizado. Este modo reproductivo, considerado el modo ancestral de los anfibios, está presente en los principales ambientes del planeta y se caracteriza por tener una mayor fecundidad y oviposturas más numerosas que aquellas que tienen modos reproductivos especializados (*sensu* Duellman y Trueb 1986, Duellman 1989, Haddad y Prado 2005). Dentro de este modo generalizado, todas las especies quedan comprendidas en el “modo 1”, el más primitivo, por tener huevos y larvas en aguas lénticas, y las dos especies de *Alsodes*, por reproducirse y desarrollarse también en aguas corrientes, quedan igualmente comprendidas en el “modo 2” de la mencionada clasificación. Ninguna especie con modo reproductivo especializado, como los que presentan algunas especies de anuros de los bosques húmedos de Patagonia, fue encontrada en los ambientes altoandinos de la vertiente oriental de la cordillera. No se encontraron especies con oviposturas terrestres como las de los géneros *Batrachyla* y *Rhinoderma*, ni larvas acuáticas en condiciones de semiterrestrialidad como las de las especies de *Eupsophus*, ni incubación intracorporal como en *Rhinoderma*. Las cuatro especies que se encontraron cerca del límite superior del bosque (Tabla 3) también presentan un modo reproductivo generalizado. De manera similar, aunque con una composición taxonómica diferente, todos los anuros de los altos Andes del norte de Chile presentan este modo reproductivo, propio de ambientes acuáticos que naturalmente carecen de peces (Velooso et al. 1982).

Los huevos intensamente pigmentados de *N. variegata*, *R. papillosa* y *P. bufoninum*, cumplen con la generalidad para huevos colocados en ambientes acuáticos soleados (Altig y McDiarmid 2007). Está estudiado que la melanina ayuda a aumentar la temperatura del huevo a través de una mayor absorción del calor (Savage 1961, Hassinger 1970), contribuyendo a elevar el metabolismo y a acelerar el desarrollo. La melanina también actúa como protección contra la radiación ultravioleta. Particularmente, en huevos, embriones y larvas de *P. bufoninum*, Perotti y Diéguez (2006) demostraron las propiedades fotoprotectoras de la melanina. Por el contrario, en *Alsodes gargola*, y presumiblemente en *A. neuquensis*, los huevos blancos, sin melanina (Gallardo 1970), están en correspondencia con su oviposición en microhábitats protegidos de la radiación solar, bajo rocas u oquedades y grietas en las bardas de cuerpos de aguas permanentes, desde donde los machos emiten su canto nupcial durante el verano (Úbeda, datos no publicados).

De manera similar, todas las especies tienen larvas pigmentadas, en asociación con su hábitat expuesto al sol, ya sea tanto en aguas someras como profundas y de alta transparencia y penetración de radiación UV. En particular, en *Rhinella papillosa*, cuyas larvas son

muy oscuras, se ha reportado la formación de agregaciones durante días soleados, en aguas someras con mayor temperatura, habiéndose comprobado que la temperatura dentro de estas agregaciones era mayor que la del agua del entorno (Jara et al. 2006).

Con respecto al tamaño de las larvas, las distintas especies alcanzan tamaños comparativamente diferentes, guardando cierta relación con la longitud de su periodo larval (ver Tabla 4): *N. variegata* y *R. papillosa* tienen larvas pequeñas, *P. bufoninum* tiene larvas de tamaño intermedio y *A. patagonicus* y las dos especies de *Alsodes* tienen larvas relativamente grandes.

Las larvas de todas las especies presentan una morfología externa que corresponde al tipo “central generalizado”, de la clasificación propuesta por Orton (1953). Según las características de las larvas, utilizadas por Altig y Johnston (1989) para definir gremios ecomorfológicos, todas las especies tienen larvas exotróficas y ninguna presenta adaptaciones extremas a un determinado tipo de ambiente. Tres especies, *N. variegata*, *R. papillosa* y *A. patagonicus*, tienen características que permiten clasificarlas como larvas bentónicas dentro del gremio de larvas de sistemas lénticos. *Pleurodema bufoninum* también presenta caracteres que las ubican en el gremio de sistemas lénticos, con algunos caracteres de larvas bentónicas y otros de larvas neotónicas, con variabilidad en la altura de las aletas (Weigandt et al. 2004). Las dos especies de *Alsodes* también tienen larvas de hábito bentónico y, al habitar tanto sistemas lénticos como sectores de poca corriente en arroyos, presentan algunas características morfológicas que les permiten enfrentar una corriente moderada y las ubican dentro del gremio de sistemas lóticos, como la cola musculosa, las aletas bajas y subparalelas entre sí, y el disco oral grande y con una cierta capacidad de adherencia al sustrato (Pillado et al. 2000), aunque está estructuralmente poco modificado, conservando la configuración básica de los denticulos córneos labiales ($FD = 2/3$) y un amplio claro rostral en las papilas marginales (Echeverría et al. 2001, Barrasso et al. 2016). El hábito bentónico y la alimentación de fondo de las larvas de todas las especies guarda relación con la pobreza del fitoplancton en lagos y arroyos de altura (Zagaresse et al. 2000) y la importancia del recurso trófico constituido por el perifiton y el detritus, este último típico de ambientes someros, calmos y vegetados (Zagarese et al. 2000, Baffico y Úbeda 2006).

Más allá de las similitudes señaladas entre las especies que lograron colonizar los ambientes altoandinos de Patagonia, existen diferencias en la estrategia reproductiva y de desarrollo larval. Por un lado, las especies del grupo integrado por los bufonidos *N. variegata* y *R. papillosa* y el leptodactílido *P. bufoninum*, presentan oviposturas en cordón, con numerosos huevos pequeños, pigmentados y sin cuidado parental (típica estrategia “r”, *sensu* Duellman 1989), que se disponen en microambientes someros de aguas quietas y soleadas, sometidos a una gran amplitud térmica diaria, como charcas y sectores calmos dentro de canales de drenaje y pequeños arroyos en mallines de altura. En estas especies el desarrollo larval y la metamorfosis ocurren dentro de la misma estación de crecimiento, es decir durante la estación más productiva del ambiente acuático, y concluye con el reclutamiento de un gran número de metamorfos de pequeño tamaño. La reproducción temprana en la primavera y el periodo larval corto, permiten a estas especies utilizar ambientes acuáticos, tanto permanentes como temporarios, con un hidropereodo de al menos 3-4 meses después del deshielo, que resulte suficiente para permitir al menos un evento reproductivo y garantizar que la metamorfosis concluya exitosamente. Bajo condiciones favorables y abundantes lluvias de primavera, la reproducción de *R. papillosa* también podría extenderse, teniendo en cuenta que Sympton et al. (2006) reportaron que ésta podía ser de tipo explosiva (= sincrónica) o prolongada, según la cantidad de precipitaciones caídas en las

localidades comparadas, situadas a menor altitud que las del presente estudio. Por el contrario, *Alsodes gargola* tiene oviposuras menos numerosas (Gallardo 1970), huevos no pigmentados que se ocultan bajo rocas o en oquedades sumergidas, y larvas de vida libre, de desarrollo lento, que atraviesan varios inviernos en los cuerpos de agua permanentes. Las larvas alcanzan un tamaño grande y dan origen a metamorfos de tamaño comparativamente mayor que los del grupo anterior, y con las reservas necesarias (cuerpos grasos desarrollados, Úbeda, datos no publicados), para afrontar su primer invierno como juveniles. Esta estrategia de desarrollo larval también está presente en otras especies del género *Alsodes* distribuidas en los altos Andes centrales de Chile y Argentina, como *A. montanus* (Lataste in Philippi, 1902) y *A. tumultuosus* Veloso, Iturra-Constant y Galleguillos, 1979 y *A. pehuenche* Cei, 1976 (Díaz y Valencia 1985, Díaz 1986, Corbalán et al. 2014). Estas dos estrategias opuestas de desarrollo larval resultan ser igualmente exitosas, ya sea utilizando aceleradamente durante la corta estación de crecimiento los recursos que brindan los ambientes someros, soleados y con gran amplitud térmica diaria, frecuentemente temporarios o, por el contrario, utilizando de manera sostenida los recursos de los ambientes permanentes, como arroyos, pozas con recambio de agua y lagos. Para este segundo grupo, se hace necesario resaltar que en estos cuerpos de agua permanentes la producción primaria continúa en invierno aún bajo una capa de hielo y nieve, y que el perifiton es responsable de una parte sustancial de la producción primaria total (Zagarese et al. 2000), siendo un recurso alimentario disponible durante el invierno (Baffico y Úbeda 2006). La amplia distribución de las especies que exhiben alguna de estas dos estrategias, tanto en sentido altitudinal como geográfico, sería un indicador del éxito ecológico de las mismas. Finalmente, con otra estrategia igualmente exitosa, *Atelognathus patagonicus* presenta una plasticidad fenotípica en la duración del periodo larval, que le permite habitar tanto ambientes permanentes como temporarios con al menos 4 meses de hidropériodo en la estación de crecimiento (Cuello et al. 2014), y tiene un metamorfo de tamaño relativamente grande.

Además de la baja riqueza de los anfibios altoandinos, pocas especies se encuentran en simpatria, y aún menos se encuentran en sintopía. Un caso arquetípico de dos especies simpátricas que, sometidas a los mismos desafíos ambientales, se segregan en el espacio y despliegan estrategias distintas en microhábitats diferentes, está representado por *N. variegata* y *A. gargola* en mallines de pendiente situados a 1.800-1.950 m en la ladera este del cerro Catedral (Parque Nacional Nahuel Huapi). Mientras *N. variegata* se reproduce tempranamente durante el deshielo a medida que la nieve retrocede en los mallines, en aguas muy someras, *A. gargola* se reproduce en el verano, en arroyos y canalículos de drenaje que surcan estos mallines. De esta manera, aunque estas dos especies se encuentren en simpatria, al presentar diferentes estrategias en el uso del hábitat, no cohabitan en sintopía, y por lo tanto no habría competencia interespecífica. Una segregación en el espacio similar también fue señalada para los anfibios de los altos Andes del norte de Chile (Veloso et al. 1982).

Los anfibios pueden atravesar el invierno en microambientes (hibernáculos) terrestres o acuáticos, cada uno con sus ventajas y desventajas (Pinder 1992). En los ambientes altoandinos las especies que concentran su reproducción y desarrollo larvario en la corta estación de crecimiento (*N. variegata*, *R. papillosa* y *P. bufoninum*), toda la población atraviesa el invierno en hibernáculos en el medio terrestre, donde supuestamente pasan un largo periodo de ayuno. Por el contrario, en las especies que tienen desarrollos larvarios largos (*A. gargola*, *A. neuquensis* y *A. patagonicus*), toda la población larvaria y una parte importante de la población de juveniles y adultos (de hábito acuático) atraviesan el invierno en lagos permanentes,

congelados superficialmente, en los que puede haber una estratificación térmica invertida (Zagarese et al., 2000) y donde los individuos pueden encontrar condiciones más favorables que en el medio terrestre e incluso pueden alimentarse. Por ejemplo, en las larvas de *Alsodes gargola* se comprobó que la alimentación continuaba durante el invierno (Baffico y Úbeda 2006), y en individuos postmetamórficos de *Atelognathus patagonicus* se comprobó que continuaba el consumo de presas acuáticas en lagunas congeladas superficialmente (Cuello et al. 2009).

Independientemente del sitio donde los individuos atraviesan el invierno, todas las especies manifiestan una gran resistencia al frío, que les permite sobrellevar esta larga estación desfavorable en el ambiente altoandino. Por otro lado, durante el corto verano hay una gran amplitud térmica diaria, con heladas nocturnas y máximos excepcionales, siendo los cuerpos de agua más pequeños y someros los que más pueden sobrecalentarse (Navas et al. 2010, Bonino et al. 2020, este estudio). La información existente sobre la fisiología termal, si bien es fragmentaria, resulta suficiente para advertir el amplio rango de temperaturas de actividad que presentan algunas de estas especies. Se ha reportado que distintos estadios de estos anuros responden a estímulos mecánicos, están activos, y aún entran en actividad reproductiva a muy bajas temperaturas (Hock 1967, Logares y Úbeda 2006, Navas et al. 2010, Bonino et al. 2020). En relación con la gran amplitud térmica diaria del verano, en larvas de *R. papillosa*, *P. bufoninum* y *A. gargola*, se comprobó una euritermia fisiológica con un amplio rango de tolerancia termal, con temperaturas críticas mínimas cercanas a 0° C y temperaturas críticas máximas elevadas, siendo estas últimas mayores en *R. papillosa* y *P. bufoninum*, que habitan ambientes someros y de menor tamaño que los que habita *A. gargola*, con una mayor estabilidad térmica (Navas et al. 2010, Bonino et al. 2020). Otra característica fisiológica remarcable reportada para *Alsodes gargola*, es la capacidad de sus larvas y adultos de tolerar meses sumergidos en aguas hiposmóticas y, en laboratorio, en agua destilada (Logares y Úbeda 2006), capacidad necesaria para enfrentar el desafío que impone el largo periodo de hibernación subacuática en aguas de deshielo.

Con esta contribución sobre los anfibios patagónicos de alta montaña, se espera brindar un punto de partida orientador para futuros estudios que provean nueva información sobre esta fauna tan poco conocida y sobre sus relaciones ecológicas dentro de estos ambientes particulares. Resultaría interesante comparar los resultados de este trabajo con la situación en la vertiente occidental de la Cordillera de Los Andes patagónicos, en territorio chileno, donde existen diferentes condiciones ambientales. La mayor cantidad de precipitaciones en la vertiente occidental podría traer dos tipos de consecuencias. Por un lado, el periodo más prolongado de cobertura nívea y la estación de crecimiento más corta serían un aspecto negativo para los anfibios pero, por otro lado, la mayor humedad ambiental y la mayor persistencia de los cuerpos de agua de pequeño tamaño durante el verano podrían beneficiar la reproducción y el desarrollo larval, y favorecer así una distribución más amplia de las especies en los ambientes altoandinos y, eventualmente, una mayor abundancia.

Agradecimientos

A Ricardo Ortubay por su valiosa colaboración en el trabajo de campo. A Gabriel Lobos por su aporte de material bibliográfico. A la Administración de Parques Nacionales de Argentina por los permisos para realizar los estudios de campo, a profesionales y técnicos de la Dirección Regional Patagonia Norte de la APN por el aporte de información y cartografía específica y a guardaparques por la información y guía en el terreno. Finalmente, a un revisor anónimo por sus comentarios al manuscrito. Este trabajo fue financiado en parte por la Universidad Nacional del Comahue de Argentina

(Proyectos B 034, B 083, B101, B 124 y B153).

Referencias

- ALTIG R & GF JOHNSTON (1989) Guild of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 81-109.
- ALTIG R & RW McDIARMID (2007) Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians. *Herpetological Monographs* 21: 1-32.
- BAFFICO GD & CA ÚBEDA (2006) Larval diet of the frog *Alsodes gargola* (Leptodactylidae: Telmatobiinae) and some ecological considerations on its role in alpine and mountain aquatic environments in Patagonia. *Amphibia-Reptilia* 27 (2): 161-168.
- BARRASSO DA, L ALCALDE, BL BLOTTO & NG BASSO (2016) Description of the tadpole of *Alsodes neuquensis* Cei, 1976 and comparison with the sibling species *A. gargola* Gallardo, 1970 (Amphibia, Anura, Alsodidae). *Herpetological Journal* 26: 21-31.
- BONINO MF, FB CRUZ & MG PEROTTI (2020) Does temperature at local scale explain thermal biology patterns of temperate tadpoles? *Journal of Thermal Biology* 94 article: 102744. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102744>.
- CABRERA AL (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14 (1-2): 1-42.
- CABRERA AL & A WILLINK A (1973) Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C. 120.
- CEI JM (1965) The tadpole of *Batrachophrynus patagonicus* Gallardo. *Herpetologica* 20 (4): 242-245.
- CEI JM & VG ROIG (1974) Fauna y ecosistemas del oeste árido argentino. II Anfibios de la provincia de Mendoza. *Deserta* 4: 141-146.
- CEI JM (1980) Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano N.S. Monografia* 2 Xii + 609.
- CISTERNAS-MEDINA I, JC ORTIZ, C ÚBEDA, H DÍAZ-PÁEZ & M VIDAL (2019) Distribución geográfica del sapito de rayas o sapo variegado *Nannophryne variegata* Günther, 1870, nuevas localidades y comentarios sobre su hábitat en Chile y Argentina. *Gayana* 83 (1): 33-45.
- CORBALÁN V, G DEBANDI, F MARTÍNEZ & C ÚBEDA (2014) Prolonged larval development in the Critically Endangered Pehuenche's frog *Alsodes pehuenche*: implications for conservation. *Amphibia-Reptilia* 35: 283-292.
- CUELLO ME, CA ÚBEDA, MT BELLO & M KUN (2009) Seasonal trophic activity of the aquatic morphotype of *Atelognathus patagonicus* (Anura, Neobatrachia) and prey availability in the littoral benthos of a permanent pond in Argentinean Patagonia. *Phyllomedusa* 8 (2): 135-146.
- CUELLO ME, CA ÚBEDA, MT BELLO & MG PEROTTI (2014) Plastic patterns in larval development of Endangered endemic *Atelognathus patagonicus*: implications for conservation strategies. *Endangered Species Research* 23: 83-92.
- DÍAZ N (1986) Biosistemática de los Leptodactylidae chilenos. *Anales del Museo de Historia Natural. Valparaíso, Chile* 17: 65-85.
- DÍAZ NF & J VALENCIA (1985) Microhabitat utilization by two leptodactylid frogs in the Andes of central Chile. *Oecologia* 66: 353-357.
- DONOSO-BARROS R (1975) Dos larvas de *Bufo* chilenos no conocidas. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural. Santiago, Chile* 19 (230-231): 6-7.
- DUELLMAN WE (1979) The Herpetofauna of the Andes. Patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. Pp. 371-459 en DUELLMAN WE (Ed.) *The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas, Number 7.* Lawrence. 485.
- DUELLMAN WE (1989) Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications. Pp. 101-126 en BRUTON MN (Ed.) *Alternative Life-History Styles of Animals.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- DUELLMAN WE & L TRUEB (1986) *Biology of Amphibians.* McGraw Hill, New York. 610.
- ECHEVERRÍA DD, CA ALONSO, MS PILLADO & CA ÚBEDA (2001) Microanatomía del aparato bucal y cavidad bucofaringea de la larva de *Alsodes gargola* Gallardo, 1970 (Leptodactylidae, Telmatobiinae). *Alytes* 18 (3-4): 187-200.
- FERREYRA M, A CINGOLANI, C EZCURRA & D BRAN (1998a). High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9: 307-316.
- FERREYRA M, S CLAYTON & C EZCURRA (1998b) La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36 (1-4): 65-79.
- FERREYRA MV, D GRIGERA & C ÚBEDA (2005) Conservación de los ecosistemas de alta montaña: la zona altoandina del Parque Nacional Nahuel Huapi (Argentina). *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 33: 41-58.
- FLINT RF & F FIDALGO (1964) Glacial Geology of the East Flank of the Argentine Andes between Latitude 39°10'S. and Latitude 41°20'S. *Geological Society of America Bulletin* 75 (4): 335-352.
- FORMAS JR & E PUGÍN (1978) Tadpoles of *Eupsophus roseus* and *Bufo variegatus* (Amphibia, Anura) in Southern Chile. *Journal of Herpetology* 12(2): 243-246.
- GALLARDO JM (1970) A propósito de los Telmatobiinae (Anura, Leptodactylidae) patagónicos. *Neotropica* 16 (50): 73-85.
- GANDULLO R & P SCHMID (2001). Análisis ecológico de mallines del parque provincial Copahue, Neuquén, Argentina. *Agro Sur* 29 (2): 83-99. doi:10.4206/agrosur.2001.v29n2-01
- GOSNER KL (1960) A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- HADDAD CFB & CPA PRADO (2005) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55 (3): 207-217.
- HASSINGER DD (1970) Notes on the thermal properties of frog eggs. *Herpetologica* 26: 49-51.
- HOCK RJ (1967) Temperature effect on breeding of the toad, *Bufo variegatus*, in southern Chile. *Copeia* 1967 (1): 227-230.
- HUTCHISON VH & RK DUPRÉ (1992) Thermoregulation. Pp. 206-249 en ME FEDER & WW BURGGREN (Eds.) *Environmental physiology of the amphibians.* The University of Chicago Press, Chicago. 646.

- JARA FG, M LOZADA & CA ÚBEDA (2006) *Bufo spinulosus papilloso* (NCN). Tadpole behavior. *Herpetological Review* 37 (2): 201.
- JARA FG, CA ÚBEDA & M LOZADA (2007) Effect of larval density on development and metamorphosis in two anuran species (Bufonidae and Leptodactylidae) of the Patagonian steppe. *Cuadernos de Herpetología* 21 (1): 53-58.
- KÖRNER C (2001) Alpine ecosystems. Pp. 133–144 en: Levin SA (ed) *Encyclopedia of biodiversity*, Vol. 1. Academic Press, San Diego.
- KÖRNER C (1998) A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- LOGARES RE & CA ÚBEDA (2006) First insights into the overwintering biology of *Alsodes gargola* frogs and tadpoles inhabiting harsh Andean-Patagonian alpine environments. *Amphibia-Reptilia* 27 (2): 263-267.
- MATEUCCI SD (2012) Ecorregión Bosques Patagónicos. Pp. 489-547 en MORELLO J, SD MATEUCCI, AF RODRÍGUEZ & ME SILVA (Eds.) *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. 1ª Edición. Orientación Gráfica Editora SRL. Buenos Aires. I-xxxii + 752.
- MARTÍN CE & MA MERMOZ (2005) Mapa de vegetación del Parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapi. *Anales de Parques Nacionales* 17: 51-62.
- MERMOZ M, C ÚBEDA, D GRIGERA, C BRION, C MARTÍN, E BIANCHI & H PLANAS (2009) El Parque Nacional Nahuel Huapi. Sus características ecológicas y estado de conservación. Ed. APN, San Carlos de Bariloche. 80.
- NAVAS CA, CA ÚBEDA, R LOGARES & GF JARA (2010) Thermal tolerances in tadpoles of three species of Patagonian anurans. *South American Journal of Herpetology* 5 (2): 89-96.
- ORTON GL (1953) The Systematics of Vertebrate Larvae. *Systematic Zoology* 2(2): 63-75.
- PARUELO JM, BELTRÁN A, JOBBÁGY E, SALA OE & RA GOLLUSCIO (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- PÉFAUR JE & WE DUELLMAN (1980) Community Structure in High Andean Herpetofaunas. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences* 83(2): 45-65.
- PEROTTI MG & MC DIÉGUEZ (2006) Effect of UV-B exposure on eggs and embryos of the Patagonian frog *Pleurodema bufoninum* and evidence of photoprotection. *Chemosphere* 65: 2063-2070.
- PILLADO MS, CA ALONSO & CA ÚBEDA (2000) La larva de *Alsodes gargola* Gallardo, 1970 (Leptodactylidae, Telmatobiinae). *Alytes* 18 (1-2): 62-72.
- PINDER AW, KB STOREY & GR ULTSCH (1992) Estivation and Hibernation. Pp. 250-274 en ME FEDER & WW BURGGREN (Eds.) *Environmental physiology of the amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago. 646.
- SALTHE SN (1969) Reproductive modes and the number and sizes of ova in the urodeles. *The American Midland Naturalist* 81 (2): 467-490.
- SAVAGE R (1961) The ecology and life history of the common frog, *Rana temporaria temporaria*. Hafner Publishing Co., New York. Vii + 221.
- STEBBINS RC & NW COHEN (1995) A natural history of Amphibians. Princeton University Press, Princeton. 316.
- SOMMARUGA R, R PSENNER, E SCHAFFERER, KA KOINIG & S SOMMARUGA-WÖGRATH (1999) Dissolved Organic Carbon Concentration and Phytoplankton Biomass in High-mountain Lakes of the Austrian Alps: Potential Effect of Climatic Warming on UV Underwater Attenuation, Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 31(3): 247-253. DOI:10.1080/15230430.1999.12003305
- SYMPSON SOSA V (2010) Ovipostura, larva, y aspectos de la cronología reproductiva y biología larval de *Rhinella papillosa papillosa* Philippi, 1902 (Anura, Bufonidae). Tesis de Licenciatura. Centro Regional Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche. 76.
- SYMPSON V, FG JARA & CA ÚBEDA (2006) *Bufo spinulosus papilloso* (NCN). Reproduction. *Herpetological Review* 37 (2): 200-201.
- ÚBEDA CA (1998) Batracofauna de los Bosques Templados Patagónicos: un enfoque ecobiogeográfico. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires. I - xv + 354.
- ÚBEDA CA & P CASANOVAS (2012) Desarrollo larval prolongado en *Alsodes*: *Alsodes gargola* como modelo de estudio (Anura, Alsodidae). En Resúmenes III Coloquio de Anfibios y Reptiles, Lican Ray, Chile. 6 al 8 de diciembre de 2012.
- VAIRA M, MS AKMENTINS, M ATTADEMO, D BALDO, D BARRASSO, S BARRIONUEVO, N BASSO, B BLOTTO, S CAIRO, R CAJADE, J CÉSPEDEZ, V CORBALÁN, P CHILOTE, M DURÉ, C FALCIONE, D FERRARO, FR GUTIERREZ, MR INGARAMO, C JUNGES, R LAJMANOVICH, JN LESCOANO, F MARANGONI, L MARTINAZZO, R MARTI, L MORENO, G NATALE, JM PÉREZ IGLESIAS, P PELTZER, L QUIROGA, S ROSSET, E SANABRIA, L SANCHEZ, E SCHAEFER, C ÚBEDA & V ZARACHO (2012) Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 131-159.
- VELLARD J (1951) Adaptation des Batraciens à la vie à grande hauteur dans les Andes. *Travaux Institut français d'études andines, Perú-Lima*, 3: 88-114 + lams.
- VELOSO A, M SALLABERRY, J NAVARRO, P ITURRA, J VALENCIA, M PENNA, & N DIAZ (1982) Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Pp. 135-268 en VELOSO A & E BUSTOS (Eds.) *El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile* (Arica, Lat. 18°28'S), Vol. I, Proyecto MAB-6, UNEP-UNESCO 1105-77-01, ROSTLAC, Montevideo.
- WEIGANDT M, CA ÚBEDA & M DIAZ (2004) The larva of *Pleurodema bufoninum* Bell, 1843, with comments on its biology and on the egg strings (Anura, Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 25 (4): 429-437.
- WILBUR HM (1977) Propagule size, number, and dispersion pattern in *Ambystoma* and *Asclepias*. *The American Naturalist* 111 (977): 43-68.
- ZAGARESE HE, M DIAZ, F PEDROZO & C ÚBEDA (2000) Mountain lakes in northwestern Patagonia. *The Internationale Vereinigung für Limnologie* 27: 533-538.

Recibido: Julio 2021
Aceptado: Noviembre 2021
Publicado: Diciembre 2021
Editor en jefe: Félix A. Urra