

Veinticuatro horas en la dieta de los metamorfoseados de la rana bermeja (*Rana temporaria*)

ALBERTO GOSÁ¹ & JEAN CLAUDE VIGNES²

¹*Sociedad de Ciencias Aranzadi, Sección de Vertebrados, Alto de Zorroaga, E-20014 San Sebastián, España*

²*60, allée d'Aguilera, F-64600, Anglet, France*

Resumen: El muestreo periódico en un ciclo diario (mediodía, crepúsculo, medianoche y alba) ha permitido conocer la dieta de la rana bermeja en el momento crucial de la emergencia, en una charca situada en un hayedo montano del bosque de Iraty (Pyrénées Atlantiques, Francia). La actividad trófica es continua durante las 24 horas, con una media mantenida de tres presas por estómago, y un pico comprendido entre la medianoche y el alba. La cantidad total de presas ingeridas es semejante durante el día y la noche. La dieta se compone de cuatro tipos de presa dominantes, entre los que destacan formas escasamente quitinosas (dípteros adultos y larvas, colémbolos y ácaros), y que suman más del 70 % del total, del que un cuarto aproximadamente está compuesto de imagos de dípteros, presentes a su vez en el 46% de los estómagos. Sólo las larvas de dípteros y tricópteros son de biología acuática. Los metamorfoseados se alimentan durante unos días en una estrecha banda de las orillas de la charca, con pequeños desplazamientos horarios a biotopos donde se concentran las presas fundamentales. La abundancia local de invertebrados les permite desarrollar una estrategia moderadamente oportunista, sin cambios importantes en la dieta a lo largo del ciclo diario, con una diversidad de presas consumidas relativamente baja y un solapamiento entre muestreos relativamente alto. Las ranitas combinan la búsqueda activa de presas (homópteros –seleccionados positivamente–, ácaros –seleccionados negativamente–, ninfas y larvas de díptero) y la captura al acecho (dípteros e himenópteros voladores, coleópteros, colémbolos).

Palabras clave: Metamorfoseados, dieta postmetamórfica, *Rana temporaria*, Francia.

Abstract: Twenty four hours in the Common Frog postmetamorphic diet (*Rana temporaria*).- A periodical sampling in a daily cycle (midday, dusk, midnight and dawn) has allowed as knowing the Common frog diet (*Rana temporaria*) at the emergence to terrestrial life in a mountain beechwood pond at Iraty woodland (Pyrénées Atlantiques, France). Trophic activity is a continuous process during the 24 hours. A supported mean prey of 3 invertebrate items by stomach and a peak between midnight and dawn are recorded. The total amount of ingested prey is the same for day and night. Four dominant prey types make up the 70 % of the diet (adult and larvae Diptera, Collembola and Acari). Prey types are scarcely chitinous, except Acari. More than 24% are adult Diptera, present in the 46% of the stomachs. Only Diptera and Trichoptera larvae have aquatic biology. Newly metamorphosed feed during a few days in a narrow band of a pond edge, moving to the biotopes where basic prey availability is concentrated. Invertebrate local abundance allows the frogs to develop a moderate opportunistic feeding strategy characterized by no daily important diet changes, a relatively low diversity in eaten prey and a relatively high overlap between samples. The frogs combine the active prey foraging (Homoptera –positively selected–, Acari –negatively selected–, nymph and larvae Diptera) and the sit-and-wait (adult Diptera and Hymenoptera, Coleoptera and Collembola) as feeding strategies.

Key words: Newly metamorphosed, postmetamorphic diet, *Rana temporaria*, France.

INTRODUCCIÓN

La dieta, y particularmente la talla de las presas consumidas, constituye un factor esencial en el reparto de recursos entre las diferentes clases de edad de un depredador (SCHÖENER, 1977). El tipo de microhábitat utilizado es también de gran importancia en dicho re-

parto. El uso de los recursos tróficos está ligado a su disponibilidad efectiva, que varía en el tiempo y el espacio de acuerdo a la conducta del consumidor, a las diferencias espaciotemporales de su actividad y a las de sus presas potenciales (WINEMILLER & PIANKA, 1990). La variación de la dieta en los anfibios ha sido tradicionalmente estudiada como conjunto o

fragmentada en ciclos estacionales, y las clases de edad más utilizadas los adultos y subadultos, aunque no faltan los estudios tróficos sobre las larvas.

Los drásticos cambios en la biología de los anuros, a lo largo de su crecimiento, son compartidos en su ecología trófica, que evoluciona de una ingestión de algas, plantas vasculares, protozoos, invertebrados acuáticos y renacuajos y huevos de anfibio durante la fase larvaria (ver revisión bibliográfica en KUPFERBERG, 1997) a la captura de invertebrados de biología diversa en su fase aérea, preferentemente terrestre en el género *Rana*, y particularmente en el grupo de las ranas de bosque o pardas, como *Rana temporaria*, que es objeto de este estudio. ITÄMIES & KOSKELA (1970), BLACKITH & SPEIGHT (1974), PILORGE (1982) investigan la dieta de los adultos de la rana bermeja, y GUYÉTANT (1967) analiza la de los metamorfoseados a partir de los 16 días de la emergencia, en muestreos sucesivos a lo largo del verano. HOUSTON (1973) incluye una pequeña muestra de metamorfoseados, sin especificar su edad. Pero los únicos datos sobre la alimentación postmetamórfica, en los primeros momentos (días) tras la emergencia son obra de VIGNES (1995), en un estudio preliminar realizado en el mismo biotopo reproductor y un año antes que el presente trabajo.

La dieta postmetamórfica de los anuros puede compartir una pequeña proporción de presas con la de los últimos estadios larvarios, en los que cabe la captura de larvas de díptero (PIMM & KITCHING, 1987; BLAUSTEIN & KOTLER, 1993). La permanencia de los metamorfoseados durante un corto tiempo en la interfase acuático-terrestre de la orilla de las charcas les permite acceder a un cierto tipo de presas, también presentes en la masa de agua. El crecimiento del animal lleva pareja la modificación escalonada de la dieta, dependiendo de la estrategia de caza de la especie y del microhábitat utilizado. En el caso de *Rana temporaria*, la dieta del adulto será de origen prácticamente terrestre, variable estacionalmente según la

disponibilidad de presas en el medio, que prospecta a base de desplazamientos importantes.

El presente estudio se ha realizado en un escenario temporal poco frecuentado en los análisis tróficos: un ciclo de 24 horas (nictémero). Para contrastar la representatividad de estos datos en el régimen alimentario de esta fase de la rana bermeja se ha asumido dos premisas: 1. Los metamorfoseados permanecen un corto período de tiempo (días, pocas semanas) en la orilla de la charca (obs.pers.) antes de dispersarse en el sustrato herbáceo del bosque, 2. En ese tiempo presumimos que no se producen modificaciones importantes en la disponibilidad de presas, cuya abundancia asegura a las ranitas un rápido crecimiento, para afrontar su primer invierno. En consecuencia, el muestreo de una determinada fase de crecimiento con periodicidad prefijada durante un ciclo de 24 horas, en un período crucial para la rana, sometida a grandes cambios morfológicos, alta tasa de crecimiento y corta estancia en el biotopo de emergencia, puede arrojar datos sobre la composición de la dieta, la estrategia de aprovisionamiento y los ritmos de actividad, que podrán ser comparados con los de las fases sucesivas para ayudar a componer la historia vital de la especie.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se ha realizado en una charca seminatural que recoge las aguas de un arroyo montano, embalsadas mediante el cierre de un dique con desaguadero. Posee una superficie de 500 m², su profundidad máxima invernal es de 0.80 m y su diámetro mayor de unos 25 m. Se encuentra localizada en un hayedo de carácter basófilo en el bosque de Iraty (Pyrénées Atlantiques, Francia), a 1000 m de altitud. El sustrato está compuesto de limo y hojarasca en descomposición, materiales que se reparten en zonas de la orilla formando suelos turbosos, adyacentes a un césped raso de *Festuca sp.*, pastoreado por caballos. Los mues-

treos se han hecho sobre ambos biotopos, en la interfase acuático-terrestre de la ribera y en el herbazal, algo más alejado del agua. Una buena parte de las orillas, más abrupta, es impracticable para las ranitas como área de emergencia. Dichos muestreos se establecieron en tres puntos (estaciones), repartidos en dos zonas estructuralmente diferenciadas y separadas unos 20 m entre sí. La estación A se situó en un césped que bordea los primeros 50 cm de orilla, en la zona sur de la charca; la estación B, en la zona este, comprendía dos puntos de muestreo: uno (B_1), en un césped situado a 2 m de la orilla y otro (B_2), en una zona fangosa de la misma orilla, semisumergida.

La temperatura media del agua de la charca en la fecha de estudio es de 14.3 °C (mínima de 13.7 y máxima de 15.3), y la del aire varía entre 7.8 y 15.3 °C (media de 10.7). La nubosidad fue importante y hubo una lluvia fina e intermitente por la noche; un viento suave de componente oeste sopló durante las 24 horas de estudio, que se han repartido en cuatro muestreos adaptados al fotoperiodo imperante en las fechas de emergencia, entre los días 4 y 5 de septiembre de 1995, a las 12:00 horas solares (mediodía), 19:30 (crepúsculo), 0:00 (medianoche) y 5:30 (alba). Los metamorfoseados se conservaron, según eran capturados, en formol al 4%. Tras el subsiguiente análisis gástrico los contenidos fueron desecados en una estufa a 70 °C durante 24 h, para el cálculo de la tasa de consumo de alimento diaria, a partir de su peso seco (precisión de 0.1 mg). Paralelamente a las capturas se analizó la disponibilidad de presas en el medio, mediante muestreos de los invertebrados en las tres mismas estaciones de los biotopos. Se recogieron tepes cuadrados de sustrato, de 20 cm de lado y 4 cm de profundidad, método que pudo producir un sesgo a la baja en la representación de presas aladas. La macrofauna fue extraída por el método Berlese (exposición de las muestras durante 7 días a una distancia de 10 cm de una bombilla de 100 W, y almacenamiento de los invertebrados en formol al 4%), habitual en

las prospecciones entomológicas, que ya ha sido utilizado en estudios herpetológicos (TOFT, 1981; LÓPEZ *et al.*, 1991; VIGNES, 1995). La identificación de los invertebrados se hizo en una lupa binocular, provista de un micrométrico, y las medidas se tomaron con una precisión de 0.1 mm.

La emergencia de la rana bermeja en la charca no coincide con la de ninguna otra especie de anfibio. Las larvas conespecíficas se encuentran en estadios de desarrollo diversos, comprendidos entre el 26-30 y el 46 (metamorfoseados flotantes antes de abandonar el agua) (GOSNER, 1960); también hay larvas de *Alytes obstetricans* en los primeros estadios (26-30), pero en todos los casos se encuentran alejadas de los metamorfoseados estudiados, tanto en desarrollo como en preferencias tróficas y requerimientos espaciales, lo que evita el establecimiento potencial de competencia.

Se ha utilizado tres índices en el estudio de la dieta: abundancia relativa (composición numérica de los taxones consumidos, % N), frecuencia de aparición en los contenidos gástricos (presencia, % P) e importancia de las categorías depredadas (índice de dominancia de Simpson, lambda segunda; RUIZ, 1985), que combina los dos parámetros anteriores. Los taxones fueron clasificados al nivel de orden (y clase). Las tallas de presa se han estudiado a partir de las frecuencias de la anchura máxima del cuerpo, agrupadas en 17 clases con intervalos de 0.1 mm. Su distribución es de tipo log-normal.

La diversidad en la dieta y los invertebrados del medio se ha calculado mediante el índice de Shannon-Weaver (H' y equitabilidad, H'_s), y la amplitud aplicada al nicho trófico con el índice de LEVINS (1968), B y su forma estandarizada, B_s . Los solapamientos de dieta y anchura de presa entre muestreos se han analizado mediante el índice de SCHOENER (1968). El cálculo de la electividad para el tipo de presa se hizo con el índice $\ln Q$ (JACOBS, 1974). Se ha utilizado la correlación de Spearman en el análisis de las relaciones entre

la abundancia relativa de presas consumidas y su presencia en los estómagos, así como en el de los tamaños corporales de las ranitas y la anchura de las presas, y el de los valores de electividad y disponibilidad de invertebrados.

Se ha aplicado la fórmula de la tasa media de consumo de alimento diaria, calculada para peces por BAJKOV (1935) y DARNELL & MEIEROTTO (1962), revisada y aplicada por EGGERS (1977):

$$R_T = 24S\alpha$$

donde S es el valor medio del contenido estomacal (peso seco de alimento por gramo de predador en fresco) en 24 horas y α la tasa de evacuación estomacal, que viene dada por la fórmula:

$$\alpha = \ln p_1 - \ln p_2 / t_1 - t_2$$

siendo p_1 el peso seco del contenido estomacal por gramo de predador en fresco, en el tiempo t_1 , y p_2 el correspondiente al tiempo t_2 .

Para calibrar las preferencias horarias de la alimentación de los metamorfoseados se ha utilizado un sencillo índice propuesto por JOLY & GIACOMA (1992): $[(n^\circ \text{ presas diurnas} / \text{estómago}) - (n^\circ \text{ presas nocturnas} / \text{estómago})] / (n^\circ \text{ presas totales} / \text{estómago})$. La predación de carácter exclusivamente diurno toma el valor +1, y -1 la nocturna.

RESULTADOS

Composición taxonómica y variación diaria de la dieta

Se ha analizado un total de 232 estómagos, que contenían 727 presas. En sólo 2 de ellos aparecieron residuos vegetales, y 6 se encontraban vacíos. La media de presas consumidas fue de 3.12 por estómago (tabla 1), con un máximo de 14, sin que se aprecien diferencias significativas a lo largo de la jornada (test de Kruskal-Wallis).

El número de taxones sobre los que deprendan los metamorfoseados a lo largo del nictémero es relativamente bajo, y comprendido entre 11 (mediodía) y 15 (alba). Más del 81% de las presas son insectos, en una dieta en la que también participan los arácnidos y anélidos. Los dípteros, sobre todo en su estado de imago recién adquirido, cuando todavía no son voladores, constituyen la presa dominante (incluyendo la fase larvaria suponen más del 37% de la dieta), excepto en el crepúsculo, en que dominan los colémbolos. En segundo lugar aparecen éstos y los ácaros. Ciertos insectos en fase acuática –larvas y ninfas de dípteros, de las que más del 75% son quironómidos– tienen alguna importancia porcentual en el régimen trófico de las ranitas, siendo capturados preferentemente durante el día. El consumo de himenópteros alcanza cierta relevancia durante el crepúsculo (tabla 2).

La composición de la dieta (frecuencia absoluta de taxones) varía significativamente durante el ciclo diario ($\chi^2 = 105.37$; 54 g.l.; $P < 0.001$), excepto entre el alba y el mediodía. Igualmente varía si se consideran sólo los cuatro taxones dominantes ($\chi^2 = 24.47$; 9 g.l.; $P < 0.01$), en cuyo caso se produce una similitud si se compara entre sí los muestreos en período luminoso (alba-mediodía) y nocturno (crepúsculo-medianoche). Es decir, el consumo de las presas más importantes varía significativamente sólo entre las dos fases del fotoperíodo diario (oscura y luminosa). Por otra parte, la depredación sobre los dípteros adultos es significativamente mayor durante el día ($\chi^2 = 9.81$; 1 g.l.; $P < 0.01$).

Más del 46% de estómagos contiene dípteros adultos en el conjunto del análisis, siendo la presa de mayor presencia en todos y cada uno de los muestreos horarios. Los colémbolos y ácaros aparecen en segundo lugar, en algo menos del 30% de los estómagos, excepto al alba, en que la incidencia de las larvas de dípteros es superior. La abundancia relativa de taxones presa y su frecuencia de aparición en los estómagos se ha-

Tabla 1: Variación diaria de la composición taxonómica de la dieta (% numérico de presas y % de presencia en los estómagos) y correlación entre ambos porcentajes (r_s). * $P < 0.001$. s: desviación típica.**Table 1:** Daily variation in the taxonomic composition of diet (% of prey frequency and % of occurrence) and correlation between both indexes (r_s). * $P < 0.001$. s: standard deviation.

CATEGORÍAS	12:00		19:30		0:00		5:30		TOTAL	
	% N	% P	% N	% P	% N	% P	% N	% P	% N	%P
Oligochaeta	—	—	0.51	1.66	0.48	1.75	3.42	5.35	0.96	2.15
Pseudoscorpiones	0.56	1.69	1.03	3.33	—	—	—	—	0.41	1.29
Araneae	3.91	11.86	2.56	6.66	2.42	8.77	2.74	7.14	2.89	8.62
Acari	12.85	32.20	14.87	25.00	15.94	33.33	11.64	23.21	14.03	28.44
Collembola	17.32	32.20	23.59	35.00	21.74	33.33	11.64	17.85	19.12	29.74
Protura	—	—	1.54	10.00	—	—	—	—	0.41	1.29
Psocoptera	—	—	—	—	0.97	1.75	—	—	0.28	0.43
Thysanoptera	—	—	—	—	—	—	0.68	1.78	0.14	0.43
Homoptera	10.05	10.16	9.74	16.66	5.31	15.78	10.27	8.92	8.66	12.93
Hymenoptera	4.47	13.55	11.28	30.00	4.35	14.03	4.11	5.35	6.19	15.94
Coleoptera adultos	—	—	3.08	10.00	1.93	5.26	1.37	3.57	1.65	4.74
Coleoptera larvas	1.12	3.38	—	—	—	—	2.05	3.57	0.69	1.72
Trichoptera adultos	—	—	—	—	—	—	0.68	1.78	0.14	0.43
Trichoptera larvas	—	—	0.51	1.66	1.45	1.75	—	—	0.55	0.86
Lepidoptera adultos	—	—	—	—	—	—	0.68	1.78	0.14	0.43
Lepidoptera larvas	1.12	3.38	2.05	5.00	0.97	3.50	1.37	1.78	1.37	3.44
Diptera adultos	32.96	57.62	16.92	40.00	24.64	52.63	23.97	37.50	24.48	46.98
Diptera larvas	10.06	23.72	9.23	16.66	16.42	24.56	18.49	26.78	13.34	22.84
Insecta indet.	5.59	15.25	3.08	10.00	3.38	12.28	6.85	17.85	4.54	13.79
Residuos vegetales	—	3.38	—	—	—	—	—	—	—	0.86
Nº de invertebrados	179		195		207		146		727	
Nº de estómagos	59		60		57		56		232	
Media presas/estómago (s)	3.01(2.36)		3.23(2.59)		6.63(2.52)		2.58(1.82)			
r_s	0.927		0.964		0.969		0.969			
P	*		*		*		*			

lían correlacionadas significativamente a lo largo del ciclo diario ($P < 0.001$ en todos los muestreos; tabla 1), de manera que las presas más consumidas aparecen en un gran número de estómagos.

La diversidad trófica varía ligeramente, según el número de taxones consumidos, aumentando entre el mediodía y el crepúsculo, descendiendo por la noche y remontando de nuevo al alba. La amplitud trófica sigue la misma pauta, por lo que unos pocos grupos taxonómi-

cos contribuyen principalmente a ella. Se mantiene durante el período luminoso, hasta alcanzar su máximo en el crepúsculo, descendiendo durante la noche (tabla 3).

El solapamiento de la dieta a lo largo del ciclo diario se mantiene relativamente alto, con ligeras variaciones (tabla 4), aunque desciende algo entre el crepúsculo y el alba, por el mayor consumo de colémbolos e himenópteros al atardecer, y de dípteros al amanecer (tabla 1).

Tabla 2: Variación diaria del índice de dominancia de Simpson (lambda segunda) para los tipos de presa consumidos.**Table 2:** Daily variation of Simpson's index of dominance (lambda second) for the consumed prey types.

CATEGORÍAS	TOTAL	12:00	19:30	0:00	5:30
Oligochaeta	3.3984	—	2.9896	3.3033	7.2948
Pseudoescorpiones	0.2005	0.1172	0.6643	—	—
Araneae	4.2523	4.0705	3.1557	5.2303	6.2744
Acari	11.8254	16.3028	8.1431	14.8445	8.0139
Collembola	16.3113	12.6793	22.8408	17.1343	12.4709
Protura	0.1633	—	0.6386	—	—
Psocoptera	0.0477	—	—	0.2064	—
Thysanoptera	0.0849	—	—	—	0.3315
Homoptera	7.7949	3.1943	9.1466	8.9196	9.9814
Hymenoptera	6.1739	4.7580	13.0303	2.4157	4.0481
Coleoptera adultos	1.7141	—	4.2099	1.7214	0.9325
Coleoptera larvas	1.0195	3.2567	—	—	0.6631
Trichoptera adultos	0.1911	—	—	—	0.7460
Trichoptera larvas	0.4513	—	0.0830	1.8581	—
Lepidoptera adultos	0.0477	—	—	—	0.1865
Lepidoptera larvas	2.2009	0.3854	5.0658	0.1728	2.9842
Diptera adultos	30.4959	42.0557	21.3071	32.3163	25.7360
Diptera larvas	13.6260	13.1796	8.7245	11.8768	20.3220
Número de estómagos	203	53	54	50	46

Tamaño de presas

La anchura media de las presas en el conjunto de muestras es de 0.49 mm, y no varía significativamente durante el ciclo diario (test de Kruskal-Wallis), aunque las menores son capturadas entre la noche y el alba (tabla 5). Los invertebrados ingeridos son de pequeño tamaño, situándose la moda en la clase 2 (0.11-0.20 mm) que es, a su vez, el valor más repetido en los muestreos nocturnos. Las presas menores tienen una anchura de 0.08 mm, y son colémbolos y larvas de quironómido; las mayores son imagos de díptero de 1.66 mm, encontrados en los muestreos diurnos, cuya moda corresponde a la clase 5 (0.41-0.50 mm) (Figura 1). Dicha clase está presente en cerca del 38% de los estómagos analizados.

En ninguno de los muestreos se aprecia correlaciones significativas entre la talla de las

ranitas y la anchura de la mayor presa ingerida. La mayor diversidad se obtiene entre la noche y el alba, cuando el número de clases de talla consumidas es mayor (tabla 3) y el porcentaje de uso de las distintas clases, más equilibrado (Figura 1). La amplitud difiere netamente entre muestreos. Crece progresivamente a partir del crepúsculo, alcanzando su máximo valor al mediodía (tabla 3), cuando las clases de talla más depredadas son utilizadas en proporciones parecidas (Figura 1). El mínimo de amplitud trófica se obtiene en el crepúsculo (tabla 3), cuando la dieta se basa en presas de pequeña anchura, de la clase 2 (0.11-0.20 mm) (Figura 1).

El solapamiento para las tallas, incluidas las comparaciones entre muestreos consecutivos, es ligeramente menor que para los tipos de presa (tabla 4).

Tabla 3: Variación de la diversidad y la amplitud tróficas para el tipo y la anchura de las presas, y diversidad y amplitud de los invertebrados disponibles.

Table 3: Variation of type and width prey diversity and trophic breadth, and diversity and breadth of available invertebrates

MUESTREO	Nº TAXONES / CLASES TALLA	H'	H _s	B	B _s	
12:00	11	1.95	0.37	5.48	0.44	TIPO PRESA
	13	2.13	0.41	7.09	0.50	ANCHURA PRESA
19:30	14	2.17	0.41	7.11	0.47	TIPO PRESA
	14	2.04	0.38	5.72	0.36	ANCHURA PRESA
0:00	13	2.03	0.38	5.97	0.41	TIPO PRESA
	17	2.29	0.43	7.96	0.43	ANCHURA PRESA
5:30	15	2.04	0.41	7.21	0.44	TIPO PRESA
	14	2.20	0.44	7.32	0.48	ANCHURA PRESA
TOTAL	19	2.16	0.32	6.72	0.31	TIPO PRESA
	17	2.24	0.34	7.59	0.41	ANCHURA PRESA
	14	0.96	0.12	1.70	0.05	INV. DISPONIBLES

Tabla 4: Valores de solapamiento (índice de Schoener) para las categorías y las clases de anchura de presas consumidas.

Table 4: Schoener's overlap index of taxonomic categories and width prey classes.

	CATEGORÍAS TAXONÓMICAS			
	12:00	19:30	0:00	5:30
12:00	—	0.77	0.81	0.82
19:30	0.72	—	0.81	0.72
0:00	0.75	0.78	—	0.81
5:30	0.78	0.70	0.78	—

CLASES DE ANCHURA DE PRESAS

Disponibilidad trófica y electividad

El método Berlese discrimina especialmente la macrofauna de artrópodos que vive en la zona superficial del suelo, donde más del 75% son ácaros, más del 10% colémbolos y cerca del 7% larvas de díptero (tabla 6). Un

test de χ^2 confirma la disparidad de las proporciones de los taxones presentes en el medio y en la dieta.

Los índices de diversidad y amplitud de los invertebrados en las orillas de la charca son muy bajos, e inferiores con respecto a las de la dieta de los metamorfosados (tabla 3). La gran diferencia es debida al menor número de taxones detectados entre los invertebrados disponibles y a la gran abundancia relativa de uno de ellos, los ácaros.

La ausencia o escasez de capturas de ciertos invertebrados voladores en el análisis de disponibilidad, ha obligado a su eliminación en el estudio de la electividad. Tal es el caso de los lepidópteros, tricópteros, tisanópteros, psocópteros o himenópteros, que forman parte de la dieta de las ranitas. Los dípteros se han mantenido, porque una parte de éstos ha sido capturada en ninfosis, cuando todavía no ha alcanzado la capacidad de vuelo. Los ácaros, las

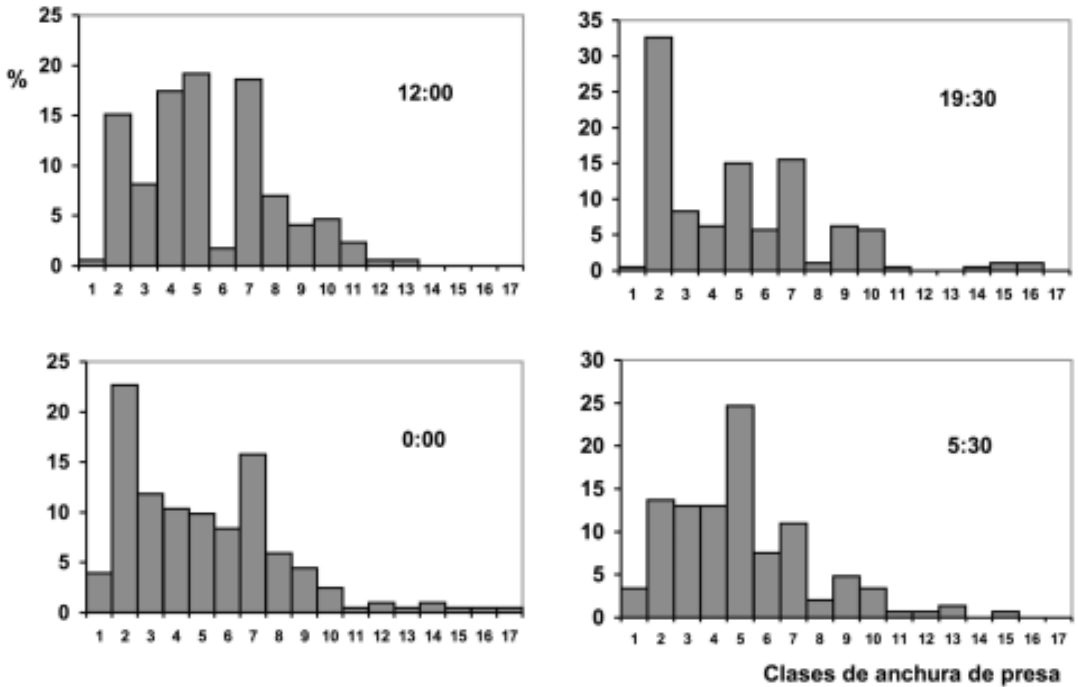


Figura 1.- Variación diaria de las clases de anchura de presas consumidas.
Figure 1.- Daily variation of the width prey classes.

larvas de coleóptero y los oligoquetos son seleccionados negativamente, especialmente los primeros, cuya captura no debe producir una rentabilidad energética suficiente, siendo consumidos en proporciones muy inferiores a su presencia en el medio. La electividad de ciertos dípteros (imágenes voladores), fuertemente positiva, puede estar sobrevalorada por la baja representación de las capturas de los insectos alados en el método utilizado. Sin embargo, el sesgo sobre los dípteros adultos puede no ser importante, por la causa arriba expuesta. Los homópteros, todos ellos pulgones, son también fuertemente seleccionados (tabla 6). En definitiva, los metamorfoseados no capturan los taxones presas en las mismas proporciones del medio, como lo demuestra la correlación negativa encontrada, que es significativa ($r_s = -0.559$, $P < 0.05$), pero manifiestan su oportunismo aprovisionándose durante el día

en la estación B_1 (césped), desplazándose a la B_2 (fangos) durante la noche y aprovechando los recursos tróficos disponibles en cada una de ellas (tabla 7). En el fango dispusieron significativamente de más dípteros y coleópteros, y en el césped de más homópteros, colémbolos, arañas y ácaros ($\chi^2 = 92.28$; 10 g.l.; $P < 0.001$).

Tasa media de consumo diaria

La tasa de evacuación estomacal ($\alpha = 0.043$), que expresa la velocidad de la digestión, se ha calculado para el conjunto de estómagos entre los muestreos consecutivos que presentan la mayor diferencia en el peso seco de alimento ingerido, y que corresponde a los de las 0:00 (t_1) y 5:30 (t_2) horas. La tasa media de consumo diaria resultante es de 3.62 mg de peso seco de invertebrados por gramo de ranita en fresco, es decir, que cada predador consume

Tabla 5: Biometría de metamorfoseados y presas a lo largo del ciclo diario.**Table 5:** Metamorphosed and prey biometrics during the daily cycle.

		MUESTREOS			
		12:00	19:30	0:00	5:30
Longitud ranitas (mm)	Media	11.41	11.16	11.03	10.76
	s	0.62	0.45	0.73	0.72
	Int.	10.0-12.8	10.1-12.5	9.6-12.8	9.5-12.1
	n	57	57	57	57
Peso ranitas (gr)	Media	0.11	0.11	0.11	0.10
	s	0.02	0.01	0.02	0.01
	Int.	0.09-0.17	0.09-0.16	0.08-0.17	0.07-0.15
	n	57	57	57	57
Anchura presas (mm)	Media	0.52	0.51	0.49	0.46
	s	0.22	0.25	0.27	0.23
	Int.	0.08-1.25	0.08-1.58	0.08-1.66	0.08-1.25
	n	172	193	203	146

diariamente un peso seco medio de 0.38 mg (tabla 8).

DISCUSIÓN

El período de emergencia de la rana bermeja en el bosque de Iraty comienza en verano y se prolonga hasta mediados de otoño. Los individuos del estudio pueden haber sido muestreados al abandonar definitivamente el agua, o tener tan sólo unas horas o muy pocos días de vida aérea. Los tamaños de las ranitas, siendo muy pequeños (9.5-12.8 mm), manifiestan variaciones significativas (ANOVA de una vía, $F_{3,224} = 10.0688$; $P < 0.001$), causadas por las medias obtenidas en las capturas diurnas, que son superiores al mediodía e inferiores al alba (test a posteriori de Student-Newman-Keuls). Las capturadas en el crepúsculo y la noche tienen tamaños homogéneos e intermedios. El análisis del peso corrobora estas diferencias (ANOVA de una vía, $F_{3,227} = 3.8731$; $P < 0.01$), siendo el de la muestra obtenida al alba menor que el de la del mediodía y el crepúsculo (test a posteriori de Student-Newman-Keuls) (tabla 5).

El rápido crecimiento de los metamorfoseados se pone de manifiesto comparando estas tallas con las de los juveniles capturados un año antes (14-21 mm) a primeros de septiembre en una turbera separada de la charca de estudio unos 50 m (VIGNES, 1995), a la que acceden al cabo de unas semanas, en su proceso de colonización del bosque.

Los resultados obtenidos muestran un brusco cambio en la dieta postmetamórfica, con respecto a la larvaria. Las presas son ya de biología terrestre, unas aladas y otras desplazándose en el suelo, excepto ciertas larvas de dípteros (quironómidos) y las de tricópteros, que son bentónicas y pueden ser capturadas en la turbera de la orilla, o algunas especies de colémbolos capaces de desplazarse en la superficie del agua. La estrategia alimentaria, que les permite crecer rápidamente, consiste en una actividad depredadora continua durante todo el ciclo diario (sólo el 2.5% de los estómagos analizados aparecen vacíos; el 5.8% en el análisis de VIGNES, 1995), de manera que siempre tienen el estómago ocupado con pequeñas cantidades de alimento fresco (promedio de 3 presas por estómago), dadas las limi-

Tabla 6: Disponibilidad de invertebrados y electividad (índice de Jacobs, lnQ).
Table 6: Invertebrate availability and electivity (Jacobs index, lnQ).

CATEGORÍAS	DISPONIBILIDAD (%)	ELECTIVIDAD
Oligochaeta	1.71	-0.58
Araneae	0.78	1.33
Acari	75.60	-2.94
Collembola	10.48	0.70
Protura	0.35	0.15
Psocoptera	0.04	1.94
Homoptera	0.58	2.78
Coleoptera adultos	0.39	1.45
Coleoptera larvas	1.33	-0.66
Lepidoptera larvas	0.39	1.26
Diptera adultos	1.40	3.12
Diptera larvas	6.78	0.74

taciones del tamaño corporal. Números semejantes de presas se han encontrado también en juveniles de dos semanas y de más de un mes de edad (datos elaborados de GUYÉTANT, 1967). El pico de actividad predatora se desplaza del alba (VIGNES, 1995) a la medianoche, en años sucesivos, con ligeras variaciones en la biomasa de alimento seco ingerido: 2.89 mg por gramo fresco de predador en 1994 (VIGNES, datos inéditos) frente a 3.62 mg en 1995. La cantidad de presas consumidas se reparte aproximadamente igual entre las horas de luz y las nocturnas (índice de JOLY & GIACOMA de -0.09). Los adultos consumen más presas que los juveniles, y su número varía estacionalmente (datos elaborados de BLACKITH & SPEIGHT, 1974), siendo su actividad trófica más obvia durante la mañana, en primavera y comienzos de verano (HOUSTON, 1973).

La ausencia de competidores durante la estancia en las orillas de la charca es un factor añadido a un hipotético reparto de recursos entre clases de edad dependiente de las tallas de presa (SCHOENER, 1977), de manera que el crecimiento de los metamorfoseados les impulsa a desplazarse buscando el medio en el que conseguir las presas idóneas en calidad y tamaño, que encontrarán en áreas más aleja-

das de las orillas. La experiencia del medio y la prospección de otros recursos favorecen la obtención del valor máximo de la tasa neta de energía (MCNAMARA & HOUSTON, 1985), por lo que el factor talla de presa cobrará importancia creciente en la estrategia adaptativa. La abundancia de presas disponibles es un tercer elemento a tener en cuenta en dicha estrategia, que permitirá a las ranitas obtener la dieta óptima (ESTABROOK & DUNHAM, 1976), que les facilite el crecimiento adecuado. En este sentido, el recurso trófico parece saturado en el medio discreto heterogéneo que conforma el estrecho entorno de la orilla de la charca, una banda de pocos metros de anchura, con disponibilidades diferentes dependiendo de las características del sustrato. Los metamorfoseados muestran flexibilidad en el modo de aprovisionamiento, desplazándose en la banda a lo largo del ciclo diario y concentrándose en zonas donde la densidad de los invertebrados más depredados es mayor (BENHAMOU, 1992), mostrando así un cierto oportunismo.

El método utilizado para el análisis de invertebrados en el medio no llega a dar una visión real de su presencia (los valores de diversidad y amplitud son muy bajos), y adolece de un sesgo en los insectos voladores, usuarios

Tabla 7: Composición de la dieta (% N) y disponibilidad de invertebrados (%) en las estaciones de muestreo.
Table 7: Diet composition (% N) and invertebrate availability (%) at the sampling stations.

CATEGORÍA	DIETA (% N)		DISPONIBILIDAD DE INVERTEBRADOS (%)			
	EST. A	EST. B	EST. A	EST. B	EST. B ₁	EST. B ₂
Oligochaeta	0.54	1.39	1.89	0.57	1.04	0.00
Pseudoescorpiones	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Araneae	2.99	2.78	0.04	5.40	9.89	0.00
Acari	20.16	7.77	85.95	10.51	15.62	4.37
Myriapoda	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00
Collembola	10.89	27.49	9.52	16.48	24.99	6.24
Protura	0.82	0.00	0.40	0.00	0.00	0.00
Psocoptera	0.54	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00
Thysanoptera	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Homoptera	8.72	8.61	0.04	3.98	6.77	0.62
Hymenoptera	9.81	2.50	0.00	0.57	0.52	0.62
Coleoptera adultos	2.18	1.11	0.13	1.99	0.00	4.37
Coleoptera larvas	0.54	0.83	0.13	8.81	6.25	11.87
Trichoptera adultos	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Trichoptera larvas	0.27	0.83	0.00	0.00	0.00	0.00
Lepidoptera adultos	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Lepidoptera larvas	2.17	0.55	0.22	1.42	0.52	2.50
Diptera adultos	31.06	17.77	0.36	7.95	3.64	13.12
Diptera larvas	4.08	22.77	1.12	42.33	30.72	56.24
Insecta indet.	3.54	5.55	0.00	0.00	0.00	0.00
Nº Invertebrados	367	360	2214	352	192	160

del sustrato vertical, que resultan infravalorados. De ahí que los valores de electividad obtenidos muestren una selección de dípteros alados, cuando su consumo debe ser más acorde con su presencia real en el medio; dicho taxón constituye cerca de la cuarta parte de la dieta diaria. La selección de homópteros (pulgonos) y el consumo de ácaros en cantidades muy inferiores a las disponibles sí habrían sido puestas de manifiesto correctamente en el análisis.

La ausencia de cambios drásticos en la dieta a lo largo del ciclo diario, la relativamente baja diversidad de presas detectada y el solapamiento trófico significativo, aunque moderado, entre muestreos predicen otra vez un cierto nivel de oportunismo en las ranitas, que

pueden considerarse eurípagas, en cuanto que consumen un cierto número de taxones en bajas cantidades. Los dípteros e himenópteros voladores, coleópteros o ciertos colémbolos pueden ser capturados al acecho, mientras que los homópteros, ácaros, ninfas y ciertas larvas de díptero, de movimientos lentos y distribuidos aisladamente o en concentraciones locales, lo serían tras su búsqueda activa.

La dieta de los metamorfoseados se basa en varios grupos dominantes, que suman el 85% del alimento ingerido: dípteros adultos (incluidas las ninfas), colémbolos, larvas de dípteros, ácaros, homópteros e himenópteros. La depredación de dípteros adultos es un fenómeno repetido entre las clases de edad menores en los anuros ibéricos (LIZANA *et al.*, 1986).

Tabla 8: Variación del peso seco de contenido estomacal durante el ciclo diario. 1: t₁; 2: t₂; 3: p₁; 4: p₂
Tabla 8: Variation of gastric dry weight during the daily cycle. 1: t₁, 2: t₂, 3: p₁, 4: p₂

	12:00	19:30	0:00 ¹	5:30 ²	MEDIA
Peso total muestra ranitas (mg)	6270	6270	6270	5700	6127,5
Peso seco total alimento (mg)	20.4	26.4	22.6	16.2	21.4
Peso seco alimento / gr fresco ranita 1995	3.25	4.21	3.60 ³	2.84 ⁴	3.49
Idem 1994 (VIGNES, inédito)	2.4	3.0	3.4	2.7	2.87

Estos insectos y sus larvas constituyen una presa fundamental de los tritones en fase acuática (FONTANET, 1992; BAS, 1982; AVERY, 1968), o de sus larvas (MONTORI, 1997). Su importancia en la dieta de las ranitas puede revelar su proximidad con los últimos estadios acuáticos, pero sobre todo el uso que hacen de los recursos disponibles en el microhábitat explotado. Los análisis realizados un año antes en la misma charca y una turbera de las inmediaciones (VIGNES, 1995) o, en otras zonas, en juveniles de hasta cinco semanas (GUYÉTANT, 1967) y metamorfoseados de edad indeterminada (HOUSTON, 1973) revelan la importancia de estos taxones en la alimentación, apreciándose tan sólo cambios en su ordenación. Sin embargo, las proporciones de presas ingeridas por los metamorfoseados analizados un año antes en la charca de estudio (VIGNES, 1995) fueron significativamente diferentes ($\chi^2 = 87.19$; 21 g.l.; $P < 0.001$), aun cuando los horarios de muestreo eran coincidentes y las condiciones climáticas parecidas. Entonces consumieron más ácaros y colémbolos, y menos dípteros, especialmente larvas. Las fluctuaciones interanuales de invertebrados pueden ser las causantes de estas diferencias, que a su vez ponen de manifiesto el uso de las presas disponibles y el carácter generalista de las ranitas.

La macrofauna disponible en las orillas de los humedales en el bosque atlántico suroccidental europeo parece ser bastante homogénea a nivel sistemático de orden, pero las ranitas muestran una preferencia por unos grupos determinados, que tienen en común la digestibilidad, por escasez de estructuras quitinosas.

La baja representación de presas de estas últimas características es también ostensible en otros herpetos de pequeño tamaño, como ciertos lacértidos mediterráneos (CARRETERO & LLORENTE, 1991). Por el contrario, metamorfoseados de *Bufo cognatus* y *B. woodhousii* norteamericanos, pertenecientes a clases de edad inferiores a un mes, y predadores selectivos, ya muestran preferencia por los coleópteros (FLOWERS & GRAVES, 1995). Otros anuros tropicales de pequeño tamaño o en fase juvenil se especializan en el consumo de ácaros y hormigas, presas también quitinosas (SIMON & TOFT, 1991). Durante el primer otoño la proporción de dípteros sigue siendo muy importante en la dieta de la rana bermeja, reduciéndose drásticamente la de otros grupos, particularmente los ácaros, mientras que algunos cobran cierta importancia, como los gasterópodos (GUYÉTANT, 1967). Los adultos capturan también abundantes dípteros en algunas zonas, y mantienen a los colémbolos como presa, pero explotan ampliamente taxones poco utilizados en fases juveniles, como los coleópteros y las arañas (BLACKITH & SPEIGHT, 1974; HOUSTON, 1973; ITÄMIES & KOSKELA, 1970; GOSÁ, datos inéditos); en otros anuros ibéricos las clases de tamaño mayores depredan también más sobre coleópteros (LIZANA *et al.*, 1986). La diversidad trófica en anuros es mayor en adultos que en juveniles, tanto para la variedad de presas consumidas como para la de tallas, puesto que depredan indistintamente sobre presas de pequeño y gran tamaño (BLACKITH & SPEIGHT, 1974; CHRISTIAN, 1982; BOOMSA & ARNT-

ZEN, 1985). En urodelos, es mayor la diversidad en las especies de mayor tamaño (JOLY & GIACOMA, 1992).

Un moderado nivel de oportunismo sustentado en unas preferencias por pequeñas presas de bajo contenido en quitina, en medios superficialmente reducidos y saturados de invertebrados, del que obtienen todo su alimento, es el marco en el que los inexperimentados metamorfoseados de la rana bermeja, emergiendo en cohortes durante un período de tiempo dilatado, acometen sus primeros instantes de vida aérea. El análisis trófico basado en un solo día de muestreo fragmentado en momentos significativos del fotoperíodo puede aportar los datos apropiados para el conocimiento de la estrategia adaptativa de un período crucial en la vida de los anuros. La combinación de estudios tróficos y microespaciales en las semanas siguientes a la emergencia, antes del primer invierno, permitiría conocer los cambios en dicha estrategia y la duración de la vigencia de este tipo de análisis de la alimentación. A medida que las ranas crecen, los estudios poblacionales más apropiados parecen ser los tradicionales, que combinan datos acumulados en períodos más prolongados de tiempo o estacionales.

REFERENCIAS

- AVERY, R.A. (1968): Food and feeding relationship of three species of *Triturus* (*Amphibia Urodela*) during the aquatic phase. *Oikos*, 19: 408-412.
- BAJKOV, A.D. (1935): How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 65: 288-289.
- BAS, S. (1982): La comunidad Herpetológica de Caurel: Biogeografía y Ecología. *Amphibia-Reptilia*, 3: 1-26.
- BENHAMOU, S. (1992): Efficiency of Area-concentrated Searching Behaviour in a Continuous Patchy Environment. *J. theor. Biol.*, 159: 67-81.
- BLACKITH, R.M., SPEIGHT, M.C.D. (1974): Food and feeding habits of the frog *Rana temporaria* in bogland habitats in the West of Ireland. *J. Zool., Lond.*, 172: 67-79.
- BLAUSTEIN, L., KOTLER, B.P. (1993): Oviposition habitat selection by the mosquito, *Culiseta longiareolata*: effects of conspecifics, food, and green toad tadpoles. *Ecol. Ent.*, 18: 104-108.
- BOOMSMA, J.J., ARNTZEN, J.W. (1985): Abundance, growth and feeding of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a 4-year-old artificial habitat. *J. Appl. Ecol.*, 22: 395-405.
- CARRETERO, M.A., LLORENTE, G.A. (1991): Alimentación de *Psammmodromus hispanicus* en un arenal costero del noreste ibérico. *Rev. Esp. Herp.*, 6: 31-44.
- CHRISTIAN, K.A. (1982): Changes in the Food Niche during Postmetamorphic Ontogeny of the Frog *Pseudacris triseriata*. *Copeia*, 1982 (1): 73-80.
- DARNELL, R.M., MEIEROTTO, R.R. (1962): Determination of feeding chronology in fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 91: 313-320.
- EGGERS, D.M. (1977): Factors in Interpreting Data Obtained by Diel Sampling of Fish Stomachs. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 290-294.
- ESTABROOK, G.F., DUNHAM, A.E. (1976): Optimal diet as a function of absolute abundance, relative abundance, and relative value of available prey. *Amer. Nat.*, 110: 401-413.
- FLOWERS, M.A., GRAVES, B.M. (1995): Prey Selectivity and Size-specific Diet Changes in *Bufo cognatus* and *B. woodhousii* during Early Postmetamorphic Ontogeny. *J. Herpetol.*, 29: 608-612.
- FONTANET, X. (1992): Régimen alimentario de *Triturus helveticus* durante el período reproductor en el NE de la península Ibérica. *Amphibia-Reptilia*, 13: 57-67.
- GOSNER, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- GUYÉTANT, R. (1967): Étude de l'alimentation de jeunes batraciens anoures durant la

- saison estivale. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, 3: 69-78.
- HOUSTON, W.W.K. (1973): The food of the Common frog, *Rana temporaria*, on high moorland in northern England. *J. Zool., Lond.*, 171: 153-165.
- ITÄMIES, J., KOSKELA, P. (1970): On the diet of the Common frog (*Rana temporaria*). *Aquilo (Zool.)*, 10: 53-60.
- JACOBS, J. (1974): Quantitative Measurement of Food Selection. A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia*, 14: 413-417.
- JOLY, P., GIACOMA, C. (1992): Limitation of similarity and feeding habits in three syntopic species of newts (*Triturus*, *Amphibia*). *Ecography*, 15: 401-411.
- KUPFERBERG, S.J. (1997): The Role of Larval Diet in Anuran Metamorphosis. *Amer. Zool.*, 37: 146-159.
- LEVINS, R. (1968): *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 120 pp.
- LIZANA, M., CIUDAD, M.J., PÉREZ-MELLADO, V. (1986): Uso de los recursos tróficos en una comunidad ibérica de Anfibios. *Rev. Esp. Herp.*, 1: 207-271.
- LÓPEZ, P., MARTÍN, J., SALVADOR, A. (1991): Diet selection by the amphibaenian *Blaesus cinereus*. *Herpetologica*, 47 (2): 210-218.
- MCNAMARA, J.M., HOUSTON, A.I. (1985): Optimal Foraging and Learning. *J. theor. Biol.*, 117: 231-249.
- MONTORI, A. (1997): Trophic segregation between the Pyrenean Newt (*Euproctus asper*) and the Brown Trout (*Salmo trutta fario*), pp. 273-278 in: Böhme, W., Bischoff, W. & Ziegler, T. (eds.), *Herpetologia Bonnensis*.
- PILORGE, T. (1982): Régime alimentaire de *Lacerta vivipara* et *Rana temporaria* dans deux populations sympatriques du Puy-de-Dôme. *Amphibia-Reptilia*, 3: 27-31.
- PIMM, S.L., KITCHING, R.L. (1987): The determinants of food chain length. *Oikos*, 50: 302-307.
- RUIZ, X. (1985): An analysis of the diet of cattle egrets in the Ebro Delta, Spain. *Ardea*, 73: 49-60.
- SCHOENER, T.W. (1968): The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49 (4): 704-726.
- SCHOENER, T.W. (1977): Competition and the niche, pp. 35-136, in: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 7. Academic Press, London & New York.
- SIMON, M.P., TOFT, C.A. (1991): Diet specialization in small vertebrates: mite-eating in frogs. *Oikos*, 61: 263-278.
- TOFT, C.A. (1981): Feeding Ecology of Panamanian Litter Anurans: Patterns in Diet and Foraging Mode. *J. Herpetol.*, 15 (2): 139-144.
- VIGNES, J.C. (1995): Résultats préliminaires sur l'alimentation naturelle de la Grenouille Rousse, *Rana temporaria* L. a l'émergence. *Munibe*, 47: 107-110.
- WINEMILLER, K.O., PIANKA, E.R. (1990): Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol. Monogr.*, 60 (1): 27-55.

Recibido: 27/09/99

Aceptado: 23/12/99