

Variación bioacústica en poblaciones de *Physalaemus biligonigerus* (Anura: Leptodactylidae) en Córdoba, Argentina

CLARISA BIONDA, NANCY SALAS & ISMAEL DI TADA

Ecología, Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, 5800 Río Cuarto, Córdoba, Argentina (e-mail: cbionda@exa.unrc.edu.ar)

Resumen: Se estudió la variación geográfica del canto de advertencia de *Physalaemus biligonigerus*. Se analizaron las propiedades espectrales y temporales de cantos registrados en cinco poblaciones de la provincia de Córdoba (Argentina), dos ubicadas en una región montañosa y tres en llanura. Se observaron diferencias significativas entre poblaciones en todas las variables acústicas. Además, el análisis discriminante indicó que más del 97% de las señales analizadas fueron clasificadas correctamente. Por tanto, todos los análisis confirman la existencia de variación geográfica en el canto. Esta evidencia debería ser complementada con análisis morfológicos y moleculares de las poblaciones.

Palabras clave: bioacústica, *Physalaemus biligonigerus*, variación geográfica.

Abstract: Bioacoustic variation in populations of *Physalaemus biligonigerus* (Anura: Leptodactylidae) from Córdoba, Argentina. – Geographic variation in the advertisement call of *Physalaemus biligonigerus* was studied. The spectral and temporal properties of calls recorded from five populations in the province of Córdoba (Argentina) were analysed. Two populations were located in the mountains and three in the plain. Significant differences among populations were observed for every acoustic variable. In addition, discriminant analysis indicates that more than 97% of the analysed calls were classified correctly. Therefore, all the analyses confirm the presence of geographic variation in the call. This evidence should be supplemented with morphological and molecular analyses of the different populations.

Key words: bioacoustics, geographic variation, *Physalaemus biligonigerus*.

INTRODUCCIÓN

Las emisiones acústicas producidas por los anuros machos son fundamentales para la atracción de la pareja, ya que transmiten información específica a las hembras receptoras (BLAIR, 1964; LITTLEJOHN, 1965; WELLS, 1977; RYAN, 1985; DUELLMAN & TRUEB, 1994; COCROFT & RYAN, 1995). Los cantos son en general estereotipados (COCROFT & RYAN, 1995), pero su estructura varía dependiendo del ambiente social en que son emitidos y de factores abióticos como la

temperatura ambiente (DUELLMAN & TRUEB, 1994; WILCZYNSKI & RYAN, 1999). Además, existe variación geográfica del canto entre poblaciones de una especie que puede estar asociada a adaptaciones a diferentes condiciones ecológicas (GERHARDT, 1991; RYAN & WILCZYNSKI, 1991). Varios trabajos han atribuido la divergencia acústica entre poblaciones a la variación clinal por efecto del ambiente, por ejemplo en *Rana rugosa* (HASEGAWA *et al.*, 1999), *Litoria verreauxii* (SMITH *et al.*, 2003) y *Colostethus palmatus* (BERNAL *et al.*, 2005). Otros estudios han

sugerido que las diferencias entre las señales acústicas de distintas especies o poblaciones de una misma especie están relacionadas con un aislamiento por distancia y consecuentemente con presiones selectivas diferentes (GERHARDT, 1975, 1994; RYAN *et al.*, 1990, 1996; HASEGAWA *et al.*, 1999; CASTELLANO *et al.*, 2003; MÁRQUEZ *et al.*, 2004). En *Physalaemus pustulosus* parte de la variación acústica encontrada depende de la localización geográfica de las poblaciones, mientras que parte es atribuible a diferencias aloenzimáticas que incluso podrían indicar el grado de divergencia genética (RYAN *et al.*, 1996). HEYER & REID (2003) consideran que las diferencias entre poblaciones de *Leptodactylus fuscus* responderían a un patrón en el cual unidades genéticamente diferenciadas poseen diferentes cantos de advertencia. No obstante, la información disponible sobre la variación geográfica del canto en muchos anuros es escasa. El propósito del presente estudio es conocer la posible divergencia acústica entre los cantos de cinco poblaciones de *P. biligonigerus* con distinta ubicación geográfica en la provincia de Córdoba (Argentina).

MATERIAL Y MÉTODOS

Áreas de estudio

Los registros analizados de las distintas poblaciones pertenecen a las localidades de San Clemente (31° 43' S, 64° 38' W, 1050 m s.n.m.), Cañada del Sauce (32° 22' S, 64° 39' W, 920 m s.n.m.), Río Cuarto (33° 08' S, 64° 22' W, 434 m s.n.m.), Alejandro (33° 22' S, 63° 40' W, 210 m s.n.m.), y La Carlota (33° 26' S, 63° 18' W, 141 m s.n.m.). Desde el punto de vista fisionómico fueron agrupadas en dos unidades: a) poblaciones de montaña (San Clemente y Cañada del Sauce) ubicadas al noroeste de la provincia, y b) poblaciones de llanura (Río Cuarto, Alejandro y La

Carlota) al sureste. Estas dos unidades presentan diferencias evidentes de clima, geomorfología y fitogeografía. En cuanto a la distribución de las aguas superficiales, en los ambientes serranos se favorece el encauzamiento lineal de las aguas corrientes, siendo rara la presencia de pantanos naturales. En contraste, la presencia de una suave pendiente en la llanura hace que sus ríos y arroyos sean en general de reducidos cauces, mientras que las aguas estancadas (lagunas, pantanos y cañadas) alcanzan gran desarrollo debido en parte a la impermeabilidad del subsuelo y al aporte de aguas subterráneas aflorantes.

La especie

La ranita llorona, *Physalaemus biligonigerus*, es de pequeño tamaño (35-40 mm), sin dimorfismo sexual para el tamaño (CEI, 1980; GALLARDO, 1987; STRANECK *et al.*, 1993). Presenta una amplia distribución en Argentina (BARRIO, 1965). En la provincia de Córdoba es considerada una especie común, distribuida en casi toda su extensión a excepción de las zonas salinas y serranas de mayor altura (DI TADA *et al.*, 1996). Inicia su actividad a principios de noviembre con valores altos de abundancia, y puede durar hasta abril dependiendo estrictamente de la precipitación (CEI, 1980). El canto de apareamiento es producido por una notable dilatación del saco vocal de los machos, teniendo un sonido dominante durante la noche (CEI, 1980).

Metodología de trabajo

Los cantos de los machos fueron grabados en el campo mediante un grabador de cinta cerrada AIWA HS-JS-315, cintas TDK A-60, y micrófono AIWA. Las grabaciones se realizaron aproximadamente a 1 m de distancia del macho cantor. Los machos no fueron capturados después de ser grabados en el campo. La temperatura del agua fue

medida en el sitio de canto inmediatamente después del registro con un termómetro digital Tes-1300 (precisión: 0.1°C).

Los cantos fueron analizados por medio de oscilogramas, sonogramas (FFT size: 1.024 points) y espectros (FFT size: 512 points) elaborados por el programa de análisis digital de sonido Canary V.1.2. para Apple Macintosh en un equipo PC Power 7200/120. Las variables medidas en el oscilograma son (Fig. 1): duración total del canto (DTC) en milisegundos, número total de pulsos del canto [$N^{\circ}TPC = (DTC \times 10)/DPS-10$] y tasa de pulso total del canto [$TPTC = (1000 \times$

$N^{\circ}TPC)/DTC$] medida como pulsos por segundo. En el sonograma se midieron la frecuencia alta (FA) y la frecuencia baja (FB) en los cinco primeros armónicos, en Hz. Además, en el espectro se midió la frecuencia dominante del canto (FD) en Hz (average spectrum).

Dada la complejidad del canto de esta especie, se obtuvieron medidas adicionales a partir del oscilograma. En la imagen oscilográfica de la señal (Fig. 1) se aprecian un inicio de señal abrupto, que denominamos Sector 1, y el resto de la señal, de menor amplitud, que denominamos Sector 2. En ambos sectores se midieron las siguientes variables: duración de cada sector (DS), duración de 10 pulsos del Sector 1 (DPS1-10) en milisegundos, y número de pulsos del Sector 1 [$N^{\circ}PS1 = (DS \times 10)/DPS1-10$].

Los datos obtenidos fueron analizados mediante los programas Microsoft Excel 2000, Statistica '99, v. 5.5 y Systat v. 6.0. El nivel de significación utilizado para todos los análisis estadísticos fue de $\alpha = 0.05$. Para todas las variables acústicas se calcularon la media y la desviación típica y se aplicó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para probar si existían diferencias significativas entre las distintas poblaciones.

Siguiendo la metodología de SCHNEIDER & SINSCH (1992) y SINSCH & SCHNEIDER (1996), se realizó un análisis de componentes principales para los datos de cada población. Este análisis permite identificar aquellas variables dependientes de la temperatura. A continuación se calculó para dichas variables el tipo de influencia de la temperatura mediante un análisis de correlación lineal y regresión múltiple. Posteriormente se realizó un análisis discriminante (lineal) con las variables independientes de la temperatura para conocer la variación que existe entre los cantos de las distintas poblaciones. Debido a que se realiza un análisis comparativo entre

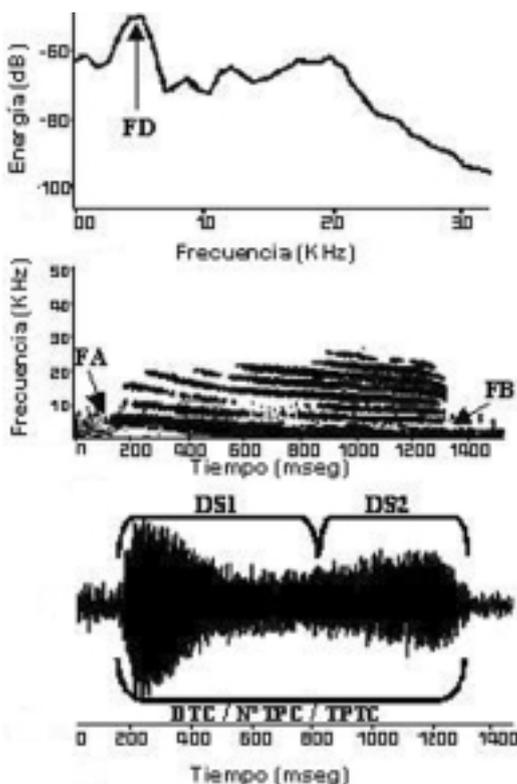


FIGURA 1. Canto de *P. biligonigerus* indicando las variables medidas. Arriba: espectro. Centro: sonograma. Abajo: oscilograma.

FIGURE 1. Call of *P. biligonigerus* indicating the measured variables. Top: spectrum., Center: sonogram. Down: oscilogram.

TABLA 1. Localidad, fecha de grabación, número de machos/cantos y temperatura del agua de los registros realizados en cada población.

TABLE 1. Locality, date, number of male/calls and water temperature of recordings performed in each population.

	San Clemente	Cañada del Sauce	Río Cuarto	Alejandro	La Carlota
T. ^a del agua (°C)	21-22	22-28	18-24	21-21.8	20-25
N.º de machos / cantos	3/22	3/18	4/43	3/22	2/18
Fechas de grabación	07/01/1997	03/01/1994 03/12/1994 25/11/2004	10/11/1990 29/10/2002 30/10/2002 03/01/2003	22/11/2002 26/11/2002	25/12/1993 26/12/1993

las distintas poblaciones, sólo se utilizaron aquellas variables del canto comunes entre poblaciones.

RESULTADOS

En la Tabla 1 se muestran los datos correspondientes a todas las grabaciones realizadas. En las Tablas 2 y 3 se muestran las medias y las desviaciones típicas de las variables acústicas medidas en los cantos. La variable FBA1 aumenta desde las localidades del

norte hacia las del sur, siendo la media de la frecuencia baja de San Clemente la de menor valor (231 Hz) y la de La Carlota la más alta (291.3 Hz) (Tabla 2). Algunas variables asociadas al Sector 1, como DS1 y N°PS1 (Tabla 2) y variables de frecuencia como FBA2, FBA4 y FBA5 (Tabla 3) también muestran un incremento desde las localidades del norte hacia las del sur, excepto en el caso de Alejandro que mostró valores muy por debajo de Río Cuarto y La Carlota. En muchos casos, se observan semejanzas en los

TABLA 2. Media, desviación típica y rango (entre paréntesis) de las variables temporales.

TABLE 2. Mean, standard deviation and range (in parentheses) of temporal variables.

	San Clemente	Cañada del Sauce	Río Cuarto	Alejandro	La Carlota
DS1	217.1 ± 44.1 (154-298.9)	284.4 ± 63.2 (221.7-446.7)	286 ± 121.1 (115-574.8)	110.5 ± 23.5 (81.2-147.4)	311.4 ± 111.4 (143.4-4310)
DS2	485.9 ± 148.6 (225.7-708.3)	586.9 ± 97.7 (444.1-760.1)	421.3 ± 203.1 (78.4-797.1)	114.3 ± 22.8 (77.3-158.4)	254.6 ± 39.3 (210.9-336.9)
DTC	772.1 ± 98.8 (621.9-919.8)	872.2 ± 142.3 (720.6-1180.1)	881.4 ± 149.8 (688.9-1173.9)	768.8 ± 93.1 (665.1-929.6)	566.1 ± 91.45 (387-651.4)
DPS1-10	20.3 ± 1.6 (17.9-22.3)	22.3 ± 4.5 (18.9-34.4)	20 ± 2.1 (16.2-23.1)	16.2 ± 0.6 (15.4-17.3)	19.5 ± 0.95 (17.4-20.7)
N°PS1	107.8 ± 24.5 (71.6-161.2)	128.1 ± 18.4 (103.6-186.4)	139.2 ± 50 (66.5-273.9)	68.6 ± 15.2 (49-91.8)	158.7 ± 55.5 (76.9-222.2)
N°PTC	384 ± 66.8 (284.9-502.8)	397.4 ± 62.5 (313.1-492.5)	445.1 ± 90.2 (314.6-585.7)	475.2 ± 49.3 (399.4-550.5)	289.5 ± 44.7 (207.6-356.1)
TPTC	495.7 ± 41.5 (447.4-556.6)	461.8 ± 72.2 (290.8-529.5)	505.7 ± 58.7 (432.9-616.4)	619.6 ± 22.1 (577.8-650.3)	512.8 ± 25.7 (482-573)

TABLA 3. Media, desviación típica y rango de las variables de frecuencia (Hz) independientes de la temperatura.

TABLE 3. Mean, standard deviation and range of frequency variables (Hz) independent of water temperature.

	San Clemente	Cañada del Sauce	Río Cuarto	Alejandro	La Carlota
FBA1	231 ± 40.3 (185-299)	244.9 ± 107.9 (164.8-556.3)	258.6 ± 52.8 (175.1-432.7)	281.5 ± 56.6 (226.6-510.3)	291.3 ± 65.04 (226.6-535.7)
FAA1	716.5 ± 28.7 (649-758)	771.7 ± 179 (597.5-1257)	736.8 ± 125.7 (257.5-877)	752.3 ± 124.3 (214.3-813.8)	754.3 ± 122.9 (288.4-824.1)
FBA2	531.3 ± 52.9 (473.8-608)	572.7 ± 128.8 (432.7-906.5)	568.8 ± 69.2 (453.3-710.8)	821.7 ± 156.9 (607.8-1092)	636.4 ± 69.1 (535.7-844.7)
FAA2	1249 ± 39 (1180-1350)	1257 ± 243.2 (793.2-1793)	1291.5 ± 210.3 (494.5-1472)	1712.2 ± 319.6 (1123-2128)	1348.3 ± 216.8 (597.5-1545)
FBA3	853.8 ± 66.6 (752-1051)	863.3 ± 137.1 (700.5-1236)	840.6 ± 105.2 (669.6-1235)	1188.6 ± 138.4 (1010-1428)	978.7 ± 94.6 (885.9-1216)
FAA3	1851.6 ± 129.7 (1695-2365)	1753.2 ± 346.1 (1113-2328)	1886.9 ± 310.3 (731.4-2287)	2093.7 ± 675.5 (254-2779)	1940.2 ± 286.1 (906.5-2143)
FBA4	1045.4 ± 312.8 (101-1308)	1149.3 ± 143.2 (1010-1504)	1129 ± 98.4 (947.7-1279)	1486.7 ± 155.6 (1272-1793)	1344.4 ± 118.8 (1195-1607)
FAA4	2384.6 ± 142.7 (2153-2901)	2267.9 ± 420.7 (1380-2884)	2316.7 ± 621.8 (256-2802)	2833.9 ± 434.2 (1664-3231)	2505.5 ± 391.2 (1236-2967)
FBA5	1396.7 ± 307 (137-1700)	1441 ± 155 (1277-1854)	1408.3 ± 136.8 (1174-1607)	1809.7 ± 180.8 (1245-2132)	1667.6 ± 131.2 (1360-1875)
FAA5	2843.7 ± 192.3 (2483-3457)	2677.6 ± 585.4 (1700-3400)	2765.4 ± 901.2 (274-3422)	3038.6 ± 295.2 (1898-3303)	2970.9 ± 417.7 (1545-3915)
FD (Hz)	492 ± 61.1 (342-517)	369 ± 79.3 (255-470)	1067 ± 740.2 (411-2151)	481 ± 78.5 (430-603)	517 ± 0 (517-517)

valores de estas variables entre Cañada del Sauce y Río Cuarto (Tabla 3). Todas las variables del canto se diferenciaron significativamente entre las poblaciones estudiadas (Kruskall-Wallis: $p < 0.05$, $N = 123$).

Análisis de componentes principales

Para este análisis se utilizaron tres componentes principales que indicaron en cada población las variables acústicas dependientes de la temperatura. Dado que los registros de San Clemente y Alejandro se encuentran en un rango muy pequeño de temperaturas, los datos de estas poblaciones no fueron considerados en este análisis.

La única variable que resultó afectada por la temperatura en todas las poblaciones fue DS2. En cuanto al resto de las variables temporales, DS1 y N°PS1 resultaron afec-

tadas por la temperatura en los registros de las localidades de Río Cuarto y La Carlota, DTC y N°PTC para las localidades de Cañada del Sauce y La Carlota, y DPS1-10 y TPTC sólo para la localidad de Río Cuarto. Entre las variables de frecuencia, FD resultó afectada por la temperatura en las localidades de Cañada del Sauce y Río Cuarto y FBA5 para la localidad de La Carlota. La ligera influencia de la temperatura en todas estas variables a excepción de DS2 puede deberse al rango de temperatura de muestreo o a la cantidad de observaciones en cada población.

Análisis de correlación y regresión

La variable DS2 mostró una relación significativa con la temperatura ($p < 0.05$), salvo las correlaciones en la población de La Carlota. La variable DS2 indica, para todas

las poblaciones estudiadas, una correlación negativa con la temperatura (Cañada del Sauce: $r = -0.776991$; Río Cuarto: $r = -0.847364$; La Carlota: $r = -0.345333$), pero positiva en el análisis de regresión (Cañada del Sauce: $r^2 = 0.637547$; Río Cuarto: $r^2 = 0.847596$; La Carlota: $r^2 = 0.0466725$).

Análisis discriminante

Las variables independientes de la temperatura fueron sometidas a análisis discriminante para conocer la variación del canto entre las diferentes poblaciones. Existen dos criterios que pueden ser usados para estimar el grado de diferenciación entre las poblaciones: 1) el nivel de significación de las variables canónicas, y 2) la clasificación de los distintos grupos de datos. Las dos variables canónicas generadas por este análisis resultaron estadísticamente significativas ($p < 0.001$). La variable canónica 1 explica el 91.5% de la variación total y la 2 el 100% (véase porcentaje relativo, Tabla 4). También puede observarse que las variables que aportan mayor proporción a la variación de los cantos son DS1 y DTC para ambas variables canónicas (Tabla 4).

Los cantos de las poblaciones se diferencian significativamente (análisis discriminante: Wilk's Lambda = 0.026, $p < 0.001$). La Tabla 5 muestra los resultados de la clasificación de los cantos de las distintas poblaciones mediante el análisis discriminante. Los cantos en la localidad de Cañada del Sauce tuvieron 100% de coincidencia en la clasificación discriminante ya que el total de 18 cantos fueron correctamente clasificados. Para Río Cuarto el porcentaje de coincidencia fue de 95%, ya que 41 del total de 43 cantos fueron correctamente clasificados y dos cantos fueron adjudicados a la localidad de Cañada del Sauce. La localidad de La Carlota tuvo

100% de coincidencias en la clasificación, ya que los 18 cantos analizados fueron clasificados correctamente. El porcentaje de clasificación para las respectivas localidades fue alto, esto se refleja en el valor total de coincidencias que fue del 97%. Resultados semejantes se obtuvieron para la clasificación Jackknife, todas las localidades tuvieron valores de clasificación por encima del 93%, con un valor total de coincidencias del 95%.

En la Fig. 2 se muestran las variables canónicas 1 y 2, y puede observarse como las poblaciones pueden ser distinguidas unas de otras, y no como una nube de puntos superpuestos. En el eje canónico 1 los cantos de las poblaciones Cañada del Sauce y Río Cuarto tienen valores canónicos negativos, mientras que en La Carlota son positivos.

TABLA 4. Valores canónicos de las distintas variables utilizadas. El asterisco indica las variables de mayor aporte para la variación de los cantos entre las poblaciones.

TABLE 4. Canonical values of different variables used. The asterisk indicates the variables of major contribution for variation of call among the populations.

	CAN 1	CAN 2
DS1	6.263*	10.425*
DTC	-6.294*	-8.922*
DPS1_10	2.350	-3.065
N°PS1	-3.440	6.732
N°PTC	4.056	-6.726
TPTC	2.361	5.459
FBA1	1.137	1.191
FAA1	-0.494	-2.827
FBA2	-0.115	-0.490
FAA2	-0.489	-0.475
FBA3	-1.248	-0.314
FAA3	-0.364	2.739
FBA4	1.455	-0.390
FAA4	0.381	0.060
FBA5	0.227	0.143
FAA5	-0.222	0.089
FD	-2.278	0.616
Valor Propio	14.863	1.386
Porc. Rel. (%)	91.5	100

TABLE 5. Clasificación de los cantos de las poblaciones según el análisis discriminante. En paréntesis se indican los valores correspondientes a la clasificación Jackknife.

TABLE 5. Classification of calls from different populations according to discriminant analysis. The values corresponding to Jackknife classification are indicated in parentheses.

	% de coincidencias	Cañada del Sauce	Río Cuarto	La Carlota
Cañada del Sauce	100 (94)	18 (17)	0 (1)	0 (0)
Río Cuarto	95 (93)	2 (3)	41 (40)	0 (0)
La Carlota	100 (100)	0 (0)	0 (0)	18 (18)
Total	97 (95)			

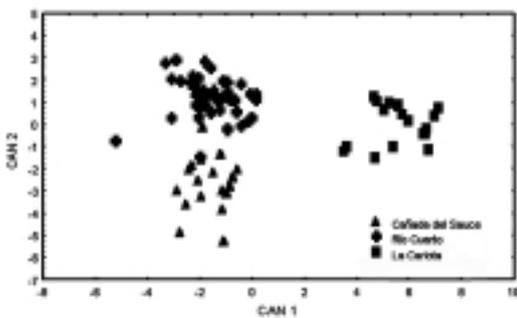


FIGURA 2. Gráfico discriminante mostrando las variables canónicas 1 y 2.

FIGURE 2. Discriminant plot showing canonical variables 1 and 2.

En el eje canónico 2 los cantos de las poblaciones de Río Cuarto y La Carlota tienen valores canónicos positivos, mientras que en Cañada del Sauce son negativos.

DISCUSIÓN

Muchos de los caracteres del canto de *P. biligonigerus* mostraron una variación clinal latitudinal (eje norte-sur), pero también puede observarse una variación altitudinal, diferenciándose las poblaciones según sean de montaña o llanura. Existen antecedentes de este tipo de variación, por ejemplo en *Hyla chrysoscelis* la duración y la tasa de pulsos mostraron una variación clinal (GERHARDT, 1994). Este mismo patrón de variación se observó en el número de pulsos y la duración

del canto de *Rana rugosa* (HASEGAWA *et al.*, 1999), en *Litoria verreauxii* (SMITH *et al.*, 2003) y en el canto de advertencia de *Physalaemus pustulosus* (RYAN, 1985; RYAN *et al.*, 1996) y de *Colostethus palmatus* (BERNAL *et al.*, 2005).

Según los resultados del análisis discriminante, las variables duración del Sector 1 (DS1) y duración total del canto (DTC) mostraron un mayor peso en la diferenciación del canto de las poblaciones en la variable canónica 1 y 2 (Tabla 4). Para corroborar la importancia de ambas variables en la diferenciación de los cantos de las poblaciones y descartar la posibilidad de que una variación intraindividual influya en esta diferenciación poblacional realizamos un gráfico con las medias de los coeficientes de variación intraindividual (CVI) de todas las variables. En la Fig. 3 puede observarse que DS1 posee un CVI alto, mientras que DTC uno de los más bajos. Por tanto, DS1 no puede ser considerada una variable que diferencie los cantos de las poblaciones ya que posee una gran variación individual, mientras que sólo DTC nos permitiría diferenciar los cantos con mayor claridad.

El alto porcentaje de coincidencias en la clasificación de los cantos de cada población según análisis discriminante refuerza nuestra hipótesis de una variación geográfica del canto. Según SCHNEIDER & SINSCH (1992), los porcentajes de clasificación errónea por

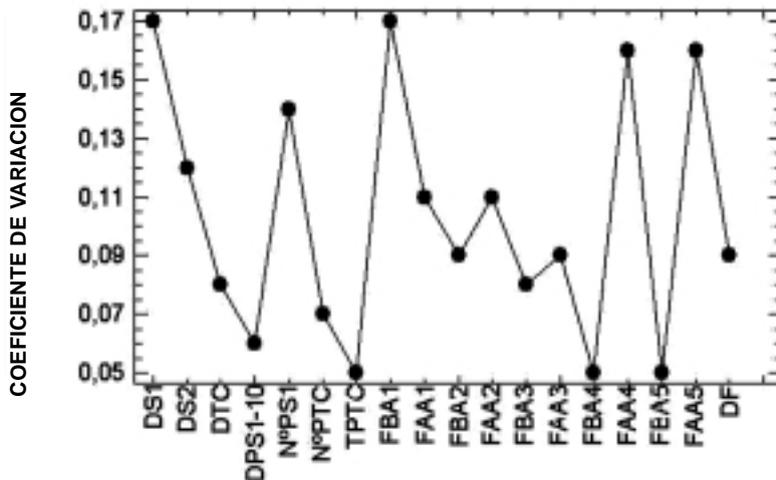


FIGURA 3. Valores medios de los coeficientes de variación intraindividual para cada variable acústica.

FIGURE 3. Mean values of the coefficients of intraindividual variation for each acoustic variable.

debajo del 20%, como los obtenidos en este trabajo, indicarían una baja variabilidad local, con cantos de estructura homogénea entre los individuos de una misma población y una alta variación en el canto entre localidades. No obstante estas conclusiones deben interpretarse con precaución dados los pequeños tamaños muestrales utilizados (2-4 machos/población, Tabla 1).

Aunque hay diferencias estadísticamente significativas entre los cantos de todas las poblaciones, los valores medios de las variables acústicas de las poblaciones de Río Cuarto y Cañada del Sauce fueron semejantes. Esto podría deberse a la cercanía de Río Cuarto con el piedemonte, área de transición entre la montaña y la llanura. Por otra parte, en el análisis discriminante la población de Río Cuarto fue agrupada con la población de Cañada del Sauce en la variable canónica 1, mientras que en la variable canónica 2 lo hizo con La Carlota. Esto nos llevaría a pensar que el canto de Río Cuarto es una señal con propiedades acústicas intermedias entre un canto de poblaciones de montaña y otro de llanura.

El canto de advertencia ha sido frecuentemente usado para resolver problemas taxonómicos (PLATZ, 1988; SCHNEIDER & SINSCH, 1992, 1999). Sin embargo, muchos autores (PLATZ, 1988; SCHNEIDER & SINSCH, 1992, 1999; RYAN *et al.*, 1996; HASEGAWA *et al.*, 1999) han visto la necesidad de complementar sus datos de variación geográfica en el canto con análisis moleculares de las diferentes poblaciones y han notado una fuerte relación entre la variación del canto y la variación aloenzimática y cromosomal. Restricciones comportamentales, moleculares o de tipo morfológico pueden afectar también a las propiedades acústicas (DUELLMAN & PYLES, 1983; PLATZ, 1988; COCROFT & RYAN, 1995; RYAN *et al.*, 1996; KIME *et al.*, 2000). Ya BLAIR (1959) y BARRIO (1965) consideraban la necesidad de contar con diferentes tipos de evidencias para esclarecer las relaciones evolutivas, incluyendo caracteres morfológicos, bioquímicos y del canto, como así también la medida de la compatibilidad genética. CANNATELLA *et al.* (1998) realizaron un análisis exhaustivo para esclarecer las relaciones filogenéticas de las especies del

grupo *pustulosus* y concluyeron que las relaciones filogenéticas que pueden inferirse por el análisis de los caracteres del canto por sí solos pueden confundir las relaciones filogenéticas.

El canto en las poblaciones de *P. biligonigerus* estudiadas en el presente trabajo muestra diferencias interpopulacionales significativas. En futuros estudios, las evidencias relativas al canto de los machos deberían ser complementadas con el análisis de otros caracteres de las poblaciones, tales como datos morfológicos y moleculares.

Agradecimientos

A la Secretaría de Ciencia y Técnica (UNRC) y a la Agencia Córdoba Ciencia, SE (Gov. de Córdoba, Argentina) por subsidiar este trabajo.

REFERENCIAS

- BARRIO, A. (1965): El género *Physalaemus* (Anura: *Leptodactylidae*) en la Argentina. *Physis*, XXV: 421-448.
- BERNAL, X.E., GUARNIZO, C. & LÜDDECKE, H. (2005): Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura: Dendrobatidae) from the Colombian Andes. *Herpetologica*, 61: 395-408.
- BLAIR, W.F. (1959): Call structure and species groups in U.S. treefrogs (*Hyla*). *The Southwestern Naturalist*, 3: 77-89.
- BLAIR, W.F. (1964): Acoustic behaviour of Amphibia. Pp. 694-708, in: Busnel, R.G. (ed.), *Acoustic Behaviour of Animals*. Elsevier Publication Co., Amsterdam.
- CANNATELLA, D.C., HILLIS, D.M., CHIPPINDALE, P.T., WEIGT, L., RAND, A.S. & RYAN, M.J. (1998): Phylogeny of frogs of the *Physalaemus pustulosus* species group, with an examination of data incongruence. *Systematic Biology*, 47: 311-335.
- CASTELLANO, S., GIACOMA, C. & RYAN, M. (2003): Call degradation in diploid and tetraploid green toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78: 11-26.
- CEI, J.M. (1980): Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie), Monografia*, 2: 1-609.
- COCROFT, R.B. & RYAN, M.J. (1995): Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49: 283-303.
- DI TADA, I.E., ZAVATTIERI, M.V., BRIDAROLLI, M.E., SALAS, N.E. & MARTINO, A.L. (1996): Anfíbios anuros de la provincia de Córdoba. Pp. 191-215, in: di Tada, I.E. & Bucher, E.H. (eds.), *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba. Fauna. Volumen I*. Departamento de Imprenta y Publicación, Universidad Nacional de Río Cuarto.
- DUELLMAN, W.E. & PYLES, R.A. (1983): Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 3: 639-649.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. (1994): *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, London.
- GALLARDO, J.M. (1987): *Anfíbios Argentinos. Guía para su Identificación*. Biblioteca Mosaico, Librería Agropecuaria, Buenos Aires.
- GERHARDT, H.C. (1975): Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalizations of some North American frogs and toads. *Journal of Comparative Physiology*, 102: 1-12.
- GERHARDT, H.C. (1991): Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42: 615-635.
- GERHARDT, H.C. (1994): Reproductive character displacement of female mate choice in the grey treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Animal Behaviour*, 47: 959-969.

- HASEGAWA, Y., UEDA, H. & SUMIDA, M. (1999): Clinal geographic variation in the advertisement call of the wrinkled frog, *Rana rugosa*. *Herpetologica*, 55: 318-324.
- HEYER, W.R. & REID, Y.R. (2003): Does advertisement call variation coincide with genetic variation in the genetically diverse frog taxon currently known as *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Leptodactylidae)? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 75: 39-54.
- KIME, N.M., TURNER, W.R. & RYAN, M.J. (2000): The transmission of advertisement calls in Central American frogs. *Behavioral Ecology*, 11: 71-83.
- LITTLEJOHN, M.J. (1965): Vocal communication in frogs. *Australian Natural History*, 15: 52-55.
- MÁRQUEZ, R., MOREIRA, C., DO AMARAL, J.P.S., PARGANA, J.M. & CRESPO, E.G. (2004): Sound pressure level of advertisement calls of *Hyla meridionalis* and *Hyla arborea*. *Amphibia-Reptilia*, 26: 391-395.
- PLATZ, J.E. (1988): Geographic variation in mating call among the four subspecies of the chorus frog: *Pseudacris triseriata*. *Copeia*, 4: 1062-1066.
- RYAN, M.J. (1985): *The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication*. University of Chicago Press, Chicago.
- RYAN, M.J. & WILCZYNSKI, W. (1991): Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 44: 249-271.
- RYAN, M.J., COCROFT, R.B. & WILCZYNSKI, W. (1990): The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution*, 44: 1869-1872.
- RYAN, M.J., RAND, A.S. & WEIGT, L.A. (1996): Allozyme and advertisement call variation in the túngara frog, *Physalaemus biligonigerus*. *Evolution*, 50: 2435-2453.
- SCHNEIDER, H. & SINSCH, U. (1992): Mating call variation in lake frogs referred to as *Rana ridibunda* Pallas, 1771. *Zeitschrift fuer zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 30: 297-315.
- SCHNEIDER, H. & SINSCH, U. (1999): Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: bioacoustic variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina*. *Journal of Zoology Systematic and Evolution Research*, 37: 57-65.
- SINSCH, U. & SCHNEIDER, H. (1996): Bioacoustic assessment of the taxonomic status of pool frog populations (*Rana lessone*) with reference to a topotypical population. *Journal of Zoology Systematic and Evolution Research*, 34: 63-73.
- SMITH, M. J., OSBORNE, W. & HUNTER, D. (2003): Geographic variation in the advertisement call structure of *Litoria verreauxii* (Anura: Hylidae). *Copeia*, 4: 750-758.
- STRANECK, R., OLMEDO, E.V. & CARRIZO, G.R. (1993): *Catálogo de Voces de Anfibios Argentinos. Parte I*. Ediciones L.O.L.A., Buenos Aires.
- WELLS, K.D. (1977): The courtship of frogs. Pp. 233-262, in: Taylor, D.H. & Guttman, S.I. (eds.), *The Reproductive Biology of Amphibians*. Plenum Press, New York.
- WILCZYNSKI, W. & RYAN, M.J. (1999): Geographic variation in animal communication systems. Pp. 234-261, in: Foster, S.A. & Endler, J.A. (eds.), *Geographic Variation in Behaviour*. Oxford University Press, Oxford.

ms # 227

Recibido: 24/08/06

Aceptado: 05/02/07