

CARTILLA DE PRÁCTICO

CURSO BIOLOGÍA ANIMAL

**LICENCIATURA EN GESTIÓN
AMBIENTAL/CICLOS INICIALES OPTATIVOS.**

2018



**CENTRO UNIVERSITARIO DE LA REGIÓN ESTE
– UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, URUGUAY**

**Práctico N° 10 – Filo CHORDATA
Subfilo VERTEBRATA
Clase AMPHIBIA**

DOCENTE: Lucia Ziegler



INTRODUCCIÓN

Los anfibios (del griego *amphi* ambos y *bio* vida) son un grupo de vertebrados anamniotas (sin amnios, como los peces), primariamente cuadrúpedos, ectotérmicos, con la piel glandular y dependientes del agua para la reproducción. Se originaron de un grupo de peces óseos de aletas carnosas (sarcopterigios) hace más de 350 millones de años en el Devónico (Figura 1). Su adaptación a la vida en el medio terrestre fue un aspecto fundamental para su éxito evolutivo y del resto de los vertebrados. Los anfibios, junto con los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) constituyen el grupo monofilético de los Tetrápodos y representan dos ramas actuales de su filogenia. Los primeros tetrápodos, como los anfibios, debieron desarrollar miembros locomotores y perfeccionar la respiración pulmonar para poder conquistar el medio terrestre y adaptarse a las diferencias de oxígeno, densidad del aire, regulación de temperatura y diversidad de hábitat en relación al medio acuático. El término "anfibio" significa "doble vida" y hace referencia a una de las cualidades más características del grupo, pues la mayoría de las especies posee larvas acuáticas (respiración por branquias, carencia de miembros locomotores) mientras que los adultos son, en general, terrestres (respiran por pulmones y tienen patas).

En la actualidad una distribución cosmopolita al encontrarse ejemplares en prácticamente todo el mundo, estando ausentes solo en las regiones árticas y antárticas, en los desiertos más áridos y en la mayoría de las islas oceánicas. Se estima que hoy en día viven más de 6000 especies de anfibios.

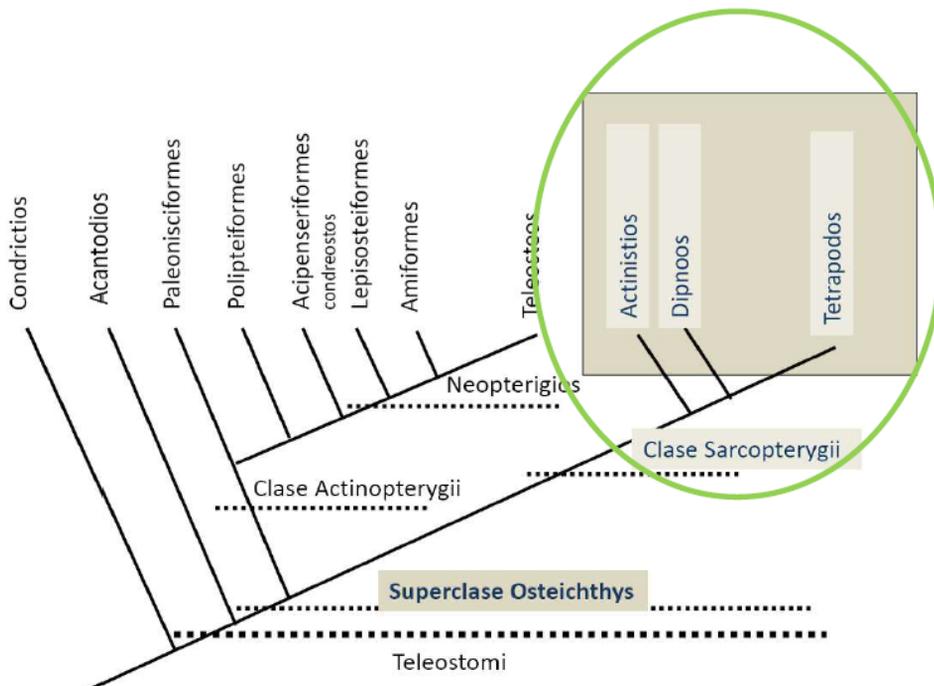


Figura 1. Cladograma aproximado de los Tetrápodos.

La conquista del medio terrestre: adaptaciones

El avance desde el agua a la tierra supone la invasión de un medio físicamente muy peligroso para la supervivencia. Esta transición requirió la modificación de casi todos los sistemas corporales de los vertebrados. En primer lugar, el desarrollo de una locomoción terrestre, favoreció la aparición de miembros locomotores y cinturas (pectoral y pélvica), que permitieron la articulación de éstos con el tronco. Se observan también modificaciones en el esqueleto pectoral, donde se pierden elementos óseos y surgen nuevas osificaciones. A nivel del esqueleto axial aparecieron las costillas, entre cuyas funciones se encuentra la de brindar sostén a la musculatura que soporta a los órganos. A nivel del cráneo también se observan modificaciones importantes, como la aparición de la escotadura ótica, la reducción del número de elementos óseos en el techo de la región olfativa (nasales) y la compactación de la parte posterior del cráneo. Por otro lado, debieron mejorar su pulmón primitivo (evaginación de la faringe) para incrementar la eficacia de esa cavidad neumática, aumentando la vascularización con redes capilares y sirviéndola de sangre arterial procedente del último (sexto) par de arcos aórticos. La sangre oxigenada volvía al corazón por una vena pulmonar, originándose el circuito doble, característico de los tetrápodos.

Durante mucho tiempo se pensó que los vertebrados terrestres desarrollaron sus extremidades debido a que se vieron forzados a moverse entre charcas en los períodos de sequía del Devónico. Las aletas lobuladas de los sarcopterigios podían adaptarse como remos que propulsaban el cuerpo en tierra, mientras buscaban nuevas charcas. De acuerdo con esta hipótesis la colonización de la tierra y el desarrollo gradual de extremidades pares se originaron como una adaptación para buscar nuevas fuentes de agua. Sin embargo, en base al análisis de las estructuras de las extremidades de los registro fósiles, se cree que los tetrápodos desarrollaron sus patas bajo el agua (posiblemente para remar o pisar en suelos blandos) y por otras razones, comenzaron a dirigirse a la tierra. En particular, se pueden reconocer algunas homologías con los huesos de la muñeca (húmero, radio y ulna) de *Eusthenopteron* (pez sarcopterigio) y los primeros tetrápodos (Figura 2 A y B). Este organismo no podía andar, era aún un pez. *Acanthostega*, uno de los primeros anfibios tenía patas de tetrápodos bien formadas, con dedos, pero eran débiles para levantar el cuerpo del animal en la tierra. Sin embargo, *Ichthyostega* presentaba una cintura pectoral completa, huesos robustos y músculos bien desarrollados para la vida terrestre, pudiendo impulsarse hacia la tierra, pero tal vez no andar muy bien (Figura 2A).

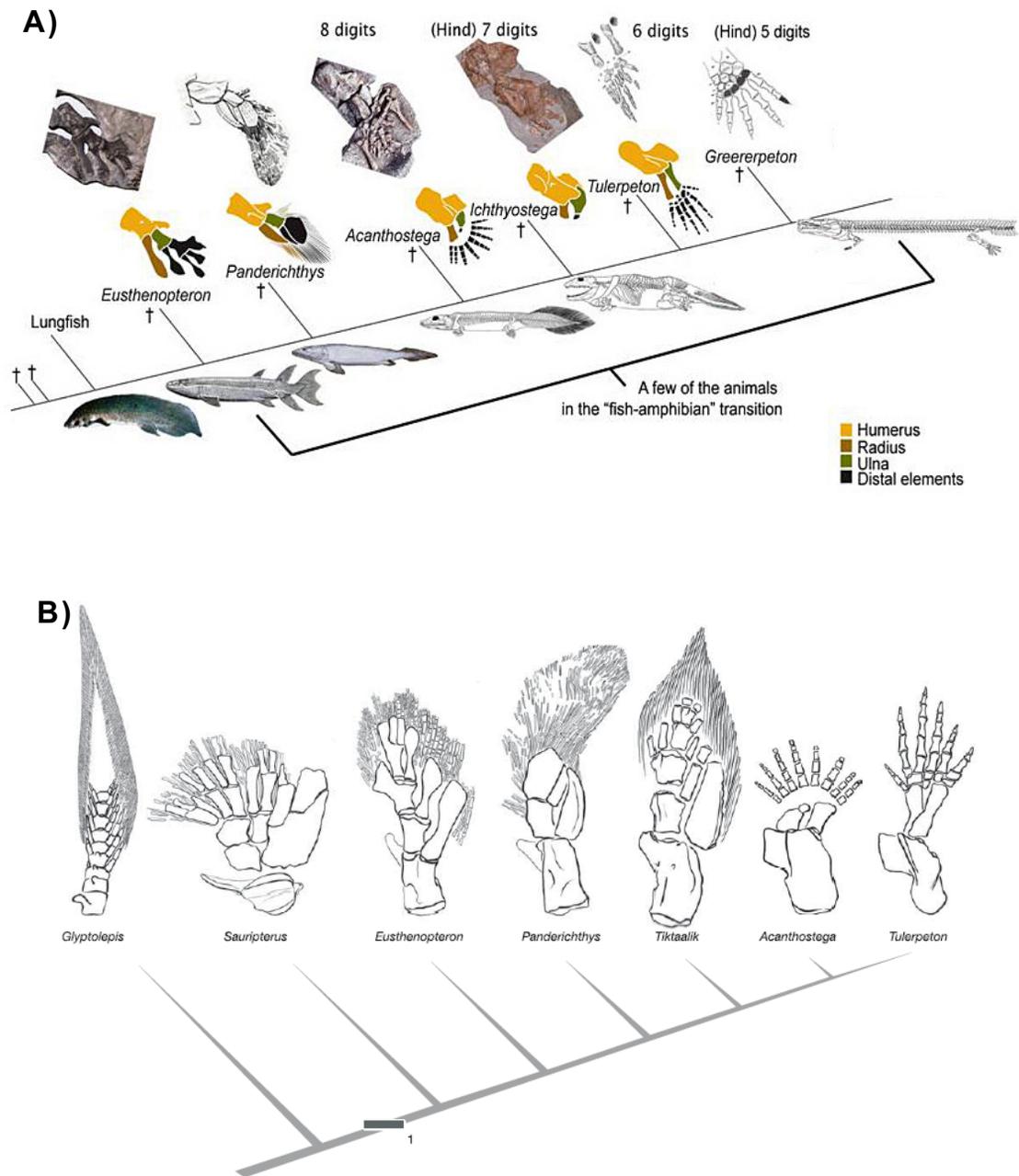


Figura 2. Evolución de las extremidades desde los peces sarcopterigios (*Glyptolepis*, celacanto) hacia los primeros tetrápodos, antecesores de los anfibios (A). Detalle de las extremidades (B). Tomado de Shubin *et al.* (2006). *Eusthenopteron*: un pez de aletas lobuladas y musculosas compuestas por huesos homólogos a los de la muñeca de tetrápodos y cintura pectoral sujeta al cráneo. *Acanthostega*, uno de los primeros tetrápodos presenta 8 dedos completamente formados y fue exclusivamente acuático. *Ichthyostega* con extremidades de tetrápodo completamente formadas y capacidad de desplazarse en tierra (7 dedos pata trasera). *Greererpeton* (tetrápodo del carbonífero) ya tenía 5 dedos en todas las extremidades.

Recientes descubrimientos de fósiles y datos moleculares (genes Hox conjunto de genes implicados en la morfogénesis y diferenciación celular durante el desarrollo embrionario) han descubierto el intermediario entre los peces sarcopterigios y los primeros anfibios, el *Tiktaalik* (Shubin et al 2006) (Figura 2B), un tetrápodos de aguas someras que mantiene características de peces (mandíbula primitiva, estructura ósea para branquias, escamas), pero también tenía un cuello móvil y costillas similares a los primeros anfibios que le permitían salir y mantenerse en tierra o aguas someras.

Radiación de los anfibios

Los primeros anfibios eran animales de cuerpo pesado que pertenecían al grupo de los Laberintodontos (caracterizados por tener un cuerpo alargado con un cráneo largo y grande en comparación con el tamaño corporal y dorsalmente achatado y con una estructura interna de sus dientes, similar a un laberinto). La radiación de los anfibios ocurrió durante el período Carbonífero, momento en el cual convivían los Laberintodontos con los Lepospóndilos (tetrápodos de menor tamaño). Estos dos grupos no tienen representantes actuales y todos los anfibios actuales (y algunos extintos), pertenecen al grupo de los Lisanfibios, caracterizados por su piel delgada y lisa.

Las primeras salamandras desarrollaron débiles miembros y la cola se adaptó como órgano nadador. Los anuros desarrollaron patas traseras especializadas, con membranas interdigitales, adaptadas a la natación. Todos los anfibios utilizaron su piel porosa como órgano respiratorio primario o accesorio.

CARACTERÍSTICAS DIAGNÓSTICAS

- Gnatostomados.
- Estructura esquelética resistente para soportar el peso del cuerpo en tierra y extremidades de tipo tetrápodos (algunos sin patas), con cintura pectoral y pélvica para desplazarse en tierra. Cráneo osificado en la etapa adulta.
- Formas del cuerpo diversas con tronco alargado con cabeza, cuello y cola bien desarrollados; cuerpo compacto, deprimido con cabeza y tronco fusionados, sin un cuello diferenciado.
- Plan general de los miembros posteriores pentadáctilo, a veces cuatro en los miembros anteriores.

- Tegumento con modificaciones para la respiración cutánea y glándulas granulares.
- Piel desnuda, lisa y húmeda, en general cubierta de glándulas mucosas (venenosas y con cromatóforos) que dan al animal un aspecto lustroso. Algunas especies poseen osteodermos. Piel abundantemente irrigada por vasos sanguíneos.
- Boca amplia con pequeños dientes en la mandíbula superior o ambas.
- Sistema respiratorio con pulmones y narinas internas pares (coanas).
- Circulación doble, con circuito pulmonar y sistémico independiente (arteria y venas pulmonares, corazón del adulto con tres cavidades y el de la larva con dos).
- Oído con membrana timpánica y un estribo para transmitir vibraciones al oído interno. Presencia de párpados y glándulas lagrimales. Epitelio olfativo extenso.
- Diez pares de nervios craneales.
- Sexos separados, en general la fecundación es interna en salamandras y cecilias y externa en ranas y sapos. Presentan metamorfosis, huevos con cantidad moderadas de vitelo (mesolecíticos) y cubiertas membranosas gelatinosas.

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

Los anfibios vivientes se agrupan en tres órdenes:

Urodelos (salamandras, axolotes, tritones)

Su nombre del griego *uro* -cola y *delos* -evidente (“anfibios con cola”) Las salamandras se distribuyen en regiones templadas y tropicales del mundo. Son pequeñas (menos de 15cm de longitud), aunque algunas formas acuáticas son mayores y la salamandra gigante de Japón puede alcanzar 1,5m de longitud. Extremidades dispuestas en ángulo recto con respecto al cuerpo, siendo las anteriores y posteriores de similar tamaño. En algunas formas excavadoras o acuáticas son rudimentarias o no existen. Mayoría adultos terrestres, algunos acuáticos. Respiración pulmonar, branquial en larvas y cutánea (variedad de combinaciones y cambios en función de la metamorfosis). Son carnívoras y se alimentan de lombrices de tierra, artrópodos y moluscos pequeños. Fecundación interna. Formación de espermátforo. Larva acuática con branquias externas y cola con forma de aleta. Terrestres con desarrollo directo. Las especies perennibranquiadas maduran sexualmente y mantienen sus branquias, hábitos acuáticos y otros caracteres larvarios (fenómeno de pedomorfosis¹). Los axolotes pueden permanecer siempre con branquias o si su charca se seca, pasar por metamorfosis a una forma terrestre que pierde las branquias y desarrolla pulmones.

¹ Tendencia filogenética persistente que se observa en la evaluación de un organismo, en la cual retiene en estados adulto los caracteres que aparecían solamente en las etapas juveniles de sus antecesores.

Ápodos o Gimnofionas (cecilias, animales fosoriales carentes de miembros locomotores)

Su nombre del griego *gymnos* -desnudo y *opineos* -serpiente. Animales de aspecto vermiforme que viven enterradas. Habitan en selvas tropicales de América del Sur, África y sudeste asiático. Cuerpo largo y delgado, algunas con pequeñas escamas en la piel, muchas vértebras, largas costillas, carecen de extremidades y el ano es terminal. Muchas especies son totalmente ciegas cuando adultas. Tentáculos sensoriales en hocico. Se alimentan de lombrices y pequeños invertebrados. Fecundación interna. Macho con órgano copulador extensible. Los huevos se depositan en tierra húmeda. Larvas acuáticas o se desarrollan totalmente dentro del huevo. Existe viviparidad en algunas especies.

Anuros (ranas y sapos)

Su nombre del griego *an* -sin y *oura* -cola. Grupo antiguo (150 MA) que ocupan gran variedad de hábitats (regiones templadas y tropicales del mundo). La reproducción acuática y piel permeable al agua los hace dependientes de ese medio. Los adultos sin cola (salvo una excepción). Locomoción a saltos. De los huevos salen renacuajos sin patas y con larga cola, aletas, branquias externas e internas y son fitófagos. Sin pedomorfosis. Los verdaderos sapos (familia Bufonidae) tienen patas cortas, cuerpos rechonchos y piel gruesa recubierta por verrugas. Las ranas varían en su tamaño (1-30cm).

FORMA Y FUNCION

Tegumento

Estructuralmente la piel de los anfibios presenta una capa dérmica y una epidermis. La primera es pluriestratificada y contiene glándulas y la segunda posee tres capas: una monocapa germinativa, un delgado epitelio de transición y una capa córnea (Figura 3). Los anfibios mudan la piel periódicamente y las mudas suelen ser ingeridas por el propio individuo.

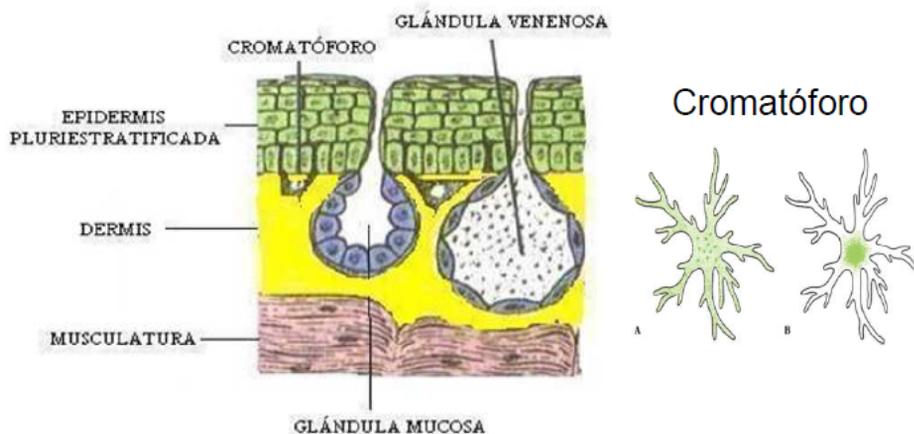


Figura 3. Estructura de la piel de una rana y detalle de los cromatóforos.

Las glándulas pueden dividirse en tres tipos según su función: alveolares, tubulares y Unicelulares. Las glándulas alveolares se localizan en casi todo el cuerpo y se dividen en mucosas (humedecen la piel, ayudan a la excreción, enfrían por evaporación) y venenosas (producen secreciones tóxicas que actúan, en general, sobre el sistema nervioso de potenciales depredadores). Las glándulas tubulares se encuentran en el hocico y realizan la limpieza de las fosas nasales. Las glándulas unicelulares están presentes en los renacuajos y secretan una sustancia que digiere la cubierta gelatinosa del huevo durante la eclosión. La piel de los anfibios posee cromatóforos que dan los diferentes colores.

La piel cumple la función de protección e interviene en el intercambio gaseoso (respiración) complementando o sustituyendo la función de los pulmones. Para realizar esta función de un modo más eficaz, las glándulas mucosas lubrican la piel, para mantenerla húmeda y favorecer el intercambio. La piel posee, además, glándulas secretoras de sustancias usadas para defensa (alcaloides, péptidos, aminas, esteroides) que presentan aspecto de "verrugas" en los sapos (e.g. bufónidos). En la mayoría de los Anuros, los machos poseen callos nupciales, que consisten en cornificaciones de las manos, cuya función es asegurar a la hembra durante el amplexo o abrazo nupcial.

Sistema esquelético

El endoesqueleto bien desarrollado compuesto de hueso y cartílago proporciona el punto de apoyo para los músculos del movimiento y protección para vísceras y sistema nervioso. El movimiento en tierra y necesidad de soportar el peso del cuerpo generó nuevas modificaciones. La columna vertebral adquiere una función de soporte del que pende el abdomen y al cual se fijan las patas. Los anuros se especializaron en acortar su cuerpo. Las ranas típicas presentan 9 vértebras troncales y un urostilo (fusión de vértebras caudales, cóccix). Las cecilias tienen hasta 285 vértebras. El esqueleto apendicular está compuesto de las cinturas escapular y pélvica junto con las extremidades (Figura 4). Las extremidades son similares con tres articulaciones principales en cada una de ellas. El pie con cinco dedos y la mano (en ranas) con cuatro. Los Ápodos carecen de extremidades y de cinturas y su locomoción es por ondulaciones horizontales del cuerpo.

El cráneo de las cecilias y salamandras es una estructura compacta, similar al cráneo primitivo de los primeros anfibios que colonizaron el medio terrestre. Sin embargo en los Anuros, el cráneo es más ligero, de perfil más deprimido, con menos huecos y menos osificación.

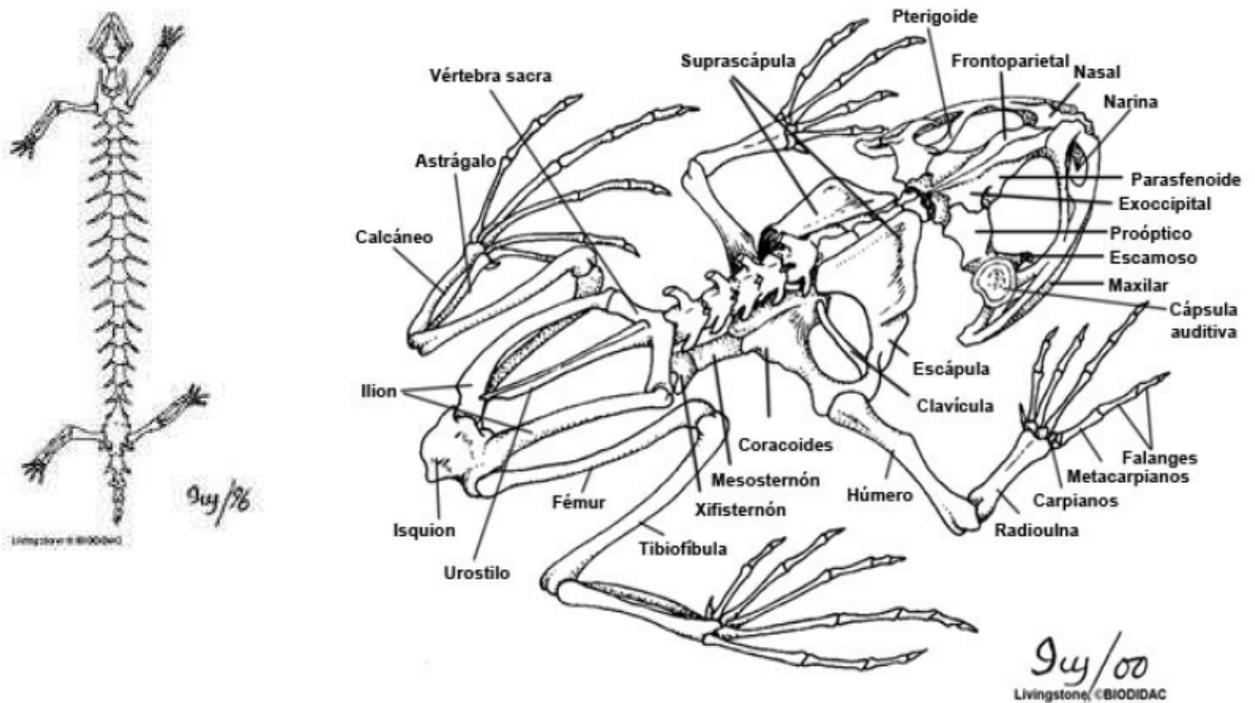


Figura 4. Esqueleto de anfibios urodelos y anuros.

Respiración

Los anfibios presentan cuatro superficies respiratorias para el intercambio gaseoso: piel (respiración cutánea), boca (respiración bucal), branquias y los pulmones.

En los renacuajos la respiración es principalmente branquial (tres pares de branquias), similar a la de los peces. Los Anuros, en las etapas tempranas del desarrollo presentan branquias externas e internas. En los Urodelos y Gimnofionas, las branquias son siempre externas. Los axolotes poseen branquias toda la vida.

En todos los anfibios la piel es muy irrigada y realiza intercambio gaseoso (siempre que se esté húmeda). La piel recibe la sangre por la arteria pulmocutánea y vuelve por las venas cutáneas, que desembocan en las venas cardinales. Las larvas realizan el intercambio gaseoso, mayoritariamente por la piel de la aleta. Algunas especies realizan intercambio gaseoso a través de los epitelios de la boca y faringe. El aire entra por los orificios nasales cuando desciende el piso de la boca, pero no pasa a los pulmones.

En la mayoría de las especies de anfibios, cuando aún no completan su metamorfosis, las branquias se reabsorben y la función respiratoria es realizada principalmente por los pulmones. Estos son órganos bastante simplificados, ya que en algunas especies son sólo sacos sin pliegues pero con epitelio respiratorio. Los pulmones más complejos son los de los Anuros, que poseen pliegues, láminas y cámaras. Existen especies de Urodelos que carecen de pulmones y otras en las cuales éstos sólo tienen función hidrostática. Los Gimnofionas carecen de pulmón izquierdo.

El mecanismo de ventilación involucra a los orificios nasales (que se abren y cierran), la laringe (que actúa de igual modo) y el piso de la boca (que sube y baja). Las vocalizaciones (típicas de los anuros) se realizan haciendo pasar aire desde los pulmones a la cavidad bucal (con la boca y los orificios nasales cerrados), a través de las cuerdas vocales de la laringe, y desde allí al saco vocal. Luego el aire es devuelto por el saco volviendo a pasar a los pulmones para ser utilizado nuevamente. El saco vocal no sólo actúa como reservorio de aire sino también como caja de resonancia para amplificar.

Circulación

En las larvas, con respiración branquial, la circulación es similar a la de los peces. El corazón posee dos cavidades y por él sólo circula sangre venosa. Al corazón ingresa un seno venoso que trae sangre sin oxigenar de todo el cuerpo. En los anfibios adultos la circulación es doble, o sea que existe un circuito venoso (lleva la sangre a los órganos respiratorios para tomar oxígeno) y otro arterial (lleva sangre oxigenada al resto de los órganos). El corazón posee sólo tres cavidades: dos aurículas y un ventrículo (Figura. 5) La sangre es bombeada al ventrículo de forma coordinada para evitar su mezcla a través de una válvula espiral. La sangre sale del pulmón por las venas pulmonares y llega a la aurícula izquierda del corazón; la sangre que viene del resto de los órganos y tejidos llega al corazón por las dos venas cavas (superior e inferior) a la aurícula derecha. La sangre sale del corazón por la aorta ventral y pasa a las arterias pulmocutáneas que llevan la sangre a los pulmones y piel para realizar el intercambio gaseoso (Figura 5).

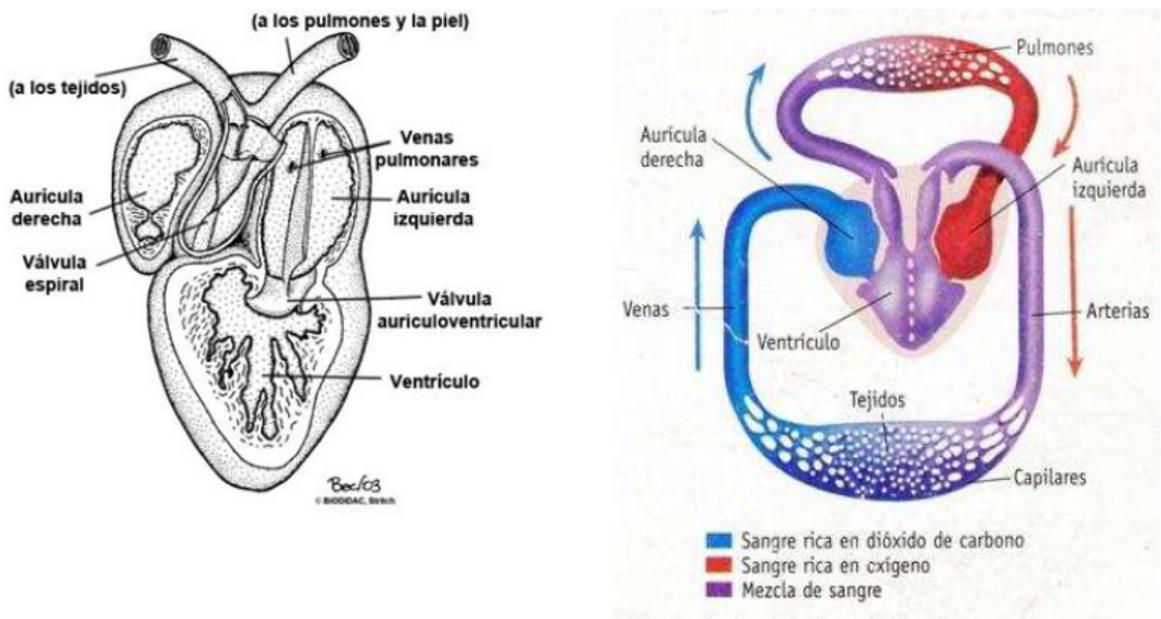


Figura 5. Morfología del corazón y circulación en anfibios

Sistema nervioso y órganos de los sentidos

El sistema nervioso de los anfibios está diferenciado en tres partes: sistema nervioso central (encéfalo y médula), sistema nervioso periférico (nervios de extremidades y plexos nerviosos entre extremidades y médula espinal) y órganos de los sentidos (línea lateral en larvas y adultos acuáticos; ojos desarrollados con párpados, retina, cristalino y pupila, recubierto de piel en ápodos; oído interno con tímpano, Columela y papila anphibiorum que potencia recepción de vibraciones; papilas gustativas en epitelio bucal, lengua; órgano de Jacobson en coanas, quimiorreceptor; glándulas endócrinas).

Sistema urogenital

Similar al de vertebrados superiores, si bien es de tipo mesonefros (anterior al metanefro). La unidad básica es la nefrona que consta de un glomérulo de vasos sanguíneos y un tubo contorneado por donde circula la sangre que es limpiada y donde ocurre la reabsorción de sales minerales y agua. Los túbulos contorneados se unen en tubos mayores hasta formar los uréteres. El aparato urinario finaliza en la cloaca (cámara común a los aparatos digestivo, urinario y reproductor), a expensas de la cual en la mayoría de las especies se forma la vejiga urinaria. Este órgano es muy importante en algunas especies de anfibios, pues es el lugar donde se produce gran parte de la reabsorción del agua. Por otro lado, a través de la piel se pierde agua y dióxido de carbono.

Reproducción

En la primavera los machos croan para llamar a las hembras. Cuando maduran sus huevos, las hembras entran en el agua y son agarradas por los machos en un abrazo nupcial (amplexo). La hembra va poniendo los huevos y el macho descarga el fluido seminal con espermatozoides y fecunda los huevos. Los huevos de los anfibios se encuentran recubiertos por una membrana secretada por el ovario y por sucesivas cápsulas gelatinosas, cuya función es proteger el huevo contra la acción mecánica y permite la cohesión de las puestas. Las membranas son permeables para facilitar el intercambio con el medio, motivo por el cual los huevos pueden deshidratarse al quedar expuestos fuera del agua. La principal fuente de alimento del embrión en las etapas tempranas del desarrollo lo constituye el vitelo. Durante el desarrollo de los huevos se cumple un proceso de transformación denominado metamorfosis. Este proceso comienza dentro del huevo, y continúa luego de la eclosión para dar una larva nadadora ápoda (renacuajo), la que luego desarrolla los miembros posteriores y finalmente los anteriores. La metamorfosis culmina con la reabsorción de la cola, originándose un juvenil de aspecto similar al adulto aunque de menor tamaño (Figura 6).

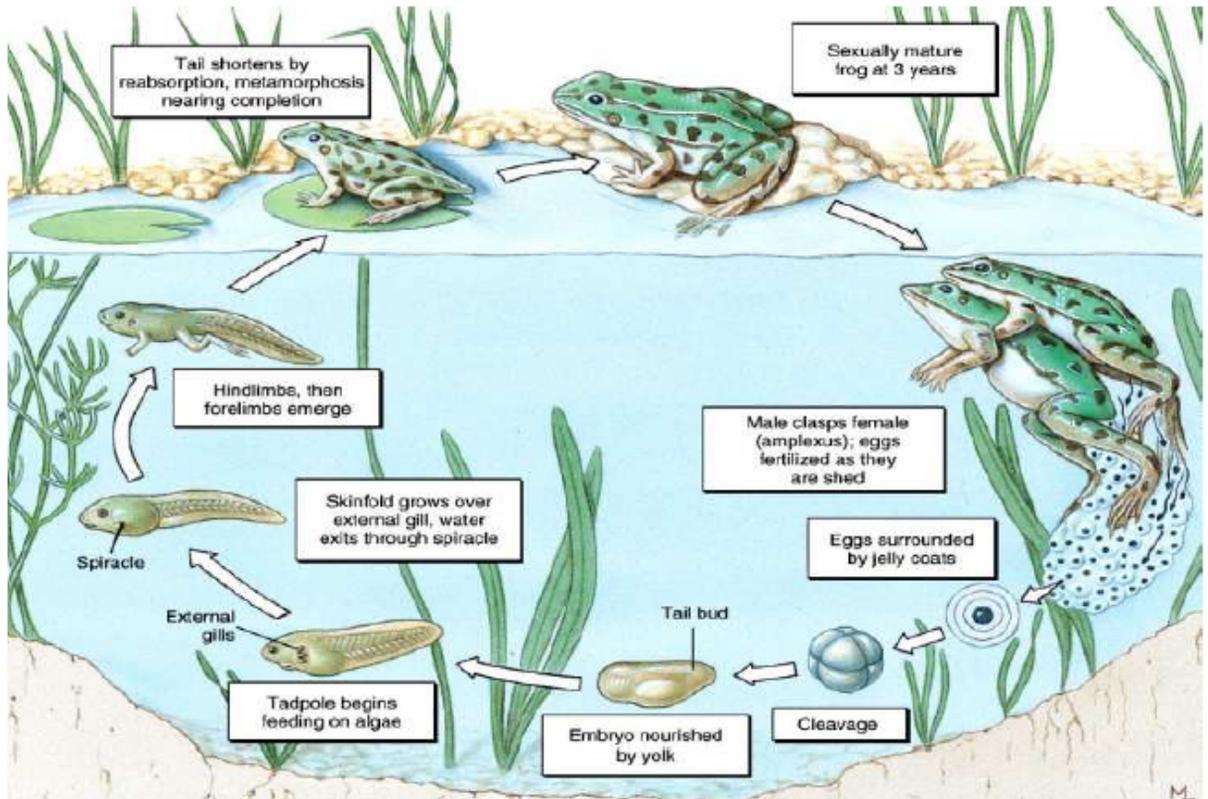


Figura 6. Ciclo vital de un anuro.

En los Gimnofionas y Urodelos la estrategia general es la fecundación interna. Los machos de los Gimnofionas poseen un faldeo, que es una eversión de la cloaca que introducen dentro de la cloaca de la hembra. En algunas especies la hembra deposita los huevos (ovíparas) mientras que en otras las crías pueden desarrollarse en el “útero” materno (que es el oviducto modificado o conducto de Müller), nutriéndose a expensas de secreciones del mismo. En los Urodelos la fecundación interna se produce a través de un espermátforo que el macho introduce en la cloaca de la hembra luego de complejos despliegues nupciales.

ECOLOGÍA

Los anfibios son, en general, nocturnos, aunque en las regiones húmedas pueden existir especies activas durante el día. Algunas especies son reproductivamente activas luego de grandes lluvias, mientras que otras lo son todo el año.

En general la carnivoría es característica de los adultos y la herbivoría de las larvas. Se alimentan de artrópodos, moluscos y anélidos, aunque algunos Anuros pueden ingerir pequeños vertebrados.

Los anfibios cumplen un rol fundamental en el transporte de nutrientes del medio acuático al terrestre, debido su “doble vida”. En la etapa larvaria incorporan compuestos que obtienen de las plantas acuáticas, los cuales llegan al medio terrestre en la etapa adulta.

Los anfibios presentan una variada gama de mecanismos “pasivos” para evitar la depredación: comportamientos de escape, coloraciones crípticas, coloraciones disruptivas, coloraciones aposemáticas, tanatosis, etc. Además de estos mecanismos algunas especies se defienden en forma “activa”: muchos anfibios son capaces de morder, otros cambian la apariencia y el tamaño, algunas especies emiten vocalizaciones intimidatorias, y otras secretan sustancias de olor desagradable. Entre los comportamientos más llamativos se encuentran los despliegues de cortejo.

Los Urodelos realizan verdaderas danzas nupciales, en general inducidas por el macho, para que el espermatóforo se introduzca en el cuerpo de la hembra. Los Anuros además involucran movimientos y vocalizaciones en sus despliegues más conspicuos. La llamada nupcial realizada por el macho, no sólo tiene como objetivo atraer a la hembra, sino que también es un mecanismo de segregación interespecífica y de selección intraespecífica. Los Anuros no sólo tienen vocalizaciones nupciales, también presentan cantos de advertencia, cantos de agresión y cantos vinculados a la variación de condiciones ambientales (temperatura, humedad, presión atmosférica).

EL GRUPO EN URUGUAY

Los estudios sobre anfibios en Uruguay datan del siglo XIX debido a la visita de investigadores europeos. A nivel nacional, los anfibios comenzaron a ser estudiados por D.A. Larrañaga y se consolidan en 1925 con G.J Devincenzi y comienzan a incrementar a partir de la década del 50. En este sentido, se realizaron estudios sobre su diversidad (Achaval y Olmos 2003), distribución (e.g. Núñez *et al.* 2004), reproducción (e.g. Camargo *et al.* 2005), alimentación (e.g. da Rosa *et al.* 2005), estructura ecológica de las comunidades (e.g. Gudynas 1985), fisiología (e.g. Naya *et al.* 2003), entre otros numerosos trabajos. Desde principios del año 1999 se realizan estudios para la categorización del estado de conservación de los anfibios de Uruguay (Maneyro y Langone 2001, Canavero *et al.* 2004). Actualmente en nuestro país se han registrado 48 especies de Anuros, una sola especie de Gimnofionas y ninguna especie de Urodelo (Maneyro *et al.* 2008).

En particular, Núñez *et al.* (2008) sugieren la existencia de dos grupos de especies en relación a su distribución:

-Especies de “amplia distribución” como *Bufo arenarum* e *Hyla pulchella* (siendo en total 20 especies en todo el Uruguay).

-Especies de distribución limitada, asociadas a hábitat o regiones particulares. Entre las especies de distribución limitada se identifican tres asociaciones principales vinculadas con distintos biotopos:

- especies de sistemas serranos (e.g. *Melanophryniscus atroluteus* y *Leptodactylus furnarius*), siendo más de 13 especies.
- especies vinculadas a ambientes psamófilos del sur (e.g. *Chthonerpeton indistinctum*, *Melanophryniscus montevidensis*, el sapito de Darwin) siendo apenas cuatro especies.
- especies del litoral noroeste (e.g. *Bufo paracnemis* y *Leptodactylus chaquensis*), siendo seis especies.

BIBLIOGRAFIA RECOMENDADA

Achaval, F. y Olmos, A. 2003 *Anfibios y Reptiles del Uruguay*. 2da edición. Graphis Montevideo, 136pp.

Camargo, A.; D. E. Naya; A. Canavero; I. da Rosa & R. Maneyro. 2005. Seasonal Activity and the Body Size-Fecundity Relationship in a Population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay. *Annales Zoologici Fennici*. 42: 513- 521.

Canavero, A.; D. Arrieta; C. Borteiro; A. Camargo; I. da Rosa; F. Kolenc; R. Maneyro; D. Nuñez; C. M. Prigioni; L. Ziegler & J. A. Langone. 2004. Listas Rojas de los anfibios del Uruguay. Resumos do Primeiro Congresso Brasileiro de Herpetologia. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Curitiba. Brasil.

Da Rosa, I.; Canavero, A.; Maneyro, R.; Naya, D. E. & Camargo, A. 2002. Diet of four sympatric anuran species in a temperate environment. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2ª época) 13: 12-20.

Hickman Jr. CP, LS Roberts, A Larson, H l'Anson & DJ Elsenhour. 2006. *Principios integrales de zoología*. 13a Edición. McGraw Hill Interamericana, España. 1022 pp.

Maneyro, R. y Langone, J. 2001. Categorización de los anfibios del Uruguay. *Cuadernos de Herpetología* 15 (2): 107-118.

Maneyro, R. y Carreira, S. 2006. Herpetofauna del al costa uruguaya. En: Menafrá R Rodríguez- Gallego L Scarabino F & D Conde (eds), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. VIDA SILVESTRE URUGUAY, Montevideo. i-xiv+668pp.

Naya, D. E.; R. Maneyro, A. Camargo, A. Canavero & I. da Rosa. 2003. Seasonal changes in gut length of the South American common frog, *Leptodactylus ocellatus* (Amphibia: Anura). *Biociências*. 11 (1): 47 – 52. Brasil.

Nuñez, D., Maneyro, R., Langone, J. y De Sá, R.O. 2004. Distribución geográfica de la fauna de anfibios del Uruguay. *Smithsonian Herpetological Information Service* 134: 1-36.

Ziegler, L., Maneyro, R. 2008. Clave para la identificación de los anfibios de Uruguay (chordata: amphibia). DIRAC, Facultad de Ciencias. Universidad de la República, Uruguay.