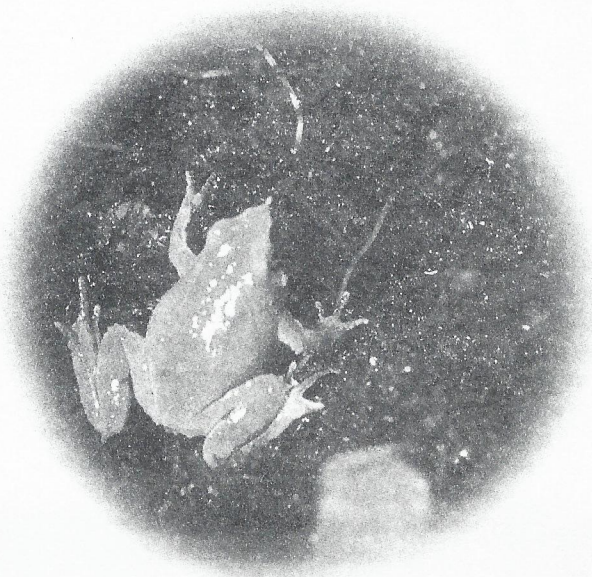


**BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION
DEL SAPITO DE DARWIN
Rhinoderma darwini
Y SU CRIA EN CAUTIVIDAD**

KLAUS BUSSE



BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DEL SAPITO DE DARWIN *Rhinoderma darwinii* Y SU CRIA EN CAUTIVIDAD

KLAUS BUSSE

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander
Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Alemania.

I. INTRODUCCION

El caso de la ranita de Darwin o sapito de Darwin, *Rhinoderma darwinii*, es uno de los más peculiares entre los batracios en lo que se refiere a la biología de la reproducción, ya que los machos llevan a sus crías dentro de su saco vocal durante toda la etapa de renacuajo, después de lo cual las liberan al estado de sapitos ya metamorfoseados. El presente trabajo tiene la finalidad de presentar los conocimientos existentes sobre su biología de reproducción. Nuevos datos adicionales (Busse 2002, Busse & Peters, en prep.) que tienen como primera meta aclarar cómo engranan todos los elementos de la conducta en la coevolución con la forma particular de neomelía. En ésta sin embargo, le daremos mayor énfasis a los aspectos que tienen relación mediata o inmediata con la crianza en cautiverio. Partimos de la premisa de que el conocimiento de la biología es primordial para adoptar medidas de crianza y/o de protección. El hecho de que existan dos especies, de las que hemos estudiado solamente una, implica que los resultados obtenidos para *Rhinoderma darwinii* son aplicables sólo con grandes reservas a la segunda especie, *Rhinoderma rufum*, que es mucho más escasa y menos conocida.

II. HISTORIA DEL TAXON *Rhinoderma darwinii*

La especie *Rhinoderma darwinii* fue descrita por Duméril & Bibron (1841), basándose en especímenes que Darwin trajo de su viaje en el "Beagle" alrededor del globo terrestre. Guichenot (1848), quien trató el capítulo de los batracios en la obra de Claudio Gay, "Historia Física y Política de Chile", consideró a los ejemplares que tenían crías en su interior como hembras grávidas. Recién Jiménez de la Espada (1872) reconoció que se trataba de machos que tenían su progenie dentro del saco vocal. Esta conclusión pudo obtenerla a raíz de 10 ejemplares que le había dado Rodolfo A. Philippi, quien en aquel tiempo era director del Museo de Historia Natural en Santiago de Chile. Sobre estos ejemplares conservados, Jiménez de la Espada pudo sólo conjeturar de cómo la progenie habría ido a parar al interior del saco vocal.

Bürger (1905) estudió la anatomía e histología del saco vocal con respecto a la neomelía de *Rhinoderma*. Pflaumer (1932) pudo aclarar que las crías van a parar al saco vocal recién al estado de renacuajos, siendo recogidos activamente por el macho.

Así, en especial el grupo de trabajo alrededor de Formas Garrido, Goigoechea, Jorquera y Pugín, ha dado avances en el estudio del desarrollo embrionario, histología, fisiología has-

ta cromosomas (Formas 1969, Formas et al. 1975, Garrido et al. 1975, Goigoechea et al. 1986, Jorquera et al. 1972, 1974, Jorquera et al. 1981).

De los estudios nombrados surgieron dos modalidades de desarrollo y, de acuerdo a ello pudo ser aclarada la existencia de dos especies de *Rhinoderma* (Formas et al. 1975). Con esto se revalida el *Heminectes rufus* Philippi 1902, en la nueva combinación *Rhinoderma rufum* (ver también Jorquera et al. 1981). A grosso modo se puede decir que todos los ejemplares encontrados al norte de Concepción deben ser *Rhinoderma rufum*. De acuerdo a la localidad geográfica, los que cita Barros (1918) deben corresponder a esta especie. Barros los denomina con el nombre vernáculo local de "sapito vaquero" que yo propondría conservar para esta segunda especie.

Literatura compilativa de *Rhinoderma* (y otros anfibios) existe en las publicaciones de: Cei (1962), Crump (1994), Duellman & Trueb (1986), Lamotte & Lescure (1977), Noble (1931).

III. HISTORIA DEL CAUTIVERIO DE *Rhinoderma darwinii* Y SU SITUACION ACTUAL

Sin duda algunos de los autores que se dedicaron a estudiarlos, también los han tenido en cautiverio durante cierto tiempo y han acumulado experiencia en la mantención. Bürger (1905) deja constancia de haberlos mantenido, indicando su gran requerimiento de humedad como también la estacionalidad de su reproducción. Pflaumer (1932) mantuvo varios ejemplares en un gran terrario que describe someramente. En algunos de los trabajos sobre el desarrollo, citados en la sección anterior, se mencionan también datos de mantenimiento por tiempo limitado. Estos se refieren especialmente a las condiciones de temperatura, humedad y substrato bajo los cuales se estudió el desarrollo embrionario (Jorquera et al. 1972, 1974).

Herpetólogos y aficionados a la terrarística, que en Europa han tratado de mantener y de reproducir *Rhinoderma darwinii*, han cometido el error de mantener sus ejemplares en el interior de habitaciones o laboratorios. Esto puede deberse a que las personas que se dedican generalmente son aquellas que también se dedican a la crianza de batracios de la familia de los Dendrobatidae de Sudamérica o de los Mantellidae de Madagascar, que son todos provenientes de climas más cálidos que el medio en que vive *Rhinoderma*. También yo por comodidad, para tenerlos más al alcance y tener mejor vigilancia los mantuve en el interior cerca de mi escritorio, sin darle la debida importancia al factor temperatura. Bajo estas

condiciones estos batracios se comportan en forma aparentemente normal, se alimentan, dejando a veces a los machos escuchar su canto. Los ejemplares con crías las llevan en la bolsa gular, incluso hasta darlas a luz en estado metamorfoseado en forma aparentemente normal. Sin embargo, en habitaciones interiores los individuos nunca sobrevivían más de algunos meses. De tal modo, tenían la fama de no ser aptos a la larga para ser mantenidos y reproducidos en cautividad. Sin embargo, en Bonn mantenemos en terrarios al aire libre un grupo de *Rhinoderma darwinii* que se reproduce por varias generaciones.

IV. METODOS DE CRIANZA Y PRINCIPALES AVANCES

Nuestra experiencia demuestra que *Rhinoderma darwinii* puede ser criado en cautiverio en forma relativamente fácil, ya que expuestos a las condiciones del clima de Bonn, incluyendo el libre acceso de las lluvias y la variación térmica, ha resultado en que la población subsiste y se reproduce desde hace ya más de 15 años (ver más adelante).

A continuación damos los detalles de los terrarios, o más bien paludarios, en que es mantenida y criada nuestra población de *Rhinoderma darwinii*. Estos constan esencialmente de tres unidades contiguas de 120 x 41,5 x 50 cm (largo, ancho, alto) (Figura 1). La cara anterior está dividida horizontalmente dejando una parte basal de 8 cm de altura que forma en cierto modo un estanque que permite llenar toda la base con agua. La parte superior del vidrio frontal (los 42 cm restantes) es removible para poder observar, fotografiar y hacer grabaciones de video y acústicas sin haber un obstáculo entremedio. La parte terrestre del terrario ocupa la mitad posterior, consta de una especie de balcón o plataforma sostenida por pequeños pilares o soportes que la mantienen a penas sobre el nivel del agua. En ésta hay una escasa capa de grava o cerámica para hidroponía y sobre esta una ínfima capa de humus con abundantes musgos. De derecha a izquierda, sobre la parte terrestre, corre un canal que en el cuarto izquierdo se reúne en una pequeña catarata que cae dentro de la parte acuática. Los soportes que sostienen la plataforma deben estar dispuestos de manera que en cualquier momento permitan que ejemplares de anfibios no queden atrapados bajo la plataforma. Delante de la plataforma, especialmente a izquierda y derecha, hay piedras lajas montadas con hormigón a modo de gradas por donde los anfibios pueden salir a tierra. Estas tampoco deben obstaculizar la salida de debajo de la plataforma. Todos los implementos incluyendo la plataforma y el canal están hechos de vidrios pegados con silicona.

Existe una bomba de escasa potencia (8 W) que mueve el agua de la parte acuática hacia el canal. De aquí también se rebalsa en parte sobre la vegetación que de este modo se mantiene húmeda. A la vez, el paso por esta capa de musgos y grava produce una filtración biológica del agua que le permite mantenerse siempre limpia, a pesar del aporte continuo de sustancias orgánicas por medio de la alimentación y las heces de los habitantes del terrario.

Arriba los terrarios están cubiertos por una rejilla de plástico con una malla de alrededor de 2 mm montada sobre un marco de aluminio que calza justo sobre el terrario. Por estar situados al aire libre, se permite la entrada de agua lluvia. Para evitar el exceso de insolación, los terrarios están situados a la sombra de árboles en el parque del museo. Permanecen al aire libre todo el año y están provistos de un calefactor de acuario calibrado a 2 a 3° C, evitando así que en invierno se congele el agua. Adicionalmente, durante el invierno, el conjunto es protegido de las bajas temperaturas, cubriéndolo con una capa de polietileno.

Finalmente, los tres terrarios a nivel de la cara posterior están interconectados por pequeñas puertas que permiten el paso de los anfibios de un terrario al otro, lo que aumenta la probabilidad de que se encuentren parejas en estado de sincronización mutuamente adecuado para desovar (ver aspectos conductuales, capítulo VI).

El efecto directo del clima es esencial. Al igual que la acción favorable de las lluvias, el descenso de la temperatura nocturna ha dado buenos resultados. Puede ser incluso, que este sea un factor esencial. La diferencia estacional tiene además el efecto de que en invierno los batracios entran en un estado de hibernación, por lo cual no se hace necesario alimentarlos durante la estación fría. Otra ventaja que se desprende es que la variación estacional sincroniza el ciclo de reproducción, de tal modo que la mayor parte de la reproducción ocurre en primavera, una vez que las temperaturas suben de 10° C. A veces, sin embargo, la ovoposición ha tenido lugar demasiado temprano, de tal modo que nuevos descendos de temperaturas primaverales bajo esta marca han retardado el desarrollo embrionario. En este caso los embriones están en desventaja frente al desarrollo de los hongos que crecen a partir de las ovas no fecundadas e invaden también los embriones vivos (ver aspectos sanitarios, capítulo IX).

El desarrollo normal dura entre 19 y 25 días hasta la eclosión de los renacuajos, a continuación son recogidos por el macho y criados dentro del saco vocal por 40 a 60 días, después de los cuales son liberados pequeños completamente metamorfoseados (ver Figura 2 y Figura 4). También es posible que los renacuajos avanzados terminen el resto de su metamorfosis fuera del saco vocal. Karbe (1989) ha criado renacuajos avanzados depositándolos en agua y alimentándolos con alimento de peces ornamentales. Logró que sigan su desarrollo hasta terminar la metamorfosis y que los pequeños batracios posteriormente sigan su desarrollo en forma normal. Cabe destacar que en la especie *Rhinoderma rufum* la forma natural de desarrollo es que pasen por una extensa etapa acuática larval. A pesar de una limitada posibilidad de criar artificialmente también a *Rhinoderma darwinii* fuera del saco vocal, la expectativa de vida de los renacuajos es tanto más escasa cuanto más temprano sea el estadio de desarrollo en que se han extraído del saco vocal. Así lo demuestran las experiencias de Jorquera et al. (1972), quienes para documentar el desarrollo, extrajeron animales del saco vocal, demostrando que el proceso ontogenético se retarda, y a menudo los renacuajos perecen a continuación. La crianza en forma totalmente artificial

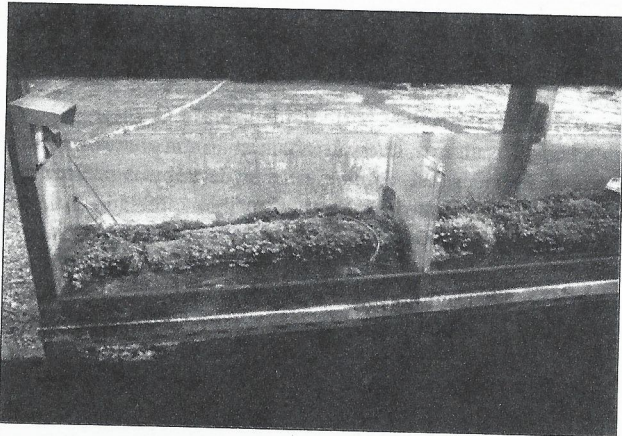


Figura 1. Terrarios de crianza de *Rhinoderma darwinii*.



Figura 3. Macho de *Rhinoderma darwinii* cerca del nido, donde se encuentran todavía dos renacuajos además de los que él ya había recogido.

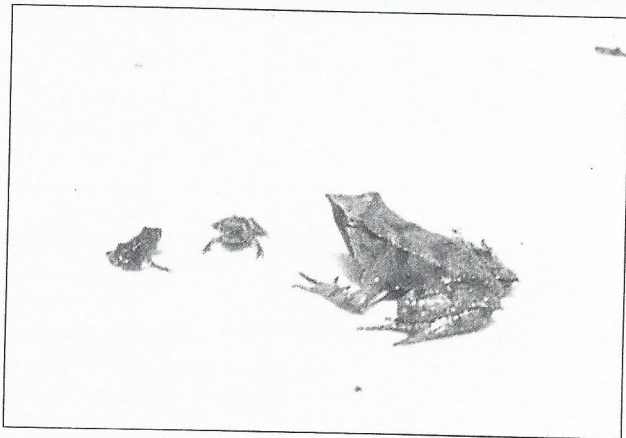


Figura 4. Machos de *Rhinoderma darwinii* con sus crías recientemente expulsadas.

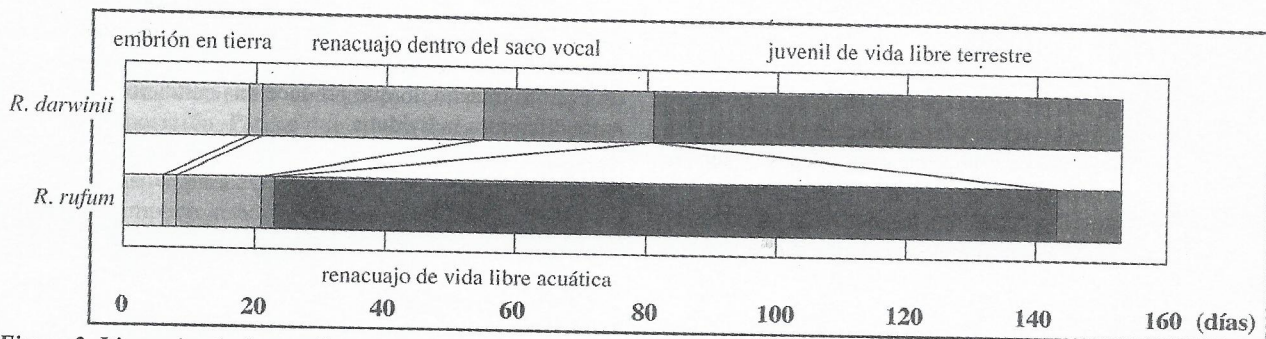


Figura 2. Itinerarios de desarrollo de *Rhinoderma darwinii* (arriba) y *R. rufum* (abajo) en días desde la ovipostura, a base de datos de Formas (1979), modificadas según datos de Busse (2002). Amarillo: embriones sobre la tierra. Anaranjado: renacuajos en el saco vocal. Azul: renacuajos de vida libre acuática. Verde: juveniles de vida terrestre. Las franjas más oscuras al extremo derecho de cada etapa demarcan una estimación del rango de variación en el caso de haber datos comparativos.

con la finalidad de obtener mayor número de renacuajos, sería una medida de poco o nulo alcance. El dejarlos criar por el macho por el momento es el método más seguro (ver Figuras 3 y 4).

Los pequeños pueden ser dejados en los terrarios puesto que no son atacados por los adultos. Ellos mismos requieren de presas más pequeñas que los adultos (Ver aspectos alimentarios, capítulo VII).

V. REQUERIMIENTOS DE HABITAT E INFRAESTRUCTURA

El hábitat de *Rhinoderma darwinii* es el bosque de tipo valdiviano (terminología según Schmitthüsen et al. 1956). Los lugares de reproducción son partes en este bosque, donde hay al menos pequeños cuerpos de agua superficial. En general, los lugares donde se encuentran ejemplares cantando, no son los lugares de mayor espesura, sino aquellos en que por diversas razones se ha abierto una brecha en el techo de follaje, por ejemplo cuando hay un tronco caído. En ese caso, en el piso se genera una leve cubierta de pequeñas plantas como *Netrera* o *chaquirita* de monte, cuyos tallos decumbentes invaden toda la superficie de troncos, en vías de humificar, y las superficies de tierra húmeda o cubiertas de agua sobre la cual flotan. A menudo también hay gramíneas y/o musgos según la mayor o menor exposición a la luz solar. Es un medio donde también el aire tiene una alta humedad relativa. La humedad es probablemente un requerimiento esencial, que ayuda a que no se resequen los escondites, dentro de los cuales el microclima debe ser más húmedo aún, y siempre cercano al punto de saturación del agua, lo que contribuye a evitar que se sequen las oviposturas de *Rhinoderma darwinii*. Aunque en *Rhinoderma rufum* la etapa de desarrollo intracapsular fuera del medio acuático es más corta, seguramente también, al menos para los primeros 7 días, la humedad es un factor importante para la supervivencia de los embriones. Así, aunque esta especie es de una distribución más boreal que la anterior, igualmente necesita de los ambientes selváticos para poder subsistir. Esto también concuerda con los datos históricos acerca de los lugares donde se ha encontrado.

VI. ASPECTOS CONDUCTUALES

1. Periodicidad de actividad

La alimentación y reproducción caen en los meses de primavera y verano, habiendo una depresión de ambas en la parte más calurosa del verano. En los terrarios, apenas las temperaturas diurnas primaverales suben de 10° C, se escucha el canto de los machos. En la estación fría entran en un estado de hibernación, durante el cual la motilidad es mínima y no ingieren alimento (ver métodos de crianza, capítulo IV). Probablemente, esta etapa también es necesaria para sincronizar el ciclo gonadal. En cautiverio en Bonn, la mayor actividad reproductiva de *Rhinoderma* cae en los meses de primavera. La mayor parte de las oviposturas se observaron en mayo, pudiendo también haber ocasionalmente algunas en octubre. En

el hemisferio Sur, esto correspondería a los meses de noviembre y abril (ver aspectos reproductivos, capítulo VIII).

También existe una periodicidad diaria. A diferencia de muchos otros anuros, que sólo abandonan sus guaridas al amparo de la oscuridad, *Rhinoderma* es de hábitos preferentemente diurnos, lo que hace de él un anfibio apreciado en terráricas, ya que se le puede ver a la luz del día, mientras sigue sus actividades de deambular en el terrario a la siga de alimento, demostrando aspectos de su interesante biología de reproducción. El canto, que también puede ser interpretado como medida de la actividad, se puede escuchar durante todas las horas de luz; tiene un máximo al amanecer y otro al atardecer. Este ritmo es modificado por las condiciones climáticas, en el sentido que en días lluviosos hay un aumento general de la actividad de canto. En horas y días de mucho calor cesa el canto, mientras los animales se esconden entre la vegetación.

2. Vocalizaciones

La manifestación acústica más destacada es el canto de los machos, que es una secuencia de varias sílabas semejantes al piar de un polluelo de pato. Detalles del canto son dados por Penna & Veloso (1990) y posteriormente por Busse & Peters (en prensa). Sin embargo, existe también una manifestación vocal corta que corresponde a una sola sílaba del canto, pero reducida en duración e intensidad (Busse & Peters, op. cit.). La vocalización monosilábica es manifestada tanto por los machos como por las hembras, y tanto en el cortejo como en el juego de salto y patada (ver más adelante).

3. Interacción entre los machos

Diferentes machos adultos se instalan en sus lugares predilectos y a intervalos dejan escuchar de allí sus silbidos. El canto de uno induce a otro a contestar y así sucesivamente. Hasta cierto punto el canto de uno a la distancia atrae a otros ejemplares, lo que resulta en una agregación y concentración en lugares de reproducción en el terreno. En los terrarios además de este efecto de congregación, se observó que a la proximidad el canto tiene una acción de repulsión de tal modo que también tiene un efecto de espaciamiento. Así, cada ejemplar queda restringido a un pequeño territorio. Se produce también el efecto que los machos territoriales hacen callar a los otros. En la estrechez del terrario, no todos los machos realmente cantan, sino sólo una fracción de ellos. Cuando alguno de los machos dominantes reduce sus vocalizaciones es reemplazado por otro macho, lo que produce una condición fluctuante entre diferentes individuos.

4. Cortejo

El canto de los machos tiene un efecto de atraer claramente a alguna hembra sólo cuando ésta se encuentra a punto de desovar. En este caso ella se orienta primero en forma acústica hacia el lugar donde el macho canta. A continuación, al entrar al radio de percepción óptica, hay una serie de acciones y reacciones entre la potencial pareja con vocalizaciones y pequeños saltos, los que representan una serie de estímulos

claves (Busse 2002) que finalmente pueden conducir a que la hembra se introduzca activamente bajo el vientre del macho que se encuentra dentro del escondite hacia el cual él se ha retraído durante el cortejo. En casos extremos, esto sucede en forma tan vehemente que la hembra da un salto de cabeza dirigido hacia la parte gular del macho. Luego ella se da una vuelta en 180° para quedar finalmente en una situación de aposición apropiada, en la que ambos miran hacia fuera del escondite.

5. Juego de salto y patada

Esta forma de comportamiento sucede cuando las hembras están grávidas pero no están todavía en situación de desovar. En esta condición también tienen sus lugares predilectos o territorios, a los cuales en ciertas situaciones pueden acudir varios machos. En nuestro caso eran a menudo machos más pequeños, que se acercan a la hembra manifestando una vocalización monosilábica en cada salto. Apenas la hembra es tocada responde con una patada de su extremidad posterior, que puede lanzar lejos al macho. También al revés, la hembra puede acercarse al macho, el cual puede reaccionar con una patada, pero nunca se pudo ver que ésta sea tan efectiva de lanzar lejos a la hembra. Es posible que la función de este comportamiento sea una forma de cómo la hembra puede probar la calidad paternal del macho, ya que los ejemplares más pequeños son efectivamente lanzados más lejos que los más grandes. Estos últimos son de los que cabe esperar una mayor capacidad y eficiencia para criar un mayor número de renacuajos en su saco vocal. Mecanismos análogos se conocen por ejemplo en el tenebriónido *Parazitopus* (Rasa 1977, Rasa et al. 1998). En general, la hembra también tiene un papel activo en el cortejo, por cuanto ella también se acerca al macho, a veces incluso siguiéndolo.

6. Amplexo y ovoposición

El abrazo es muy débil, representando más bien una aposición. Esto tiene fundamentalmente dos consecuencias: una es que la hembra puede escaparse muy fácilmente y la otra es que probablemente no sea un estímulo suficiente para hacerla desovar. Con respecto a la primera, teniendo en cuenta que una hembra a punto de desovar es fuertemente atraída por el canto de algún macho distante, parece una compensación adecuada de que un macho en aposición responda inmediatamente al canto de otros individuos para retener a la hembra. También si al imitar el silbido hay una respuesta inmediata, esto es buen indicio de que hay una pareja en aposición. Parece que a falta de la retención mecánica por un fuerte amplexo, aquí opera más bien una retención acústica para evitar la fuga de la hembra. Un fuerte amplexo tampoco serviría, puesto que al saltar fuera del escondite la hembra arrastraría al macho, y la pareja quedaría nuevamente en un lugar inadecuado para la ovoposición. La segunda consecuencia de un amplexo demasiado débil para estimular la ovoposición, es que una de las acciones características de contacto del macho hacia la hembra es que hace vibrar su parte gular sobre el dorso de la hembra, a una frecuencia mucho mayor que la frecuencia

respiratoria normal. Esta actitud es observable ya antes del amplexo, pero especialmente durante éste y hasta que se produzca la ovoposición.

7. El recoger de los renacuajos

De acuerdo a nuestros protocolos de observación los embriones dentro de sus cápsulas ovígeras virtualmente no son atendidos por el padre. Se adquiere la impresión de que hubieran pasado al olvido. Tanto más sorprendente es que, a penas comienzan a eclosionar, el padre regresa y los recoge uno a uno en forma semejante a la captura de una presa, pero engolfándolos en su saco vocal en vez de tragárselos (Figura 3). Sin embargo, no podemos excluir la posibilidad de que algunos son simplemente tragados y digeridos, quedando eso sí, suficientes individuos que se desarrollan en el saco vocal hasta terminar la metamorfosis y ser nuevamente liberados (Figura 4). Los mecanismos que hacen volver al padre hacia la ovipostura son desconocidos, pero se discuten en otra publicación (Busse 2002).

VII. ASPECTOS ALIMENTARIOS

Nuestra población de *Rhinoderma* es alimentada dentro de lo posible con "plancton de pradera", es decir, la amplia variedad de insectos que se colectan al pasar una red de mano entre el pasto y las hierbas. Una parte muy importante de la dieta consta de alimento criado en vivero y de pequeños grillos: *Gryllus bimaculatus* y *Achaeta domestica*. Para los ejemplares más pequeños las moscas *Drosophila melanogaster* y *D. funebris* forman parte importante del alimento. Estas son criadas a su vez en forma semisilvestre con frutas en descomposición a las que acceden poblaciones naturales de estas moscas en verano. Además, también se usan formas incapacitadas para volar, criadas en medios de cultivos artificiales. En la estación favorable se rastrean con la red de mano ejemplares de la generación alada de áfidos (pulgonos) que vuelan en gran cantidad bajo árboles (*Acer platanoides*) al golpear levemente las ramas. Finalmente, en los primeros estadios después de la expulsión, los colémbolos presentes entre los musgos sirven de alimento a los ejemplares muy pequeños.

A veces, antes de ser suministrado el alimento de grillos, éstos son empolvados con un medicamento antiraquífito que consta de calcio y vitamina D. Esto es debido a que en nuestro vivero se usa el mismo alimento que se les da a los reptiles que requieren de esta complementación de la dieta. Probablemente, para *Rhinoderma* no sea necesario, pero tampoco se han observado desventajas.

VIII. ASPECTOS REPRODUCTIVOS

Como lo descrito con respecto a la periodicidad de la conducta en general, también existe periodicidad reproductiva que probablemente es sincronizada por las fluctuaciones estacionales (ver aspectos conductuales, capítulo VI). Hay ejemplares durante todo el verano con crías en el saco vocal. En cautividad en general no hemos observado más de un ciclo de reproducción anual, en la que sólo una fracción de los indivi-

duos participa. Los machos en general no han hecho más de una cría anual, dentro de este sólo algunos se reproducen. En el momento de tener la progenie en la bolsa gular los machos están ocupados durante prácticamente la mayor parte del verano y no hacen un segundo intento. Las hembras pueden desovar más de una vez, incluso a la semana. Sin embargo, la mayoría de ellas en general no han desovado más de una vez en una temporada.

La cantidad de ovas de una ovipostura de *Rhinoderma darwinii* es pequeña, en general contiene una cantidad menor a 10 huevos ricos en vitelo (en ningún caso más de 20). De estos sólo una fracción en cautividad se desarrolló hasta concluir su metamorfosis. Hay mortalidad diferente en distintas etapas. En las etapas tempranas una parte importante muere por la acción de hongos. A continuación hay también mortalidad por no ser recogidos a tiempo por el padre. La mortalidad una vez dentro del saco vocal es escasa, pero existente. En *Rhinoderma rufum* la cantidad de ovas es mucho mayor (pueden ser bastante más de 20); en relación a esto también las ovas son bastante más pequeñas y menos ricas en vitelo (ver Jorquera et al. 1974, Jorquera et al. 1981). Una mortalidad apreciable para esta especie es de esperar en la etapa de renacuajo libre, que en *Rhinoderma darwinii* falta del todo.

IX. ASPECTOS SANITARIOS

Un aspecto sanitario importante es el que los terrarios tienen una cantidad relativamente grande de agua circulante, que es continuamente filtrada al escurrirse entre la vegetación y el substrato, lo que ayuda a la absorción y mineralización de desechos orgánicos, excretas, restos de alimento, etc.

En los ejemplares mantenidos en interiores llamaba la atención, que después de algún tiempo de estar expuestos a temperaturas de habitaciones, la superficie de la piel cambiaba de apariencia adquiriendo un aspecto semejante a cera y modificándose también su granulación natural. Repentinamente los ejemplares dejaban de respirar y morían en cosa de pocos minutos. Esto tiene semejanza con ciertas enfermedades infecciosas conocidas de otros anuros (ver métodos de crianza, capítulo IV). En el caso de *Rhinoderma* probablemente se deba a la acción continuada de temperaturas demasiado elevadas, produciendo un moderado aunque continuado estrés térmico, que a la larga debilita el sistema inmune, lo que secundariamente puede conducir a una infección y finalmente la muerte. En condiciones de aire libre no han sido observados estos inconvenientes. Alrededor de 30° C son tolerables durante cierto tiempo, siempre que en las noches las temperaturas desciendan por debajo de los 20° C.

El fenómeno de atrofia muscular y un aspecto demacrado, que en otros anuros mantenidos en cautividad es frecuente y que es considerado como enfermedad carencial, en nuestros *Rhinoderma* no pudo ser diagnosticado, aunque en raras oportunidades se observaron individuos muy delgados sin conocerse la razón. En uno o dos casos han habido también deformaciones mandibulares en forma de un prognatismo. Se desconoce si se debe a un fenómeno de raquitismo como a menu-

do puede suceder en reptiles, o si se debe más bien a una razón genética resultante de un cierto grado de endogamia dentro de la pequeña población en cautiverio.

Entre los aspectos sanitarios también debe mencionarse el hecho de que cuando el desarrollo de los embriones es retardado por temperaturas demasiado bajas, las hifas de hongos, que a menudo crecen sobre las ovas no fecundadas, pueden desarrollarse más rápidamente que los embriones. A temperaturas de 10° C o algo más en general las ovas fecundadas logran desarrollarse sin que los hongos pudieran dañarlos. También las temperaturas muy altas deben tener un efecto negativo sobre los embriones al igual que sobre los adultos. En general, las temperaturas a las cuales los adultos tienen su actividad normal, son también aquellas adecuadas para el desarrollo embrionario. Los descensos de temperaturas durante la noche también tienen un efecto favorable. Un parámetro importante es que las ovas deben encontrarse en una cavidad con una humedad relativa cerca del punto de saturación, impidiéndose así la deshidratación de las cápsulas gelatinosas.

X. CONCLUSIONES

1. Consecuencias biológicas y evolutivas de cortejo y neomelía

Todo el cortejo está modificado con respecto a otras especies de anfibios anuros en el sentido de que está adaptado con miras a coincidir en un sistema funcional con la particular forma de neomelía por el macho. El hecho de que la hembra tome una parte muy activa en el cortejo, la vocalización femenina, el amplexo débil, la respuesta de canto del macho durante el amplexo y el estímulo vibratorio de éste a falta de un fuerte amplexo, todos deben ser modificaciones conducentes a que la ovipostura tenga lugar en un escondite con un microclima de una humedad relativa cercana al punto de saturación (y también protegidos de la predación), que permita la supervivencia de los embriones durante los primeros 20 días de desarrollo fuera del saco vocal. La ovipostura fuera del agua seguramente ha sido la preadaptación como también condición necesaria bajo la cual pudo evolucionar la peculiar forma de cuidado parental. La prehensión de los renacuajos probablemente ha evolucionado a partir del reflejo de captura en forma concomitante con un cambio de función que minimiza la deglución de la progenie y maximiza su transporte hacia el interior del saco vocal. En el interior del saco vocal surgen nuevos problemas, especialmente los respiratorios. Hay importante literatura sobre la nutrición y aprovisionamiento de gases respiratorios: Garrido et al. (1975), Goigoechea et al. (1986), Lavilla (1987). De estos se desprende que la alimentación en el interior es aportada tanto por el vitelo y en un menor grado por aminoácidos que pasan al renacuajo a partir del saco vocal del padre. En el aporte de gases respiratorios, se producirían por medio de la irrigación sanguínea del epitelio interior de saco vocal. Aunque tanto Janvier (1935) como Goigoechea et al. (1986), respectivamente, mencionan o muestran en una fotografía la existencia de una espuma que rodea a los renacuajos, no discuten acerca de una probable función respiratoria. Esto sucede en el trabajo de Busse (2002), que enuncia

una hipótesis en que estas burbujas de aire pueden haber tenido una importancia respiratoria al menos en el comienzo de la evolución del cuidado parental dentro del saco vocal: Hipótesis del nido de espuma en el interior del saco vocal.

2. Consecuencias ecológicas

El conocimiento de los datos de la biología, aunque no siempre en forma inmediata, puede ayudar a aclarar y solucionar problemas de ecología, manejo y protección de especies, ya que pueden dar indicaciones respectivas. Aquí se ve que el reducir o saltarse una etapa libre acuática, más que independizar a *Rhinoderma* del medio acuático, lo hace dependiente de un medio terrestre muy húmedo, para la protección de las ovas. Estas condiciones se dan sólo en los ambientes de selva húmeda. Vemos también que esto debe ser válido para las dos especies existentes. El hecho de que en el área geográfica donde vive la segunda especie, *Rhinoderma rufum*, hay mucho menos áreas boscosas, que por lo demás están más intervenidas, explica el porqué, de que esta sea una especie más rara que *Rhinoderma darwinii* que todavía puede ser considerada relativamente frecuente.

3. Consecuencias referentes al manejo ex situ

Hemos demostrado que *Rhinoderma darwinii* es una especie que se puede criar en cautividad durante generaciones, si se le dan las condiciones que requiere. Este método ha posibilitado obtener información sobre la biología de la reproducción y en especial del comportamiento. Hay que tener en cuenta que este puede estar modificado o deformado en cierto modo por la estrechez del confinamiento. Mientras que la crianza artificial tiene un alcance innegable para la investigación, no está probado, si puede tener alcance alguno desde el punto de vista directamente conservacionista. No se ha probado de ningún modo, si a partir de ejemplares criados artificialmente es posible repoblar alguna área natural. En general, las experiencias en este sector con la mayoría de las especies han sido desalentadoras. Por eso, hay que hacer notar a las partes políticas y administrativas que criabilidad no debe confundirse con repoblabilidad.

XI. PERSPECTIVAS Y DESAFIOS FUTUROS

Como en efecto sobre *Rhinoderma rufum* hay mucho menos estudios que sobre *Rhinoderma darwinii*, un desafío futuro es el estudio comparativo de la biología de *Rhinoderma rufum* que vaya más allá de la comparación del desarrollo embrionario y larvario, pero desde luego teniendo en cuenta proceder con cautela, para no dañar las escasas poblaciones naturales. Una primera prospección debería aclarar la existencia de poblaciones naturales de Concepción al Norte. Esto con una doble finalidad. En primer lugar estaría el proteger ciertas áreas en que todavía existiera *Rhinoderma rufum*; en segundo lugar, ampliar el conocimiento de la biología, lo que por un lado podría contribuir a entender mejor cómo ha evolucionado la particular modalidad de neomelía dentro de este género, es decir, teniendo en cuenta una finalidad mixta: tanto proteccionista como científica básica.

Soy de la opinión que la protección de especies por medio de prohibiciones de captura, que sin duda han demostrado poder ser efectivas en animales de mayor talla, son muy poco prometedoras al tratarse de animales pequeños. Dichas medidas pueden ser incluso contraproducentes, porque la aparición en listas rojas o en cualquier anexo de la convención de Washington "despierta" el interés del mercado clandestino y hace subir repentinamente el precio en este ámbito. Recién en este momento puede hacerse lucrativa la explotación de animales pequeños, que es muy difícil de controlar. Por eso la medida más prometedora me parece que es proteger áreas de distribución suficientemente grandes. Normalmente en anfibios, el remover individuos no hace gran diferencia con respecto a la depredación por los enemigos naturales, y si el hábitat reúne las condiciones ecológicas necesarias, su protección es la mejor forma de mejorar las expectativas de subsistencia de especies amenazadas existentes en él.

XII. REFERENCIAS

- BARROS R (1918) Notas sobre el sapito vaquero (*Rhinoderma darwini*).- Revista Chilena de Historia Natural 22: 71-75.
- BELL T (1843) Reptiles 5: pp. 1-51 En: Darwin C. Ed. The Zoology of the Voyage of HMS Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R. N. During 1832-1836. London, Smith Elder Publ.
- BÜRGER O (1905). Brutpflege von *Rhinoderma darwinii* D. & B. Z. Wiss. Zool. 82: 230-251.
- BUSSE K (1970) Care of the young by Male *Rhinoderma darwinii*.- Copeia 1970 (2): 395.
- BUSSE K (1989) Zum Brutpflegeverhalten des Nasenfrosches *Rhinoderma darwinii* (Anura: Rhinodermatidae). -Tier und Museum 1 (3): 59 - 63.
- BUSSE K (1991) Bemerkungen zum Fortpflanzungsverhalten und zur Zucht von *Rhinoderma darwinii*: Balz bis Eiablage. -Herpeto-fauna 13 (71): 11 - 21.
- BUSSE K (2002) Fortpflanzungsbiologie von *Rhinoderma darwinii* (Anura: Rhinodermatidae) und diestammes geschichtliche und funktionelle Verkettung der einzelnen Verhaltensabläufe. Bonnerzoologische Beiträge 51.
- CRUMP ML (1994) Parental care. pp. 518-567 in: Heathwole, H. & Barthalmus, G. Eds.: Amphibian biology.- Surrey Beatty & Sons PTY Ltd. Norton N.S.W.
- CEI J M (1962) Batracios de Chile.- Editorial Universidad de Chile, Santiago. 236 pp.
- DUELLMAN W & L Trueb (1986) Biology of Amphibians.- McGraw-Hill, Inc: 670
- DUMERIL A MC & C BIBRON (1841) Erpetologie generale.- Paris 8 (3): 792 pp.
- FORMAS R (1969) Histología de la piel de *Rhinoderma darwinii* D. & B. en relación con su color y variabilidad.- Boletín del Museo Nacional de Historia Natural. 24 (11): 153-163.
- FORMAS R (1979) La herpetofauna de los bosques templados de Sudamérica. En W. Duellman Ed. The South American Herpetofauna: Ist Origin, Evolution and Dispersal.- Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas 7: 341-369

- FORMAS R, PUGIN E & B JORQUERA (1975) La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Pilippi, 1902.- Physis, C, 34 (89): 147-157.
- GARRIDO O, PUGIN E & B JORQUERA (1975) Correspondance ultrastructurale entre la boursegutturale du *Rhinoderma darwinii* et le tégument des larves.- Bollettino di Zoologia. 42: 133-144.
- GOIGOECHEA O, GARRIDO O & B JORQUERA (1986) Evidence for a trophic paternal-larval relationship in the frog *Rhinoderma darwinii*.- Journal of Herpetology 20 (2): 168-178
- GUICHENOT A (1848) Reptilia et Pisces. 370 S. In C. Gay (Hrsg.) Historia Física y Política de Chile Zoología. 2 Paris.
- JANVIER H (1935) Observations biologiques sur les *Rhinoderma darwinii*.- Annales des Sciences Naturelles, Zoologie 10 (18): 179-294.
- JIMÉNEZ DE LA ESPADA DM (1872) Sobre la reproducción de *Rhinoderma darwinii*.- Anales de la Sociedad Española de Historia Natural 1: 139-151.
- JORQUERA B, PUGÍN E & O GOIGOECHEA (1972) Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwinii*.- Archivos de Medicina Veterinaria 4, (2): 5-19.
- JORQUERA B, PUGÍN E & O GOIGOECHEA (1974) Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwinii* (Concepción).- Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 48: 127-164.
- JORQUERA B, PUGIN E, GARRIDO O, GOGOECHEA O & R FORMAS (1981) Procedimiento de desarrollo en dos especies del género *Rhinoderma*.- Medio Ambiente 5 (1/2): 58-71.
- KARBE D (1989) Künstliche Aufzucht des Darwin- oder Nasenfrosches *Rhinoderma darwinii*. -Berichte der DGHT-Arbeitsgruppe Anuren Juni 1989 (2): 9-11.
- LAMOTTE M & J LESCURE (1977). Tendances adaptatives a l'affranchissement du milieu aquatiquechez les amphibiens anoures.- Terre et Vie 2: 225-312.
- LAVILLA E O (1987) La larva de *Rhinoderma darwinii* D. & B. (Anura: Rhinodermatidae). Acta Zoologica Lilloana 39 (1): 81-88.
- LIMBAUGH B & EP VOLPE (1957) Early Development of the Gulf Coast Toad *Bufo valliceps* Wiegmann.- American Museum Novitates 1842: 1-31.
- NOBLE GK (1931) The Biology of the Amphibia.- McGraw-Hill Co. New York & London: 577pp.
- PENNA M & A VELOSO (1990) Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest.-Journal of Herpetology 24 (1): 23-32.
- PFLAUMER K (1933) Biologische Beobachtungen an *Rhinoderma darwinii* D. & B.- Der Zoologische Garten 7: 131-134.
- PHILIPPI RA (1902) Suplemento a los Batraquios chilenos descritos en la Historia Física y Política de Chile de don Claudio Gay.- Santiago de Chile.
- RASA OAE (1997) Female mate assessment tactics in a subsocial desert beetle: a test of Janetos' models.- Ethology Ecology and Evolution 9: 233-240.
- RASA OAE, BISCH S & T TEICHNER (1998) Female mate choice in a subsocial beetle: male phenotype correlates with helping potential and offspring survival.- Animal Behaviour 56: 1213-1220.
- SMITHSONIAN J, KLAPP E & GH SCHWABE (1956) Forschungen in Chile.- Edición propia del Geographisches Institut Bonn: 189 pp