

Biología reproductiva de la rana ágil, *Rana dalmatina* (Ranidae, Anura), en Navarra

Breeding biology of the agile frog *Rana dalmatina* (Ranidae, Anura) in Navarra (northern Spain)

PALABRAS CLAVE: Reproducción, Fenología, Caracterización del hábitat, *Rana dalmatina*, Navarra.

KEY WORDS: Breeding, Phenology, Habitat characterization, *Rana dalmatina*, Navarra, Spain

GAKO-HITZAK: Ugalketa, Fenología, Habitataren finkapena, *Rana dalmatina*, Nafarroa

Alberto GOSÁ*

RESUMEN:

Se ha estudiado comparativamente la biología reproductiva de *Rana dalmatina* en dos humedales próximos y no conectados del borde oriental de su distribución ibérica, habiéndose detectado diferentes comportamientos de puesta, interpretables a partir de la diferente estructura de la vegetación en el hábitat reproductivo. El periodo de puestas de 1994 comenzó los días 14 y 10 de febrero, prolongándose durante 19 días y cerca de cuatro semanas, respectivamente. Se contabilizaron 638 y 45 masas de huevos, lo que da idea de grandes diferencias poblacionales, debido a las dispares situaciones que soporta cada humedal y al estado general del hábitat que los alberga.

No hay periodos de descanso reproductivo en el primer humedal, en el que la media de huevos por puesta es de 718. La actividad reproductiva se inicia masivamente y puede dividirse en dos fases: en la primera, muy activa y que dura la mitad del ciclo, se produce el 88.2% de las puestas; en la segunda decrece bruscamente, pero no hay interrupciones. La profundidad media de la puesta es de 3.9 cm, en áreas de la orilla dominadas por *Sparganium erectum*, planta en la que la rana fija el 48.6% de las masas de huevos.

En el segundo humedal las puestas quedan libres flotando sobre una pradera encharcada que bordea un denso carrizal.

Se comentan unas ideas básicas de gestión de los humedales para la conservación de sus poblaciones de rana ágil.

SUMMARY:

A comparative study on the reproductive biology of *Rana dalmatina* in two close and unconnected breeding ponds of its eastern border of the Iberian distribution is made. Two different clutch ways are detected, depending on the different vegetation structure of the breeding habitat. The first egg masses in the breeding season of 1994 were seen on 14 and 10 February, and extended during 19 days and less than 4 weeks, respectively. Great differences of population derive from the 638 and 45 egg counted masses, because the general status of its habitats.

There are no breeding rest periods in the first breeding pond, where the clutch size average is 718. The breeding activity begins massively and may be divided into two phases. Very active the former and extended the first half of the cycle, gives the 88.2% of the egg masses. The second one suddenly falls, without any interruption.

The selected spawning sites are the sides where grow *Sparganium erectum*, in whose leaves the frog sticks the 48.6% egg masses, at 3.9 cm spawn depth average.

In the second breeding pond the spawns remain free and float on a pooled meadow going round the edge of a dense reedbed.

Some basic management ideas on conservation of the agile frog populations are commented.

* Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Sección de Vertebrados.

Plaza de I. Zuloaga (museo). 20003 San Sebastián, Spain

LABURPENA:

Loturarik gabeko bi hezegune hurbiletako *Rana dalmatina*-ren ugalketa-biologia aztertu da konparatiboki bere banaketa iberiarreko eki-alboan. Bertan, errunaldi-jokabide desberdinak somatu dira, ugalketa-habitatetako landarediaren egitura desberdinen aldetik ulergarriak. 1994ko errunaldiak otsailaren 14. eta 10.ean hasi ziren, 19 egun eta ia lau astetan zehar zabaldurik hurrenez hurren. 638 eta 45 arraultz-multzo zenbatu ahal izan ziren, populazio-desberdintasun handien existentzia ondorioztatzen duena, hezegune bakoitzak jasaten dituen baldintza desberdinetan eta kokatzen direneko habitataren egoera orokorrean jatorria izanik.

Lehenengo hezegunean ugalketa-atsedenaldirik ez dago, bertan errunaldi bakoitzeko dogoen arraultzen batezbestekoa 71 8-koa izanik. Ugalketa-iharduera hasten da masiboki eta bi epealditan zatitu daiteke: leengoan, oso aktiboa eta ziklo osoaren erdia irauten duena, erruketen %88,2 sortzen da; bigarrenean, gogorki jaisten da, baina etenik ez da gertatzen. Erruketen batezbesteko sakonera 3,9 zm. takoa da, *Sparganium erectum*-ek menderatzen duen bazterren eremuetan, aipaturiko landare honetan igelak arraultz-multzoen %48,6 finkatzen duelarik.

Bigarren hezegunean, arraultzak aske gelditzen dira, lezkadi trinko bat inguratzen duen belardi ureztatu baten gainean flotatzen.

Beren baso-igel jauzkariaren populazioak kontserbatzeko asmoarekin, hezeguneen kudeaketareko zenbait oinarri luzatu dira.

INTRODUCCIÓN

La biología y ecología de *Rana dalmatina* en la península Ibérica son, prácticamente, desconocidas. Sólo se tiene información de su distribución, reducida al País Vasco (BEA, 1985) y Navarra (GOSA y BERGERANDI, 1994a). En esta última publicación se aportan algunas generalidades sobre otros aspectos, iniciados en una nota que incluía datos sobre el hábitat de la especie (ARRAIGO y BEA, 1984).

Existen estudios más o menos detallados sobre la rana ágil en Europa, que contemplan -además del extremo oriental-el sur del continente (SOFIANIDOU y KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, 1983) y regiones del centro y norte (GEISSELMANN et al., 1971; RIIS, 1986; STRÖMBERG, 1988; WARINGER-LÖSCHENKOHI, 1991). Algunos de ellos se refieren exclusivamente a la biología reproductiva.

A título preliminar, bajo un acúmulo todavía reducido de datos (los obtenidos para la estación reproductiva de 1994), el presente estudio pretende aportar una primera aproximación a la fenología y características de la reproducción de *R. dalmatina* en el borde oriental de su distribución peninsular, donde se han detectado poblaciones desconectadas entre sí, a causa de la humanización del medio. Para ello se ha estudiado en intensidad la actividad reproductiva de la especie en un humedal -no se da la ubicación exacta del mismo mientras no se conozcan con mayor precisión los parámetros biológicos que lo definen, por lo que es nombrado genéricamente como humedal "A"- en un medio óptimo, comparándola con la de una población aislada del mismo, en un medio degradado (humedal "B"). De esta última sólo se ha podido obtener datos fragmentarios. El seguimiento a largo plazo de estas y otras poblaciones se hace indispensable para la correcta gestión de la especie.

AREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

El humedal A se localiza en el tercio norte, húmedo, de la provincia de Navarra, a 555 m de altitud y en el dominio potencial del roble carballo (*Quercus robur*), con

temperaturas medias anuales de 12 a 13° C y una pluviosidad de 1200-1300 mm. Se trata de una balsa de origen artificial, construida en 1973 para el riego estival de prados atlánticos, producidos por la tala progresiva de los robledales circundantes.

Está ubicada en una depresión alimentada por dos pequeños cursos montanos de agua, interrumpidos por una presa de hormigón a través de la que se regula su caudal. Su morfología es irregular, siguiendo la curva de nivel correspondiente, y sus dimensiones máximas se alcanzan durante el invierno y la primavera, coincidiendo plenamente con la reproducción de la rana ágil, que encuentra condiciones favorables en la orla de vegetación acuática como biotopo para la fijación de las masas de huevos. Las dimensiones aproximadas de la balsa durante el período de estudio fueron de unas 4 Ha de superficie, 7 m de profundidad máxima, a la altura de la presa, y algo más de 400 m entre los extremos más distantes.

Exceptuando la zona de la presa, todas sus orillas se encuentran colonizadas por vegetación acuática de diverso porte, formando masas monoespecíficas o caracterizadas por la presencia de una especie dominante (figura 1a y tabla 1), que suman unos 15750 m² (39% del total de la superficie de la balsa).

Las partes vegetativas de las plantas se encuentran secas, en la mayoría de los casos, durante el período reproductivo de la rana, por tratarse de especies anuales (*Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Sparganium erectum*, *Scirpus* sp., *Juncus* sp., *Iris pseudacorus*). En consecuencia, las hojas y tallos de muchas de ellas (especialmente de *Sparganium*, *Juncus* e *Iris*) se han desprendido de la planta soporte o ésta se ha desenraizado, flotando o apareciendo semisumergidas en masas, en las riberas de la balsa.

El humedal B se encuentra a poco más de 18 km al sur de la balsa anterior, en un área agrícola profundamente modificada por el hombre, que tiene al quejigo (*Quercus faginea*) como vegetación potencial, cuya tem-

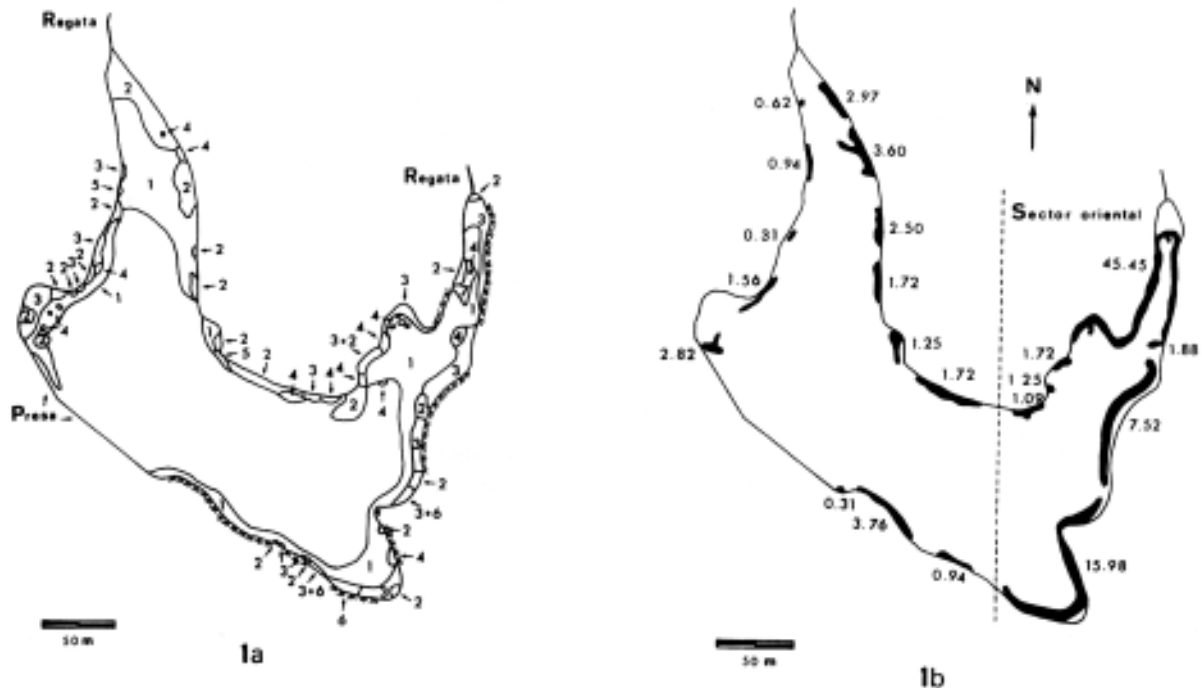


Figura 1. Distribución de la vegetación y de las puestas en el humedal A. 1a. Unidades de vegetación. 1. *Myriophyllum* sp., 2. *Typha* spp., 3. *Sparganium erectum*, 4. *Scirpus* sp., 5. *Juncus* sp., 6. *Iris pseudacorus*, 7. *Potamogeton* sp. 1b. Áreas y porcentajes de puesta.

peratura media anual es de 12-13° C y pluviometría de 800-900 mm.

El entorno del humedal, una laguna natural sobre margas impermeabilizadas, a 406 m de altitud y alimentada por el agua de lluvia y de dos arroyos -actualmente encauzados en acequias de drenaje- está ocupado en su totalidad por campos de cereal y un pinar de repoblación en la ladera más proxima; una chopera plantada bordea su extremo sur. Dicho avenamiento reduce notablemente el caudal y dificulta el normal desarrollo de las poblaciones silvestres de vertebrados que utilizan el humedal, no así el de la fauna doméstica (caballar y vacuno), que explota el pastizal circundante.

Todo vestigio del antiguo bosque natural, que incluía masas de roble carballo, ha sido sustituido por extensos monocultivos, produciendo una discontinuidad en la población navarra de *R. dalmatina*, que en el humedal puede considerarse como un relicto reciente.

La morfología del humedal es aproximadamente circular, con un máximo de profundidad en el centro del vaso que sobrepasa ligeramente el metro; la superficie estimada de espacio encharcado en el período estudiado fue ligeramente inferior a las 7 Ha, sobrepasando los 320 m el diámetro mayor.

La totalidad del vaso se encuentra colonizada por masas de vegetación acuática: carrizales (*Phragmites australis*) de gran porte en la zona central, la más pro-

funda, bordeados de macizos de *Scirpus lacustris* en su lado occidental (dispersos en el resto). Rodeando el vaso o laguna, propiamente dicha, se desarrolla una pradera encharcada, de límites fluctuantes según la pluviometría estacional, con profundidades comprendidas entre 10 y 50 cm. Zonalmente la pradera está dominada por grupos de un número reducido de especies, entre los que destaca la presencia de *Carex* spp., estructurados en macollas, *Iris pseudacorus* y algas filamentosas (figura 2a).

Las variables climatológicas utilizadas (temperaturas máxima y mínima y precipitación diarias) se obtuvieron de la estación meteorológica más cercana al humedal A, distante unos 4 km, y bajo condiciones climáticas semejantes (figura 3). A partir de las temperaturas extremas se construyó la media diaria.

Los datos para ambos humedales se han obtenido durante la estación reproductiva de 1994. Los registros del A se hicieron en visitas diarias, consistentes en un recorrido completo por el perímetro del humedal, en el que se anotó el número y ubicación de las puestas realizadas durante la noche anterior, así como su profundidad y la de la balsa en el lugar de la puesta. Igualmente, se clasificó la vegetación acuática dominante en el área, también según el carácter de su porte (emergido, sumergido, flotante) y la cuantía de su cobertura, todo ello en un radio de 2 m alrededor de la masa de huevos. Se registró además la especie de planta soporte de la puesta.

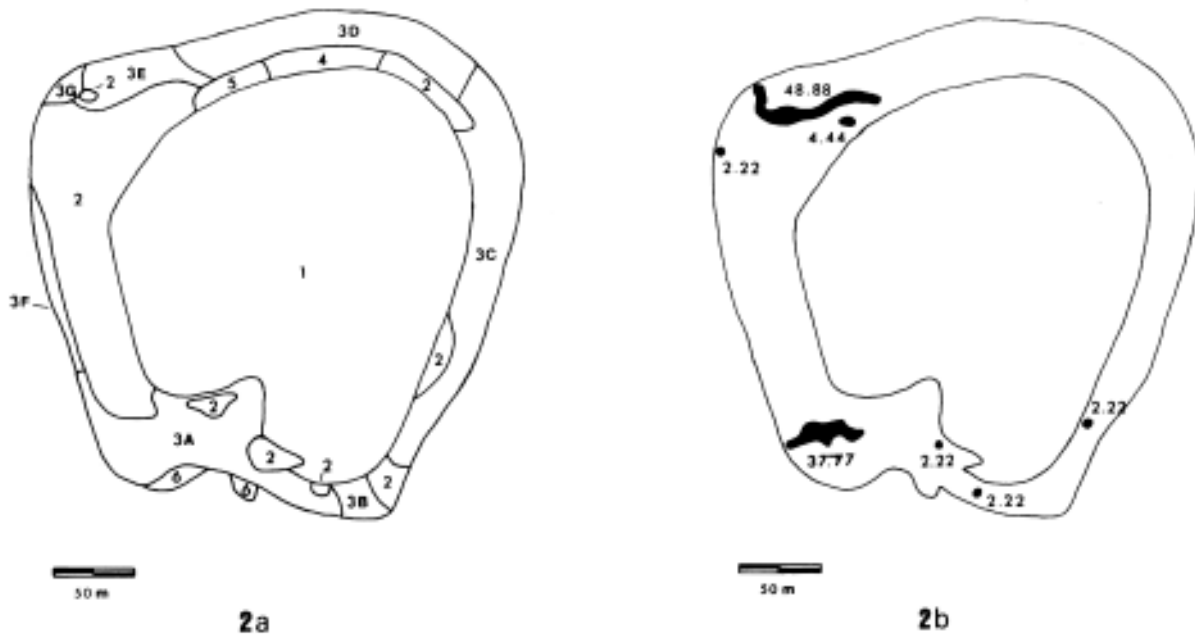


Figura 2. Distribución de la vegetación y de las puestas en el humedal B. 2a. Unidades de vegetación. 1. *Phragmites australis*, 2. *Scirpus lacustris*, 3. Pradera encharcada (3.A. *Iris pseudacorus*, *Sparganium ramosum*; 3.B. *S. ramosum*, *Carex* sp., algas filamentosas, *I. pseudacorus*; 3.C. *S. ramosum*, *Carex* sp., *Juncus maritimus*, algas filamentosas, *I. pseudacorus*; 3.D. Gramíneas (*Glyceria* sp.), algas filamentosas, *J. maritimus*, *Mentha* sp.; 3.E. Gramíneas (*Glyceria* sp.), *I. pseudacorus*, algas filamentosas, *Mentha* sp.; 3.F. Gramíneas; 3.G. *I. pseudacorus*), 4. *Carex* sp., 5. *Typha latifolia*, 6. Herbazal (caméfitos no acuáticos). 2b. Áreas y porcentajes de puesta.

El período reproductivo fue detectado habiendo dado ya comienzo, no más de dos días antes de la primera visita, lo que unido a la imposibilidad de registrar diariamente la totalidad de las nuevas puestas y la difícil detección de algunas de éstas, dada la densidad de la vegetación acuática, impidió la cuantificación fiable de las observaciones en grupos o clases de un día. Se optó, por tanto, en ampliar el rango de los registros, estableciendo clases de dos días.

Un cierto número de puestas fijadas en profundidad y en las áreas más alejadas de la orilla, sobre vegetación estructurada en masas densas (praderas de *Myriophyllum*, macizos de *Typha* y *Scirpus*), sólo pudo ser detectado al cabo de 4-10 días, que es el período de tiempo transcurrido hasta que la masa gelatinosa aparece flotando en superficie. El aspecto de dicha masa (grado de compactación, estado de la colonización por algas microscópicas y del desarrollo embrionario) permitió hacer una estima de la fecha de puesta, que ha sido incluida en la clase correspondiente. En consecuencia, la distribución temporal obtenida de las puestas debe considerarse como una estimación bastante aproximada a la real.

Tampoco ha debido ser importante cierto sesgo cometido en la cuantificación de las puestas, derivado de las que han pasado desapercibidas incluso tras el período habitual en el que flotan, y/o por encontrarse ubica-

das en zonas inaccesibles (alejadas de la orilla). Lo corrobora la ausencia de puestas en algunas áreas de densa cobertura (*Typha* y *Scirpus*) que fueron incendiadas coincidiendo con el final de la estación reproductiva, lo que permitió la inspección de zonas anteriormente inaccesibles. Por otra parte, el apreciable descenso del caudal durante la segunda quincena de marzo facilitó el acceso a zonas interiores de las formaciones vegetales situadas a mayor profundidad y el encuentro de un pequeño número de puestas cuya adjudicación a una clase concreta no ha sido posible. En cualquier caso, la densidad de puestas contabilizada puede considerarse como estrechamente relacionada con la real, siempre inferior a la misma.

El estudio de la vegetación soporte de las puestas y de la profundidad de éstas se ha hecho contabilizando exclusivamente las detectadas en períodos inequívocamente inferiores a los 4 días desde la oviposición, para evitar en lo posible sesgos debidos a los cambios en el nivel de agua, flotación de la puesta y desprendimiento de la vegetación soporte, así como desplazamientos excesivos de las masas flotantes por el viento, que pudieran alterar significativamente su ubicación.

La entidad de las unidades descriptivas de la vegetación (tabla 1) no es exactamente coincidente con la de las establecidas en el análisis del hábitat reproductivo (tabla 3) ni en el de las plantas soporte (tabla 4), debido

a la presencia de reducidas formaciones vegetales integradas -en la escala de representación utilizada (figura 1a)- en las unidades generales definidas, pero que es necesario considerar como caracterizadoras del biotopo de puesta, siendo en algunos casos la vegetación sobre la que la rana adhiere sus huevos (Glyceria, herbáceas). En el análisis estadístico (test G) se han eliminado algunas clases, para la homologación de las comparaciones entre las frecuencias observadas y las esperadas. Dichas clases eran en todos los casos de baja frecuencia, por lo que tanto las preferencias de hábitat reproductivo como de planta soporte han podido ser analizadas sin sesgos significativos.

Se ha considerado la vegetación circunscrita en un radio de 2 m en torno a la puesta como criterio ilustrativo de la entidad y cuantía de la misma; radio que se estima relacionado con la escala de los desplazamientos (alejamiento de la orilla) efectuados por la rana en su búsqueda de un biotopo adecuado para albergar la puesta.

El humedal B se visitó en tres ocasiones, lo que permitió detectar con gran aproximación la fecha de inicio de las puestas y la densidad de la población reproductiva, a partir del número de masas de huevos localizadas.

Mediante el recorrido periférico del humedal, así como de su zona central, se ha descrito el diseño de la distribución de las formaciones vegetales en la laguna (figura 2a). Completan el registro los datos referentes a la ubicación aproximada de las puestas, su profundidad y la caracterización de su biotopo: vegetación dominante en un radio de 2 m y grado de cobertura vegetal en el mismo.

RESULTADOS

HUMEDAL A

FENOLOGÍA Y POBLACIÓN REPRODUCTIVAS

En 1994 el período de puesta se extendió sin interrupción durante los 19 días comprendidos entre el 14 de febrero y el 4 de marzo. Atendiendo a la intensidad reproductiva dicho período puede dividirse en dos fases bien diferenciadas, aunque repartidas temporalmente al 50%.

La temperatura media de los cinco días anteriores al comienzo de la puesta fue de 5.6 °C, y la precipitación de 4 l/m2. Dichas variables, para la primera semana de febrero, fueron indicativas de una climatología más fresca (temperatura media de 2.7 °C) y húmeda (pluviometría de 91.3 l/m2).

La puesta es masiva en el momento de su inicio, con un ligero descenso durante el tercer y cuarto días. Se obtiene un segundo pico (máximo) en el octavo y noveno, justamente en la mitad de la estación reproductiva. Durante esta primera fase la rana ágil realiza el 88.2% de las puestas en la balsa, y a partir del décimo

día (23 de febrero) la reproducción decae fuertemente, aunque se prolonga por otros 9 días (figura 3). La primera fase se caracterizó climatológicamente por el mantenimiento de las temperaturas, con respecto a los días previos a la puesta (media de 5.4 °C), y un aumento de las precipitaciones (28 l/m2). Durante la fase final las temperaturas manifestaron un notable aumento (media de 10.2 °C), y se produjo un descenso de las precipitaciones (10.2 l/m2).

Se contabilizaron 638 masas de huevos, lo que sugiere la presencia en el humedal, durante la estación reproductiva, de un número de adultos de ambos sexos que sobrepasa largamente el millar de individuos.

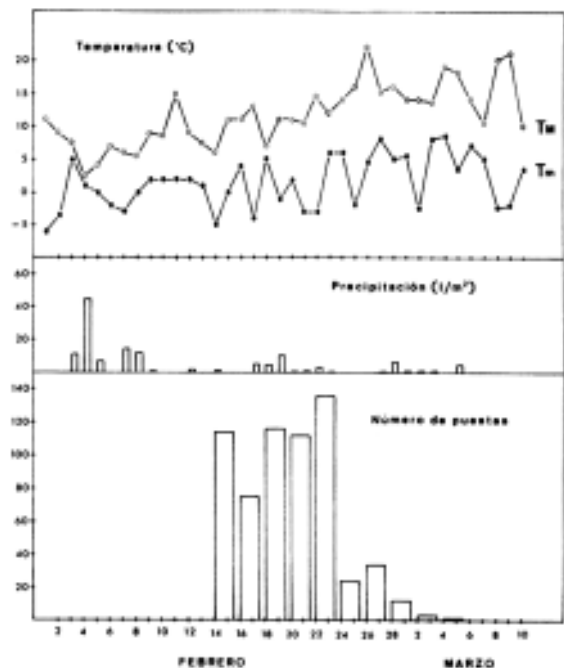


Figura 3. Variables climatológicas y fenología de la puesta en el humedal A (n=627).

HÁBITAT Y DISTRIBUCIÓN ESPACIOTEMPORAL DE LAS PUESTAS

La hembra de rana ágil adhiere la masa gelatinosa que envuelve los huevos mediante simple contacto superficial o, como es lo habitual, depositando y pegando la puesta en torno a las hojas o tallos de la vegetación palustre. Las plantas de mayor porte y enraizamiento más potente (*Typha* y *Scirpus*) permiten la culminación del desarrollo embrionario en las masas sumergidas y fijadas al soporte. Pero lo más habitual es que ésta se produzca sobre las masas flotantes, provenientes de la fragmentación o desenraizamiento de la vegetación, que termina por quedar a flote. Es el caso de numerosas puestas instaladas en *Myriophyllum* (y

Potamogeton), que cubren una extensa superficie en praderas de pies sumergidos (enraizados) y tallos flotantes, desprendidos (tabla 1).

	SUPERFICIE (m2)	PORCENTAJE
Typha SPP.	2687.5	6.66
Sparganium erectum	3125	7.75
Scirpus sp.	500	1.24
Juncus sp.	62.5	0.15
Myriophyllum sp.	9000	22.32
Iris pseudacorus	187.5	0.46
Potamogeton sp.	187.5	0.46
Agua libre	24562.5	60.93
TOTAL	40312.5	100.00

Tabla 1. Dimensiones de las unidades de ocupación en el humedal A.

La presencia en invierno de una densa cobertura de restos vegetativos flotantes de numerosas plantas utilizadas por *R. dalmatina* como soporte de sus puestas (*Sparganium*, *Myriophyllum*, *Juncus*) permite la fijación de éstas a nivel del agua, o a muy escasa profundidad. En pocos días, la hidratación de la gelatina produce el desplazamiento y flotación de las masas de huevos, circunstancia que permite su detección. Sería, por tanto, de esperar un pequeño sesgo en cuanto al registro de la profundidad a la que la especie deposita sus puestas, cuya media ha resultado ser de 3.91 cm (tabla 2, figura 4). Por el contrario, en las formaciones vegetales de estructura más consistente (*Scirpus*, *Typha*) y praderas sumergidas de *Myriophyllum* se observa una tendencia al aumento de la profundidad de puesta, que en conjunto alcanza un límite máximo de 48 cm.

	Media	s	Intervalo	C.V.
Profundidad puesta (cm)	3.91	6.94	0-48	177.52
Profundidad balsa (cm)	38.13	16.01	11-92	42.00

Tabla 2. Profundidad de las puestas y de la balsa en el lugar de fijación, en el humedal A (n=404).

La profundidad media de la balsa en el punto de fijación de la puesta es ligeramente superior a los 38 cm (tabla 2, figura 4), y su límite superior puede superar el metro en las zonas vegetadas (*Myriophyllum*, *Potamogeton*) más alejadas de la orilla, a las que no se ha tenido acceso en la prospección de campo, si bien el sesgo debe ser insignificante, dada la escasa proporción

de puestas detectadas en ese ámbito. Las preferencias se dirigen a la zona de las orillas, donde se desarrollan las comunidades vegetales más frecuentadas, y en las que se depositan algunas puestas a escasa profundidad de la balsa (mínima de 11 cm).

Existe una correlación significativa entre la profundidad a la que la rana deposita la puesta y la profundidad de la balsa en el lugar donde se ubica ($r=0.273$; $p<0.01$)(figura 4).

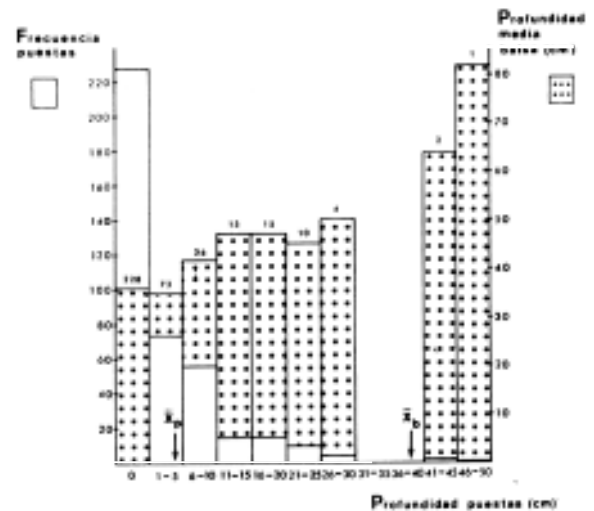


Figura 4. Profundidad de las puestas y profundidad media de la balsa en su lugar de fijación, en el humedal A (n=404). \bar{x}_p : profundidad media de las puestas; \bar{x}_b : profundidad media de la balsa en el lugar de fijación de las puestas. Sobre las barras, los números de puestas correspondientes a la profundidad media de la balsa para cada clase.

En la tabla 3 se señala el uso reproductivo de las unidades de vegetación definidas en la balsa. Se comprueba que *R. dalmatina* selecciona las orillas dominadas por formaciones de plantas de estructura consistente y enraizadas (81% de las puestas), frente a las de vegetación flotante, de sujeción débil al sustrato o tallos y hojas más laxos, como *Myriophyllum*, *Glyceria* y otras gramíneas, algas filamentosas o *Potamogeton*, *Sparganium*, que representa sólo el 7.75% de la vegetación de la balsa es especialmente utilizado como área reproductiva (más del 47% de las puestas), frente a *Myriophyllum* (22.32% de la vegetación; tabla 1), inferiormente explotado a la potencialidad superficial que ofrece (test G, $G= 520.38$, g.l.= 5, $p<0.001$).

	NºPUESTAS	PORCENTAJE
Typha SPP.	93	17.61
Sparganium erectum	251	47.53

Scirpus sp.	47	8.90
Juncus sp.	33	6.25
Myriophyllum sp. *	85	16.09
Glyceria sp. *	9	1.70
Iris pseudacorus	4	0.75
Otras	6	1.13
TOTAL	528	100.00

Tabla 3. Densidad de puestas por unidad de vegetación en el humedal A. * Especies de enraizamiento más débil.

Las especies de enraizamiento más consistente, como *Sparganium* y *Juncus*, presentan también, al igual que *Myriophyllum*, -la más extendida- en la época inactiva de su ciclo un cierto contingente de residuos flotantes. La hidratación de la gelatina de las puestas adheridas a ellas induce roturas en los tejidos vegetales, y en el plazo de 4 a 10 días se produce la flotación de las estructuras resultantes.

La hipótesis de que las preferencias de biotopo reproductivo sirvan para explicar la fijación de las puestas a las plantas soporte no ha sido refrendada por el comportamiento de la rana. Ésta selecciona *Sparganium*, *Juncus* e *Iris* para tal fin ($G= 29.66$, g.l.= 6, $p<0.001$). En conjunto, las plantas de estructura más consistente son las utilizadas al efecto, y en ellas realiza más del 82% de las puestas (tabla 4).

	NºPUESTAS	PORCENTAJE
<i>Sparganium erectum</i>	250	48.63
<i>Typha</i> spp.	59	11.47
Herbáceas	11	2.14
<i>Juncus</i> sp.	50	9.72
<i>Rubus</i> sp.	13	2.52
<i>Myriophyllum</i> sp.	74	14.39
<i>Glyceria</i> sp.	4	0.77
<i>Scirpus</i> sp.	42	8.17
<i>Iris pseudacorus</i>	9	1.75
Otras	2	0.38
TOTAL	514	100.00

Tabla 4. Densidad de puestas por planta soporte en el humedal A.

Un análisis paralelo de la formación dominante en un radio de 2 m alrededor de la planta soporte de la puesta resalta la preferencia por las áreas de vegetación

exclusiva o mayoritariamente emergida (68.8%). Asimismo, la rana selecciona (86.5%) áreas totalmente ocupadas por la vegetación acuática (100% de cobertura) (tabla 5).

%COBERTURA	NºPUESTAS	PORCENTAJE
100	430	86.5
75-100	24	4.8
50-75	29	5.8
<50	14	2.8

Tabla 5. Densidad de puestas según la cobertura vegetal de su entorno, en el humedal A (radio de 2 m) (n=497).

Los biotopos de puesta se distribuyen a todo lo largo del perímetro de la balsa, excepto en la zona de aguas libres de la presa, pero es en la zona más próxima de las orillas -donde alcanza su mayor presencia *Sparganium* que la densidad de huevos aumenta notablemente. En el sector oriental de la balsa se acumula más del 74% de las puestas (figura 1b), especialmente en las orillas del arroyo que la alimenta en esa zona (45.4%). Los 4 primeros días de la estación reproductiva *R.dalmatina* ya ha hecho uso de todo el perímetro del humedal (29% de las masas de huevos puestas); la orilla occidental es abandonada como biotopo reproductivo el décimo día, tendencia que se propaga en sentido oeste-este, afectando progresivamente a ambas orillas de la zona central y a la oriental, de manera que durante los 5 últimos días la actividad se localiza exclusivamente en la zona de ese sector a la que afluye el arroyo (figura 5).

CARACTERÍSTICAS DE LA PUESTA Y DESARROLLO LARVARIO

El número medio de huevos por puesta de *R.dalmatina* es de 718 ($n=34$, $s=225.48$, $CV=31.39\%$, rango de 322-1182). Antes de cumplirse la mitad del período reproductivo se aprecia un aumento de masas de bajo número de huevos, que son las habituales durante los últimos días, si bien no se aprecian diferencias estadísticamente significativas entre las medias de ambos períodos (743 y 686 para el primero y segundo, respectivamente).

En 22-24 días los embriones abandonan la cubierta gelatinosa y comienzan a desplazarse. Hacia el 9 de marzo, por tanto, se observan los primeros embriones nadadores, procedentes de las puestas realizadas entre el 14 y 16 de febrero.

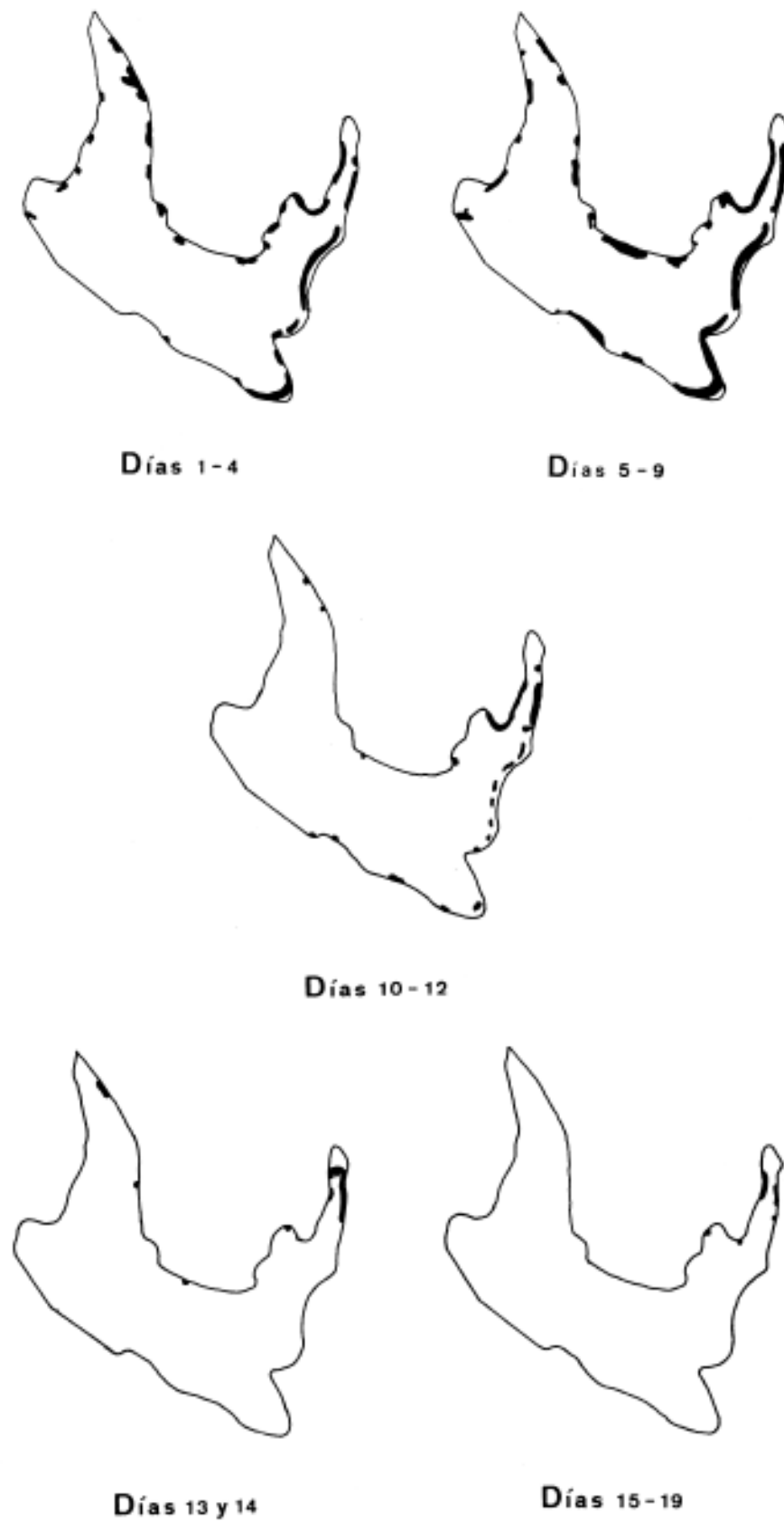


Figura 5. Cronología de la puesta y distribución por áreas en el humedal A.

HUMEDAL B

La actividad reproductiva se inicia alrededor del día 10 de febrero, fecha en la que se detecta la primera puesta. Sin embargo, debe tener lugar masivamente unos días después y en corto espacio de tiempo, atendiendo a la homogeneidad del desarrollo de los embriones durante los primeros días de marzo (observación realizada el día 4 de ese mes), que se encuentran predominantemente en el estadio 18 de Gosner. Una semana después, una parte de la población de embriones ya se ha desprendido de la envuelta gelatinosa y nada libremente.

Las últimas puestas, realizadas tras algún período indeterminado de descanso, son netamente inferiores en número que al comienzo de la actividad y tienen lugar después de la primera semana de marzo. La estación reproductiva de *R. dalmatina* en esta laguna se extiende, por tanto, aproximadamente a lo largo de tres semanas y media, con ciertos períodos intermedios de inactividad.

El número total de puestas registradas fue de 45, demostrativo de la precariedad poblacional de la especie en el humedal. Todas ellas se hicieron en áreas cubiertas en su totalidad por vegetación acuática, dentro de un radio de 2 m en torno a la puesta. En el 55.6% de los casos la vegetación era de porte exclusiva o mayoritariamente emergido, frente al 44.4%, flotante. Las formaciones vegetales dominantes en los biotopos de puesta fueron las de *Iris pseudacorus* y *Scirpus lacustris* (tabla 6).

	NºPUESTAS	PORCENTAJE
<i>Iris pseudacorus</i>	15	33.3
Algas filamentosas	3	6.7
Herbáceas	5	11.1
<i>Glyceria</i> sp.	7	15.6
<i>Scirpus lacustris</i>	14	31.1
<i>Carex</i> sp.	1	2.2
<i>Phragmites australis</i>	0	
TOTAL	45	100.0

Tabla 6. Densidad de puestas por unidad de vegetación en el humedal B.

La totalidad de las puestas se encontró en distintas áreas de la pradera encharcada que bordea el vaso de la laguna (figura 2b), en zonas de escasa profundidad (media de 16.2 cm, n=38). El centro de la laguna, excluido por la rana como lugar de puesta, está caracterizado por una profundidad mayor de 50 cm y una vegetación de

carrizos estructurada en una red de pasillos y pequeñas zonas de aguas libres. Las hojas muertas de la temporada anterior se apelmazan en la base de los carrizos, lo que imposibilita la fijación en ellas y los tallos de la masa gelatinosa de huevos.

La estructura de las comunidades prático-las del encharcamiento periférico, de porte reducido y a escasa profundidad, cubriendo profusamente el sustrato, no facilita la fijación de las puestas, que todo lo más quedan adheridas a las plantas más consistentes (herbáceas de tallo rígido, *Iris*). En el momento mismo de la puesta la masa gelatinosa puede quedar adherida a la vegetación, ligeramente sumergida, pero durante las visitas realizadas, temporalmente alejadas de aquél, todas las puestas observadas excepto una, reciente, se encontraron flotando y libres de sujeción a cualquier planta.

DISCUSIÓN

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Rana dalmatina es un anuro de distribución restringida a los hábitats de media montaña en la zona centro-oriental del norte de la península Ibérica; sin embargo, los datos expuestos, locales y reducidos exclusivamente a un solo ciclo reproductivo, demuestran un comportamiento variable y adaptado a las características morfológicas del hábitat que alberga las poblaciones, esto es, los parámetros físicos del humedal y la naturaleza de sus comunidades vegetales. Dicha variabilidad deberá ser confirmada con estudios continuados, pero por el momento pueden enunciarse algunos elementos de análisis y contraste.

Como rasgo común de las dos poblaciones consideradas, se produce una reducción de la duración del período de puesta, comprendido entre 19 días y algo menos de 4 semanas, inferior al descrito para la especie en latitudes ligeramente inferiores. SOFIANIDOU y KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU (1983) dan para Grecia períodos de 30 a 49 días, que contrastan con los ciclos muy reducidos de regiones más septentrionales, como Alemania y Austria. Para este país WARINGER-LÖSCHENKHOHL (1991) refiere máximos de dos semanas, por lo que la duración descrita para las poblaciones navarras se considera intermedia. El descenso en latitud y el aumento de las temperaturas provocan en las comunidades ibéricas de anfibios el inicio más temprano del período reproductivo y prolongan su duración (SALVADOR y CARRASCAL, 1990), fenómenos comprobables cuando se comparan las poblaciones navarra y centro-europea de *R. dalmatina*, pero no coincidentes con la griega, posiblemente por la mayor similitud del clima fresco y húmedo de la zona aquí estudiada al continental europeo. Igualmente discordante resulta la duración de la puesta

en el sur de Suecia (media de 25 días; STRÖMBERG, 1988), parecida o superior a la navarra.

Observaciones realizadas en el humedal A durante los años 1988 a 1990 y 1993 permiten incluir las de 1994 en el período habitual de puesta, que comenzaría entre mediados de febrero y principios de marzo. La actividad más temprana registrada corresponde a los inviernos más secos, en los que los machos ya se encuentran en la balsa desde la última semana de enero (GOSA y BERGERANDI, 1994a). La fenología de la puesta en Navarra está, por tanto, algo retrasada con respecto a Grecia pero es prácticamente simultánea a la de las poblaciones francesas, que acceden a las charcas a partir del 20 de febrero (CAMBAR y MARROT, 1954). GUYÉTANT (1989) da para éstas un período reproductivo habitualmente extendido entre el 15 de febrero y el 15 de marzo.

La tendencia de las variables climatológicas durante los días previos a la puesta es asimilable a la conocida para otras poblaciones europeas, en cuanto al aumento de las temperaturas. La necesidad de un cambio de éstas para el inicio de la puesta ya es conocido para las poblaciones de *R. temporaria* en la vertiente atlántica del País Vasco (BEA et al. 1986), bajo condiciones fitoclimáticas semejantes a las de la zona estudiada.

Además del aumento en las temperaturas, se produjo en el humedal A el de las precipitaciones, tanto en el período previo a las puestas como en el de éstas, habiéndose registrado lluvias durante el 68% de los días que duró la actividad reproductiva. Sin embargo, la no prolongada duración de los descensos térmicos evitó la interrupción de la actividad sexual, al contrario de lo que ocurre frecuentemente en las poblaciones griega y austríaca.

No hay datos suficientes para interpretar los posibles períodos de inactividad en el humedal B, que pudieran estar relacionados con la estructura de la población y su baja densidad. En este sentido, no sería desdeñable tener en cuenta el factor competencia para los dos humedales estudiados. Si en el B no existe anfibio alguno cuya actividad espaciotemporal pueda coincidir con la de *R. dalmatina*, en el humedal A -donde su densidad es muy elevada- esta especie es un elemento más de un grupo que escalona cronológicamente su reproducción. MORIN (1987) encuentra, en condiciones experimentales, una fuerte competencia entre especies arbóreas de ranas de hábitos reproductivos no sincronizados, en ausencia de predadores. Cuando éstos actúan la intensidad de la competencia se reduce grandemente. Ambas situaciones pueden darse en el humedal estudiado, en el que aparentemente la predación más intensa puede provenir de las aves acuáticas que lo visitan anualmente bajo ritmos impredecibles, derivados de las condiciones meteorológicas. Por tanto, el estudio a

largo plazo del complejo reparto del nicho espacial en un agregado de anuros en el que coinciden larvas -en diferentes fases- de varias especies (son 6 las que se reproducen), puede proporcionar algunas claves indispensables para la interpretación de la fenología reproductiva de *R. dalmatina* en el mismo. LÖSCHENKOHL (1986) describe sucintamente el microhábitat requerido por las larvas de la rana ágil.

En dos decenios de funcionamiento estabilizado de esta balsa artificial, durante los que se han desarrollado biotopos de puesta cualificados para la mayor parte de anfibios de la región, se ha establecido un calendario reproductivo escalonado, en el que los solapamientos temporales de la población reproductora no deben ser intensos.

El tamaño de puesta (media de 718 huevos en el humedal A) es el menor de los publicados hasta el momento para la rana ágil (ver recopilación en WARINGER-LÖSCHENKOHL 1991), en ambos extremos del campo de variación. La población griega es la más cercana en cuanto a este carácter, lo que añade nuevos datos sobre el pretendido menor tamaño de las puestas de anuros en bajas latitudes.

HÁBITAT

La utilización del hábitat reproductivo difiere en los dos humedales estudiados. Contrasta la preferencia por zonas vegetadas de plantas de estructura consistente en el humedal A, que sirven de soporte a la puesta, con la de los pastizales encharcados, caracterizados por hierbas de porte laxo, a la que ofrecen escasa sujeción (humedal B). Este último uso sería acorde con el expuesto para ciertos humedales griegos (SOFIANIDOU y KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, 1983) y húngaros (KECSKÉS y PUKY, 1992), en los que las puestas se fijan preferentemente sobre gramíneas (*Cynodon* y *Glyceria*, respectivamente). La utilización de macrófitos de porte más consistente coincide en humedales de Alemania (GEISSELMANN et al., 1971) y Francia (GUYÉTANT, 1969) y ya ha sido citado para los de Navarra (GOSA y BERGERANDI, 1994) y País Vasco (ZUIDERWIJK y VEENSTRA, 1984).

En el humedal B la exclusión de los carrizales y grandes cárcices como biotopos de puesta puede deberse a la propia estructura de la base de las macollas (carrizales), que acumulan las hojas muertas del ciclo vegetativo precedente, lo que impediría la fijación de la puesta al tallo. La ausencia de potenciales competidores en la laguna durante el período reproductivo de la rana ágil y las grandes dimensiones del humedal, frente al limitado de la población, pueden ser algunas de las causas de un comportamiento reproductivo tan diferente al manifestado en el otro humedal, por otra parte, geográfica-

mente próximo. Sin embargo, el habitual uso de plantas como soporte de la puesta ya ha sido comprobado anteriormente en el mismo humedal, cuando en marzo de 1990, bajo los efectos de una importante sequía invernal y con un caudal excepcionalmente bajo, las ranas utilizaban el vaso central de la laguna (zona de los carrizales) como biotopo reproductivo.

NOTAS SOBRE CONSERVACIÓN

La fragilidad de las poblaciones de *R.dalmatina*, reducidas en la actualidad a estaciones muy localizadas en su ámbito general de dispersión (GUYÉTANT, 1989), define razonablemente la situación de la especie en la península Ibérica, donde el bosque húmedo se encuentra territorialmente muy reducido y, sobre todo, fragmentado.

Si bien los humedales estudiados representan áreas aisladas, en el extremo oriental de la distribución de la especie (GOSA y BERGERANDI, 1994a), esa situación sólo debe ser real en el humedal B. Es improbable que la población del humedal A se encuentre totalmente aislada, inmersa como está en pleno dominio del robledal atlántico, que tiene su continuidad en el sudoeste francés (donde la especie mantiene poblaciones) y constituye el hábitat óptimo de la rana ágil en la península; y en caso de estarlo, su situación sería menos preocupante, una vez comprobada en él la actual densidad poblacional (1 58 puestas/Ha, o 405 puestas/Ha si contabilizamos el hábitat potencial utilizable, esto es, la zona vegetada de la balsa, con exclusión de las aguas libres). Dicha densidad es superior a la de cualquiera masa de agua individualizada descrita en la bibliografía consultada, y en una región como la ibérica, extremo suroccidental de la distribución específica, en la que se ha catalogado como un taxón vulnerable (BLANCO y GONZALEZ, 1992; GOSA y BERGERANDI, 1994b).

Pero tal situación puede resultar engañosa, si se tiene en cuenta la escasez de masas de agua en los robledales navarros con las características apropiadas para la reproducción de la rana ágil; y más aún, porque el humedal en cuestión, de origen artificial, es de propiedad privada y no está sujeto a figura alguna de protección legal.

Aun siendo de reciente construcción, esto no impide la instalación en él de una floreciente comunidad de anfibios (8 especies), y en particular de una población de *R.dalmatina* que, ante la ausencia de biotopos adecuados, puede congregarse una parte importante de los individuos reproductores del bosque húmedo inmediato, conectado con el hayedo-robledal que caracteriza los valles de influencia oceánica del tercio norte de la provincia. No se ha detectado, por el momento, la reproducción de la especie en los charcos y charcas de dicho bosque, muy someros y cualificados para su congénere,

R.temporaria. En consecuencia, la conservación del humedal A adquiere una gran importancia para el mantenimiento del estatus de la rana ágil en unos límites que aseguren la estabilidad de la población navarra.

Las amenazas más inmediatas para el anuro derivan de las fluctuaciones de nivel en la balsa, producidas por los cambios en el régimen de precipitaciones y el mantenimiento del flujo de desagüe de la presa. En 1994 las circunstancias climatológicas favorecieron el desarrollo de las puestas realizadas los primeros días y las ubicadas en áreas más interiores de la balsa.

Un factor potencial y ocasional de mortalidad en la población larvaria ha sido la introducción de predadores, como la trucha común, actualmente inexistente tras el vaciado del vaso de la balsa efectuado años atrás.

Asegurar el mantenimiento del nivel de agua durante los días que dura el desarrollo embrionario, mediante el cierre de la válvula de desagüe de la presa, y la divulgación de los efectos nocivos de la introducción de especies, así como la vigilancia para que no se lleve a cabo son algunas de las medidas básicas para la gestión del humedal. La construcción estratégica de charcas de menores dimensiones en el interior del robledal circundante, reproduciendo las cualidades de la balsa en cuestión, puede ayudar al mantenimiento de la especie en el extremo oriental de su área ibérica de dispersión.

El estado de la población del humedal B es bien distinto. Su densidad es comparativamente baja (6.5 puestas/Ha) pero parece estar estabilizada. En 1990, durante un registro no sistemático, se contaron 26 puestas.

La mayor amenaza deriva del aislamiento a que ha sido sometido el humedal, en torno al que se ha eliminado todo vestigio de vegetación natural original (robledal marcescente y caduco), que pudo suponer anteriormente la vía de conexión con otros humedales próximos, hoy en día igualmente desprovistos o muy mermados de cobertura periférica. Es altamente improbable el flujo génico de *R.dalmatina* entre ellos, actuando los monocultivos cerealísticos como verdaderas barreras que impiden su expansión.

El drenaje artificial de la laguna puede afectar a la reproducción del anuro en inviernos secos como los vividos al final de los ochenta, pero la superación de la situación actual de la población, al borde de la extinción, sólo puede conseguirse con la recuperación estratégica de masas de arbolado natural hasta la construcción de una trama que conecte los humedales siguiendo regatas, márgenes y ribazos agrícolas, e incluso la repoblación de rodales en un porcentaje determinado de suelo cultivado.

AGRADECIMIENTOS

Las correcciones, sugerencias y aporte bibliográfico de Miguel Lizana han contribuido notablemente a la redacción definitiva de este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

ARRAIAGO, M.J., BEA, A.

1984. *Rana dalmatina-ren* (Amphibia, Ranidae) presentziari buruz Nafarroan. *Munibe*, 36: 141.

BEA, A.

1985. *Atlas de los Anfibios y Reptiles de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa*. In ALVAREZ, J. et al. Atlas de los Vertebrados Continentales de Álava, Vizcaya y Guipúzcoa, pp.55-99. Gobierno Vasco, Viceconsejería del Medio Ambiente.

BEA, A., RODRÍGUEZ-TEIJEIRO, J.D., JOVER, LL.

1986. Relations between Meteorological Variables and the Initiation of the Spawning Period in Populations of *Rana temporaria* L. in the Atlantic Region of the Basque Country (Northern Spain). *Amphibia-Reptilia*, 7: 23-31.

BLANCO, J.C., GONZÁLEZ, J.L.

1992. *Libro Rojo de los Vertebrados de España*. ICONA, 714 pp.

CAMBAR, R., MARROT, B.

1954. Table chronologique du développement de la grenouille agile (*Rana dalmatina* Bon.). *Bull.Biol.Fr.Belg.*, 88: 168-177.

GEISSELMANN, B., FLINDT, R., HEMMER, H.

1971. Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* BONAPARTE. *Zool.Jb.Syst.Bd.*, 98: 521-568.

GOSÁ, A., BERGERANDI, A.

1994a. Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe*, 46: 109-189

GOSÁ, A., BERGERANDI, A.

1994b. La herpetofauna en Navarra: conocer para gestionar. II. La conservación. Príncipe de Viana. Supl. Ciencias (en prensa)

GUYÉTANT, R.

1969. Influence du facteur température sur le développement embryonnaire de *Rana temporaria* L. et *Rana dalmatina* B. *Vie Milieu*, 20: 231-241.

GUYÉTANT, R.

1989. *Rana dalmatina*. In CASTANET, J., GUYÉTANT, R. (Coords.): *Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France*. Société Herpétologique de France, pp. 84-85.

KECSKÉS, F., PUKY, M.

1992. Spawning preference of the agile frog, *Rana dalmatina* B. *Proc.Sixth Ord. Gen.Meet. S.E.H.*, Budapest, pp. 251-254.

LÖSCHENKOHL, A.

1986. Niche Partitioning and Competition in Tadpoles. *Studies in Herpetology*, Rocek Z. (ed.), pp.399-402. Praga.

MORIN, P.J.

1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology*, 68: 675-683.

RIIS, N.

1986. *Springfroen pa Sydfyn. En autokologisk undersogelse af Rana dalmatina*. Odense Universitet, Biologisk Institut, pp. 1-64.

SALVADOR, A., CARRASCAL, L.M.

1990. Reproductive Phenology and Temporal Patterns of Mate Access in Mediterranean Anurans. *J.Herp.*, 24: 438-441,

SOFIANIDOU, T.S., KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P.

1983. Studies on the biology of the frog *Rana dalmatina* during the breeding season in Greece (Amphibia: Anura: Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, 4: 125-136.

STRÖMBERG, G.

1988. A study of the Jumping Frog (*Rana dalmatina*) in Blekinge. Sweden, 1982-1988. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 64: 107-109.

WARINGER-LÖSCHENKOHL, A.

1991. Breeding ecology of *Rana dalmatina* in Lower Austria: a 7-years study. *Alytes*, 9: 121-134.

ZUIDERWIJK, A., VEENSTRA, G.

1984. Observations on the occurrence of *Rana dalmatina* Bonaparte, 1840 in Basque Provinces (Amphibia, Ranidae). *Munibe*, 36: 139-140.