

MUNIBE (Ciencias Naturales - Natur Zientziak)	Nº 50	59 - 71	SAN SEBASTIAN	1998	ISSN0214-7688
---	-------	---------	---------------	------	---------------

# El declive de una población costera cantábrica de *Rana bermeja* (*Rana temporaria*)

## Declining of common frog (*Rana temporaria*) in a cantabrian coastal population

**GAKO-HITZAK:** Anfibioen hondamena, ugalketa, fenología, ugalketa-habitata, *Rana temporaria*, Euskal Herria, Iberia.

**PALABRAS CLAVE:** Declive de anfibios, reproducción, fenología, hábitat reproductor, *Rana temporaria*, País Vasco, Iberia

**KEY WORDS:** Amphibian declining, breeding, phenology, breeding habitat, *Rana temporaria*, Basque Country, Iberia.

**A. GOSÁ I**

### LABURPENA

Zazpi urtetan zehar (1991-97), Orioko (Gipuzkoa) basoigel gorria espeziearen itsas mailako populazio baten jarraipenak, bere hondamena antzematea baimendu du. 1991 ean 333 errute behatu ziren bitartean, 1997an 25 topatu ziren soilik. Ugalketa-biotopoak kokatzen diren lurzorua eraldaketa bortitza, 80.eko hamarkadaz geroztik, litzateke ale ugari inoiz izan ez duen populazio isolatuaren desagertapenaren jatorri nagusia. Klima xamurra duen eta itsasertzeko ingurukoa den populazio honen egokipen estrategia ez da gai bere habitataren lehorketa eritima egokitzeke.

Populazioaren ugalketa-ezaugarrietako batzuk ondokoak dira: errunaldiaren luzapen nabaria, azaroaren hasieran indarrean jartzen dena, otsaila edo martxo arte iraun dezakeelarik; emeen emarkortasun baxua (errute bakoitzeko 1.006 arraultz batezbestez); eta arren iraupena ugaltzen diren idoietan (batzuk bi hilabete eta erdi igaro izan dute bertan). Ikerketa eperako ugalketa tasa altuena abenduaren bigarren hamostaldian gertatzen da, erruketa osoaren % 60a eman denean hain zuzen.

### RESUMEN

El seguimiento de una población costera de rana bermeja en Orio (Guipúzcoa) durante siete años (1991-97) ha permitido constatar un declive que amenaza con su desaparición en un futuro muy próximo. En 1991 se contabilizaron 333 puestas, por sólo 25 en 1997. La intensa modificación del suelo donde se asientan los biotopos reproductores, desde finales de la década de los 80, sería la causa fundamental de la desaparición de una población aislada que nunca ha debido contar con un gran número de efectivos, cuya estrategia adaptativa a un medio costero de clima suave no es capaz de superar el ritmo de desecación de su hábitat.

Algunas de las características reproductoras de la población son el notable alargamiento de su periodo de puesta, que comienza a primeros de noviembre y puede extenderse hasta febrero y primeros de marzo; la baja fecundidad de las hembras (media de 1006 huevos por puesta) y la permanencia de los machos en los charcos donde se reproducen (algunos pasan en ellos hasta dos meses y medio). El pico reproductor medio para el período de estudio se produce en la segunda decena de diciembre, fecha en la que ya se ha hecho el 60 % de la puesta total.

### SUMMARY

A seven year study was made during the breeding season of a common frog (*Rana temporaria*) population at sea level (Basque Country, northern Spain). The great change of the soil in the last ten years has threatened the survival of this small isolated population due to the high rate of habitat desiccation. Three hundred and thirty three egg clusters were found in the breeding season of 1991, while only 25 clusters in 1997.

Some of the reproductive characteristics of this population are the remarkably enlarged spawning period, between the beginning of November and the end of February or early March, the low fertility (mean 1006 eggs per cluster), and the long stay of males on the breeding ponds (2.5 months in some cases). The mean reproductive peak for the studying period took place from the 10th to 20<sup>th</sup> of December, when 60 % of the whole spawning was made.

### INTRODUCCIÓN

La biología reproductora de la rana bermeja ha

sido objeto de numerosos estudios en el continente europeo (regiones media y septentrional) e Islas Británicas (ASTON *et al.*, 1987; BEATTIE, 1985; BERGER y RYBACKI, 1993; COOKE, 1975; CUMMINS, 1986; HAAPANEN, 1982; ELMBERG, 1990 y otros). En España, donde la especie tan sólo apa-

\* Sociedad de Ciencias Aranzadi. Dpto. de Vertebrados. Alto de Zorroaga, s/n. 20014 Donostia - San Sebastián (Spain)

rece en la región cántabro-pirenaica, apenas se ha investigado, si bien se cuenta con algunos estudios ubicados en el País Vasco, de cuya vertiente atlántica se conoce su ciclo sexual (ARRAYAGO y BEA, 1986), y Cataluña. Por otra parte, aunque la especie es frecuente en las áreas montañosas, se sabe de zonas en las que está en regresión (ESTEBAN, 1997).

Las características del hábitat de reproducción en el País Vasco son coincidentes, en rasgos generales, con las habituales en el continente europeo (ARRAYAGO y BEA, 1985). La benignidad climática en el Cantábrico permite la actividad ininterrumpida de la rana durante todo el ciclo anual (ARRAYAGO y BEA, 1985; ESTEBAN *et al.*, 1987; GALÁN, 1989), lo que se traduce en una fenología reproductora netamente diferenciada de la encontrada en otras poblaciones europeas. El inicio de la puesta tiene lugar entre el 15 de noviembre y el 24 de diciembre en la vertiente atlántica del País Vasco, y se produce cuatro días después de haber descendido la temperatura a 4°C, cuando ésta aumenta (BEA *et al.*, 1986). La temperatura parece ser también el factor desencadenante de la puesta en Inglaterra, a baja-media altitud (BEATTIE, 1985).

La población costera de Motondo (Orio, Guipúzcoa), objeto de este estudio, se encuentra en una situación poco frecuente en España, teniendo en cuenta que la rana bermeja es una especie de hábitos montanos (GARCÍA-PARIS, 1985).

Un segundo factor aumenta su interés: el aislamiento geográfico y la aparente concentración de sus individuos en un área reducida que, hasta poco antes de iniciarse el trabajo de campo, disfrutaba de un hábitat apropiado. Al menos una parte de la población debe pasar en él todo el ciclo anual. La exigüidad y fragilidad que presenta, en situación interpretable como panmíctica, y la inminente destrucción de su hábitat impulsaron el inicio de un estudio poblacional que intenta aportar algunos elementos de discusión para la interpretación del amplio abanico de estrategias adaptativas desplegado por la especie. Inevitablemente, la próxima desaparición a la que parece destinada esta población ha enfocado dicho estudio hacia un análisis del declive y de las posibilidades de supervivencia que manifiestan ciertas poblaciones de anuros enfrentadas a la modificación intensa de su hábitat en cortos períodos de tiempo.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Area de estudio

El paraje denominado Motondo, en Orio (Guipúzcoa, 43°16'N), es una antigua barra limoarcillosa de dinámica marismiega, de unas 20 ha de superficie, en la orilla izquierda del estuario del Oria, a unos 3 km de la desembocadura. Tras un proceso secular de rellenado con aporte de tierras y desecación para la puesta en cultivo, la ribera ha sido trasformada en una plataforma ganada al proceso mareal, surcada de acequias y canales de drenaje. Un arroyo recoge las aguas de la colina situada al sur del lugar y, bordeando a éste, desagua en la ría por el extremo occidental del mismo (figura 1). La región costera donde se ubica el paraje soporta un clima oceánico templado, con temperaturas medias anuales de 12 a 13°C y pluviosidad superior a 1400 mm.

A finales de los años 60, cuando la propiedad del suelo de Motondo queda concentrada en un reducido número de particulares, se realiza una serie de actuaciones encaminadas a impedir la dinámica mareal, que hasta entonces funcionaba en mayor medida. Durante las dos décadas siguientes el proceso natural de colmatación hace evolucionar netamente la vegetación hacia los estratos superiores (dulceacuícolas) de la marisma, sin apenas aprovechamiento agrícola; hasta que a finales de los 80

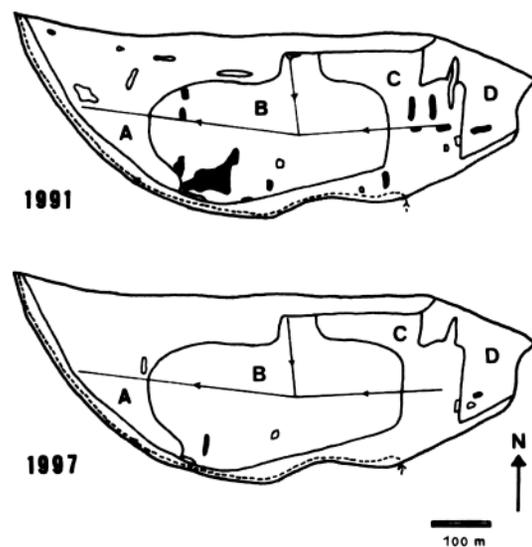


Figura 1. Mapa de Motondo (Orio, Guipúzcoa) incluyendo las zonas (A-D) y biotopos reproductores (ver descripción en texto), en los años extremos de estudio (1991 y 1997).

--- acequias principales — arroyo

Biotopos de puesta: □=charcos ■=acequias



Zona A: Rellenos y escombrera en 1991



Zona A: Rellenos y escombrera en 1998



Zona B: Vegetación halófila en 1991



Zona B: Pradera artificial en 1998

Figura 2: Panorámicas de las áreas de puesta en Motondo.

comienza la serie definitiva y drástica de actuaciones en el mismo sentido (rellenos, cierres del flujo mareal y dulceacuícola, talas y desbroces, quemadas y siembra de pradera artificial), intensamente desarrolladas en los 90, que eliminan los restos de vegetación halófila y desecan los humedales supervivientes u originados tras las actuaciones anteriores.

El origen de la población de rana bermeja en Motondo es desconocido. La especie no se encuentra actualmente en los tramos finales de los cursos de la vertiente cantábrica, y dicha población es su única representante a nivel del mar en el País Vasco. La rana se reproduce en áreas dispersas que abarcan todo el paraje, el cual puede fragmentarse morfológicamente en cuatro zonas reproductoras para la especie, desde 1991, fecha en que comienza el estudio (figuras 1 y 2):

A. Zona occidental, rellena con aporte externo de tierras y escombros, que ha evolucionado configurando un ecosistema mixto de charcos, algunos provistos de vegetación estabilizada (*Phragmites australis* Trin. ex Steudel, *Juncus maritimus* Lam.), y matorral húmedo atlántico y ruderal (*Ulex europaeus* L., *Salix atrocinerea* Brot., *Dorycnium rectum* (L.) Ser., *Rubus ulmifolius* Schott.).

B. Pastizal halófilo caracterizado por una vegetación propia de los estratos superiores de la marisma (*P. australis*, *Juncus effusus* L., *J. maritimus*, *Scirpus maritimus*, L., *Baccharis halimifolia* L.), surcado de acequias de drenaje salobres, que han ido perdiendo salinidad en el tiempo con las modificaciones del paisaje.

C. Aliseda de *Alnus glutinosa* (L.) sobre suelos en nivel freático casi aflorante, con sotobosque de *S. atrocinerea*, *Laurus nobilis* L., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Ilex agulfolium* L., *R. ulmifolius*, acequias de agua dulce y charcos con vegetación acuática (*P. australis*, *Iris pseudacorus* L.).

D. Prados de siega en el extremo oriental, con acequias que pierden gradualmente salinidad y encharcamientos temporales.

Esta situación encontrada a comienzos del estudio ha evolucionado, a causa de las actuaciones antrópicas, hacia una pérdida progresiva de los humedales más antiguos, paralela a la destrucción prácticamente total de las zonas que mantenían los pastizales de vegetación halófila. Parte de la escombrera ha sido nuevamente rellena y allanada, y pactada por ganado equino; el pastizal acuático ha sido desbrozado, quemado, labrado y sembrado

con pradera artificial (*Lolium sp.*, *Trifolium sp.*), y la aliseda ha disminuido en extensión, perdiendo su orla occidental, drenada por acequias e impidiéndose la entrada de agua del arroyo (figuras 1 y 2).

### Metodología

Entre 1991 y 1997 se ha seguido la fenología reproductora de la rana bermeja en Motondo mediante visitas cada 10 días, en itinerarios que cubrían la totalidad de la superficie del lugar. Tras cada una de las tres visitas mensuales se contabilizaban las puestas realizadas en los diez días precedentes. La práctica de campo adquirida permitió asignar sin dificultad las puestas a una u otra decena del mes, según el estadio del desarrollo embrionario en que se encontraran.

A efectos de simplificación de la denominación se ha consignado como año reproductor el del comienzo de la actividad. La gran duración del período de puesta sugiere un análisis de la estrategia reproductora mediante la fragmentación del mismo en dos fases delimitadas a partir del pico o concentración de puestas principal (moda). El punto de inflexión no resultó un pico medio de puestas, de modo que las dos fases no las agruparon al 50%. El pico medio ha sido utilizado en estudios en los que se contabilizaba diariamente la ovoposición (ELMBERG, 1990). Los períodos de puesta se clasificaron en largos y cortos, a partir del umbral de los tres meses, atendiendo a las diferencias interanuales detectadas en su duración. Los datos obtenidos para dichos períodos se han reagrupado para su posterior análisis en cuatro bloques, bajo dos premisas relacionadas con la fenología de puesta: por un lado se estimó el máximo reproductor representativo del conjunto de la población en los siete años de estudio, mediante la media ponderada interanual de las puestas, resultando éste en la segunda decena de diciembre, de manera que una primera fase reproductora abarcaría desde noviembre hasta el máximo, y una segunda se extendería entre la tercera decena de diciembre y enero, febrero o primera decena de marzo, dependiendo del año (apéndice 1). Por otra parte, se tomó la primera decena de marzo -duración máxima del período de puestas detectado (1992)- como límite de separación razonable para comparar la pérdida de puestas (embriones o larvas) entre la ovoposición y la emergencia de las ranitas.

Se consignó la variación anual, por pérdida o creación, de humedales potenciales para la repro-

ducción, para un posterior análisis del uso espacial efectuado por las ranas en dichos biotopos, habiéndose considerado éstos como utilizados cuando se detectó en ellos la presencia de puestas. Los humedales se catalogaron previamente según su entidad y antigüedad. La potencialidad reproductora de un biotopo se determinó por observación directa de sus características morfológicas, ya que la especie no selecciona los hábitats reproductores en función de las cualidades químicas del agua (ASTON *et al.*, 1987). Durante todos los años de estudio se registraron sistemáticamente los biotopos reproductores y el número de masas de huevos depositadas en ellos. En el análisis de la productividad anual de puestas se descartaron aquéllas en las que se constató la pérdida de la totalidad de sus huevos, habiendo sido inventariadas las que, en la proporción que fuera, culminaron su ciclo hasta la emergencia de los juveniles. Se añadieron evaluaciones de parámetros registrados sólo durante uno o más años, por motivos logísticos. Es el caso de los datos biométricos de los adultos (longitud hocico-urostilo y peso, medidos en el momento de la captura con calibre a una aproximación de 0.05 mm y dinamómetro con aproximación de 0.5 gr, respectivamente), que para los machos se registraron en los años comprendidos entre 1991 y 1995 y para las hembras en sólo dos años, 1991 y 1994. La escasez de capturas de hembras fue debida al régimen de prospección (cada diez días), poco compatible con el reducido tiempo que éstas permanecen en los humedales. El número de huevos de cada puesta se obtuvo por conteo directo (CALEF, 1973) en muestreos al azar hechos en 1992 y 1993. El desarrollo larvario hasta la emergencia se siguió entre los años 1991 y 1993. En este último año se estimó la cohorte anual por conteo directo de metamorfoseados en ocho biotopos reproductores, en

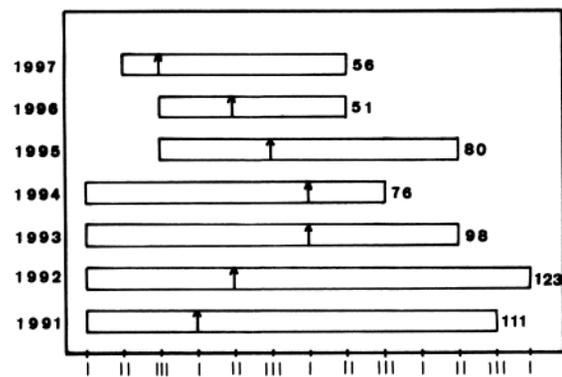


Figura 3. Duración aproximada del período de puesta en Motondo, registrado cada diez días. Los números junto a las barras expresan el mínimo de días de puesta para cada año.

↑ Máximo reproductor anual

los que pudo seguirse el desarrollo larvario y estimarse la mortalidad de los renacuajos, y mediante el vallado de otro biotopo con una lámina de fibra de vidrio y la instalación de trampas de paso tapadas. La estima de la densidad de adultos se hizo para el período reproductor de 1994, habiéndose seleccionado la zona de rellenos (A) como área de muestreo significativa, por acoger año tras año una población reproductora numerosa. El censo de los machos se obtuvo siguiendo técnicas de marcaje (amputación de falanges) y múltiples recapturas, según estimas desarrolladas por Schnabel (media ponderada), Seber (media no ponderada) y Schumacher y Eschmeyer (regresión) (BEGON, 1979); el de las hembras, puesto que el número de capturas fue muy bajo, se calculó indirectamente a partir del número de puestas contabilizadas (HAAPANEN, 1982; BERGER, 1987; ISHCENKO, 1989). Un fenómeno relativamente frecuente fue la aparición de puestas fragmentadas en dos o más paquetes más o menos disgregados, a corta distancia unos de otros. En tales casos, los fragmentos fueron agrupados y contabilizados como una sola puesta. El tamaño efectivo de la población adulta se estimó mediante la fórmula de WRIGHT (1938)  $-N_e = 4N_mN_h/(N_m + N_h)$ , siendo  $N_m$  y  $N_h$  los números de machos y hembras reproductores, respectivamente, aplicándola para una proporción de sexos desigual (BERVEN y GRUDZIEN, 1990).

En el análisis estadístico se utilizó habitualmente el test de la G en sus diversas modalidades de aplicación (tests de bondad de ajuste repetidos, tests de homogeneidad de conjuntos de repeticiones, tests de independencia RxC) (SOKAL y ROHLF, 1979).

## RESULTADOS

### Fenología

El período reproductor es variable entre años, y está comprendido entre 7 y 16 semanas, habiéndose producido un acortamiento progresivo del mismo, definido por un retraso en su iniciación y un adelanto en su terminación en los últimos años de estudio (figura 3). La fecha más temprana de las primeras puestas es la primera decena de noviembre, y la más tardía de las últimas la primera de marzo. En 1992, año que registra el período reproductor más dilatado, se observaron machos en celo y hembras portadoras de oocitos maduros en torno a los humedales a finales de septiembre, lo

que adelanta en más de un mes la presencia registrada de los adultos en los biotopos de reproducción en las poblaciones atlánticas del País Vasco, que se produce justo antes de la puesta (BEA et al., 1986). La posible causa de esto sería el aislamiento, concentración y escasa movilidad de los individuos de la población de Motondo.

### Biometría

No se han apreciado diferencias significativas en el tamaño corporal de los machos adultos (ANOVA,  $F_{4,85} = 2.2826$ ;  $P > 0.05$ ), por lo que se han agrupado en una única muestra de media 69.54 mm ( $s = \pm 4.08$ ;  $n = 90$ ; intervalo: 60.05-77.00). El tamaño corporal de las hembras adultas también permanece homogéneo ( $t = 0.2773$ ; ns), con una media de 82.26 mm ( $s = \pm 7.81$ ;  $n = 9$ ; intervalo: 68.80-95.85). Dicho tamaño resulta significativamente mayor que el de los machos ( $t = 7.7964$ ;  $P < 0.001$ ).

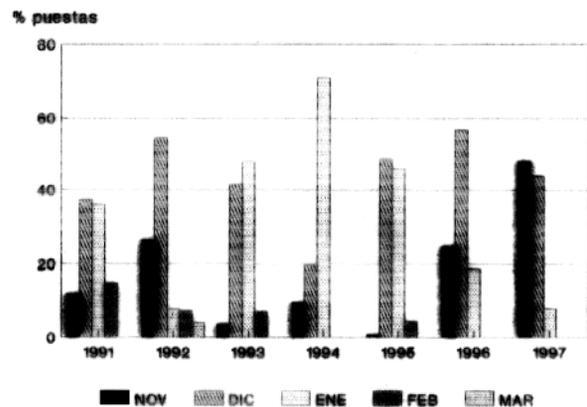


Figura 4. Frecuencia mensual (%) de puestas.

El peso medio de los machos reproductores no presenta diferencias significativas (ANOVA,  $F_{4,74} = 1.4420$ ;  $P > 0.05$ ), siendo de 30.61 gr ( $s = \pm 6.69$ ;  $n = 79$ ; intervalo: 16.0-54.5). En los dos años de registro no se obtuvo muestra suficiente para establecer comparaciones entre el peso de las hembras adultas, por lo que se agruparon los datos, obteniéndose un peso medio de 53.3 gr ( $s = \pm 14.24$ ;  $n = 5$ ; intervalo: 33.0-66.5). Dicho peso es significativamente mayor en hembras que en machos ( $t = 6.5889$ ;  $P < 0.001$ ).

### Número de puestas

El número de puestas ha sufrido un descenso continuado en los últimos siete años, drástico en los dos últimos. En 1997 se había reducido al 7.5% de las puestas realizadas en 1991, que fue el año de mayor éxito reproductor (tabla 1). Existe constancia en el período que acoge la mayor cantidad de puestas, que es el comprendido entre diciembre y enero (figura 41, con un 42 y un 36% de las puestas totales, respectivamente ( $X^2 = 321.1867$ ; 24 g.L.;  $P < 0.0011$ ).

	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	TOTAL
1991	39	125	120	49	-	333
1992	58	120	17	16	9	220
1993	10	119	137	20	-	286
1994	11	23	83	-	-	117
1995	1	56	53	5	-	115
1996	20	46	15	-	-	81
1997	12	11	2	-	-	25

Tabla 1. Frecuencia mensual de puestas contabilizadas en el período de estudio.

### Número de huevos

No se apreciaron diferencias significativas entre los números medios de huevos por puesta en los dos años de registro ( $t = 0.0958$ ; ns), por lo que se agruparon, obteniéndose una media de 1006.23 huevos por puesta ( $s = 1237.95$ ;  $n = 21$ ; intervalo: 699-1548;  $CV = 24.25\%$ ). Una puesta excepcionalmente pequeña, de 207 huevos, no se incluyó en la muestra. Dicha puesta supone el registro menor para la especie, anteriormente de 486 huevos, también para el País Vasco atlántico (ARRAYAGO y BEA, 1986). La estima del conjunto de huevos depositados durante el período de estudio fue de 221.000 (11.050 huevos/ha) y 287.000 (14.350 huevos/ha), respectivamente.

### Desarrollo larvario

La duración del desarrollo larvario es variable, dependiendo de la climatología y el caudal almacenado en los biotopos reproductores, extendiéndose entre tres meses en 1991 (charcos temporales expuestos a todos los vientos, a orillas de la ría) y, al menos, cuatro meses y medio en 1993 (charcos temporales de la zona sur, en área umbría y fresca). En 1991 se pudo apreciar una cierta sincronización

en la culminación del ciclo larvario en puestas realizadas con un mes de diferencia, cuyos metamorfoseados emergieron en un intervalo de diez días. La sincronización en 1993 pudo detectarse entre puestas realizadas en áreas de condiciones físicas diferenciadas (abiertas e insoladas de la zona A frente a otras depositadas en la zona sur de B, más umbría) (figuras 1 y 5). En dicho año pudieron detectarse indicios de variabilidad intrapoblacional en el tamaño corporal a la emergencia, puesto que metamorfoseados provenientes de charcos someros en juncales (zona A) tenían un tamaño medio de 11.82 mm ( $s = 10.57$ ;  $n = 25$ ; intervalo: 11.00-13.05;  $CV = 4.85\%$ ), frente al de los originados en las rodadas de una pista (zona A), de 14.65 mm ( $s = \pm 1.29$ ;  $n = 3$ ; intervalo: 13.90-16.15)

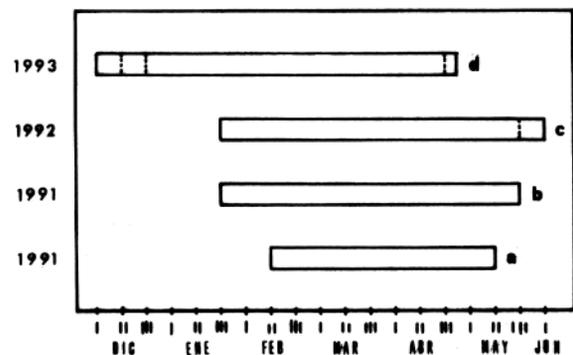


Figura 5. Duración del ciclo de desarrollo larvario, desde la puesta hasta la emergencia de juveniles.

- Charcos expuestos, junto a la ría (zona A)
- Charcos en umbría (zona B)
- Charcos en umbría (zona C)
- Charcos expuestos, en escombrera (zona A), y charcos y acequias en umbría (zona B)

Otras fechas de puesta y emergencia en los mismos biotopos

### Permanencia de los machos en los biotopos reproductores

Entre 1991 y 1995 se marcaron 99 individuos adultos (91 machos y 8 hembras). Mediante recapturas se estimó la movilidad de los machos durante la estación reproductora y la duración de su permanencia en los biotopos.

En 1994 los machos permanecieron una media de 15.06 días ( $s = 18.66$ ;  $n = 16$ ; intervalo: 3-34) en los biotopos de puesta (charcos someros de la zona A), moviéndose una media de 4.68 m ( $s = 17.31$ ;  $n = 16$ ; intervalo: 0-25). Dicha estancia supone el 19.8% de la duración mínima de la estación reproductora de ese año (76 días). El 56% de los machos muestreados no se movió o hizo cortos desplazamientos a los charcos próximos, volviendo

al charco donde habían sido capturados. Sin embargo, se registraron casos netamente superiores de estancia en los biotopos: en 1991 un macho permaneció 76 días en el mismo charco (zona A, colonizado por carrizo), cubriendo el 68% de la estación reproductora mínima de ese año (111 días). Teniendo en cuenta que en ese biotopo concreto la estación duró 80 días, permaneció en él durante la práctica totalidad de la misma. En 1993 dos machos estuvieron al menos 48 días en el mismo charco (zona A, desprovisto de vegetación acuática), cubriendo el 49% de la estación reproductora, y teniendo en cuenta que ésta duró 60 días en dicho biotopo, pasaron allí el 80% de la misma. La pérdida de peso estimada a lo largo de la fase reproductora acuática de los machos en el área de estudio ha sido del 13-20% ( $n = 3$ ) y el desplazamiento máximo obtenido, para un macho recapturado en un charco (zona A) situado a unos 120 m del registrado 387 días antes, en la misma zona.

### Tamaño de la población

La reproducción en la zona seleccionada se extendió durante unos 48 días en 1994, concentrándose sobre un grupo de charcos temporales próximos entre sí y aparentemente desconectados de los humedales colindantes en cuanto a actividad reproductora, como lo demuestra el hecho de que las recapturas pusieran de manifiesto la permanencia de los machos en los charcos del área considerada por períodos comprendidos entre 3 y 34 días (media de 15 días), con cortos desplazamientos entre charcos, de entre 5 y 25 m. Consideramos, por tanto, la población como cerrada, para poder aplicarle los métodos de estima de densidad adecuados, asumiendo un ligero error proveniente de algún macho que pudiera haber accedido a los humedales fuera del período de censo.

La estima de Schnabel dió como resultado la presencia de 42.5 machos en la zona muestreada, con una aproximación del intervalo de confianza al 95% de 25-59 individuos. El método de la media no ponderada (Seber) aportó la cifra de 43.4 machos, con un intervalo aproximado al 95% de 28-58 individuos, y la estima de Schumacher y Eschmeyer (regresión), 44.8 machos, con un intervalo de confianza para el 100% de probabilidad, de 28-100 individuos.

La estima de la población de hembras adultas fue de 19 individuos, a partir de las 19 puestas contabilizadas en el área durante el período de censo

de los machos. Utilizando la media de 43.6 machos para las tres estimas anteriores, la proporción de sexos obtenida sería de 2.29:1 favorable a los machos. Si asumiéramos que dicha proporción fuera representativa de todo el área de estudio durante la estación reproductora, teniendo en cuenta que en 1994 se contabilizaron 117 puestas, el número de adultos (suma de machos y hembras) estimado sería de 385 (19 ranas/ha), mientras que el tamaño efectivo de la población, según la fórmula de Wright, sería de unos 325 individuos.

### Productividad de puestas y estrategia reproductora

La proporción de puestas completamente perdidas supera el 52% del total de masas depositadas durante todos los años de estudio. Es independiente de cada año y heterogénea ( $G = 221.018$ ; 6 g.l.;  $P < 0.001$ ), a causa del exceso de pérdidas en los años 1992, 1995 y 1996, y del de puestas viables de 1991, bajo la hipótesis de pérdidas al azar (test  $G$ , 1 g.l.;  $P < 0.001$  en los cuatro casos). Las causas de mortalidad (naturales o antrópicas) actúan independientemente del año, y la proporción de puestas perdidas es heterogénea ( $G = 238.026$ ; 6 g.l.;  $P < 0.001$ ). debido fundamentalmente a la actuación de causas naturales (deseccación de los humedales por filtrado o evaporación, infecciones fúngicas, depredación), cuya magnitud es sólo equiparable a la de las causas antrópicas (lixiviados, rellenos y drenajes) en los años 1991 y 1993 (test  $G$ , 1 g.l.;  $P < 0.001$  para los cinco años restantes) (tabla 2). No ha sido posible detectar el origen último de ciertas pérdidas, consignadas en el estudio como naturales, que puede estar en las alteraciones antrópicas y producir sus efectos posteriormente -incluso años después- de manera que el registro de causas antrópicas habría sido subestimado.

	VIABLES	PERDIDAS NATURALES	PERDIDAS ANTRÓPICAS	% PERDIDAS
1991	245	38	50	26.4
1992	75	145	0	65.9
1993	130	90	66	54.5
1994	64	53	0	45.3
1995	8	107	0	93.0
1996	23	49	9	71.6
1997	17	8	0	32.0
TOTAL	562	490	125	52.2

Tabla 2. Viabilidad anual de las puestas.

Los tres criterios definidos para analizar el período de puestas (año reproductor, fase antes y después del máximo y pérdida de puestas antes y después de la primera decena de marzo) son dependientes entre sí ( $G = 505.064$ ; 19 g.l.;  $P < 0.001$ ) (tabla 3). Realizados los tests de independencia para detectar las posibles relaciones entre criterios, tomados dos a dos, resultaron todos ellos dependientes, generalmente con  $P < 0.001$ . Además, se ensayaron nuevas agrupaciones de los datos, enfrentando los años de período reproductor largo a los de período corto (figura 3), resultando igualmente dependientes ( $G = 91.31$ ; 3 g.l.;  $P < 0.001$ ) (apéndice 2).

	FASE	PERDIDAS ANTES MAR-I	PERDIDAS DESPUÉS MAR-I	TOTAL
1991	I	51	6	57
	II	11	20	31
1992	I	133	0	133
	II	3	9	12
1993	I	17	21	38
	II	83	35	118
1994	I	11	5	16
	II	3	34	37
1995	I	19	0	19
	II	56	32	88
1996	I	16	27	43
	II	3	12	15
1997	I	1	5	6
	II	2	0	2
TOTAL	I	248	64	312
	II	161	142	303

**Tabla 3.** Pérdida de puestas antes y después del umbral de la primera decena de marzo, dependiendo de la fase reproductora en que fueron hechas.

Por tanto, las causas que originan la destrucción de las puestas afectan durante todo el período, tanto en años de período largo como corto, produciéndose pérdidas significativas que son, globalmente, mayores antes de marzo. Sólo se aprecia una pérdida de puestas superior después de marzo en puestas procedentes de la segunda fase reproductora (a partir de diciembre-III) en años de período corto (apéndice 2). Una fenología de larga duración se revela como una estrategia adecuada para superar la pérdida de puestas procedentes de la fase primera.

### Reclutamiento

En 1993 se hizo una estima de la producción mí-

nima anual de ranitas en Motondo, contabilizando los metamorfoseados en 98 de las 104 puestas depositadas en los biotopos de reproducción utilizados en la zona A (rodadas en una pista, charcos colonizados de juncos sobre sustrato diverso), que suponen el 34.2% de la puesta global en ese año. Se contabilizaron 153 ranitas, y teniendo en cuenta que el número medio de huevos por puesta en ese año fue de 998.16, se pudo estimar una mortalidad máxima aproximada del 99.85% para esa zona. Asumiendo unos índices de mortalidad semejantes en el resto de biotopos reproductores de Motondo, la cohorte anual mínima pudo estimarse en 420 metamorfoseados, esto es, unas 21 ranitas/ha, de manera que cada puesta depositada contribuiría a la generación siguiente con una media de 1.46 juveniles emergidos.

### Uso de los biotopos de reproducción

Frente a un medio acuático cambiante año tras año, el número de biotopos reproductores potenciales, aunque no su entidad, se mantiene relativamente constante en el área de estudio (tabla 4). Si bien las proporciones de los biotopos utilizados resultan heterogéneas entre años, dependiendo de éstos ( $GH = 33.974$ ; 6 g.l.;  $P < 0.001$ ). Un test de homogeneidad agrupa los años que cuentan con las menores frecuencias de uso de biotopos, frente a los años de máximas frecuencias, y que causan la heterogeneidad detectada en el agrupamiento anterior ( $GH = 17.514$  y  $14.528$ ; 6 g.l.;  $P < 0.001$  y  $0.01$ , respectivamente).

	BIOTOPOS UTILIZADOS	POTENCIALES NO UTILIZADOS
1991	40	47
1992	35	59
1993	39	49
1994	19	65
1995	24	60
1996	23	60
1997	9	63

**Tabla 4.** Disponibilidad anual de biotopos reproductores

La rana bermeja realiza sus puestas en tres tipos de biotopos: charcos desprovistos de vegetación acuática, charcos vegetados y acequias, con frecuencias no dependientes del año ( $G = 18.83$ ; 12 g.l.; ns) (tabla 5). Sin embargo, el número de puestas depositadas por biotopo es significativamente heterogéneo, dependiendo del año ( $G_H =$

92.48; 12 g.l.;  $P < 0.001$ ) (tabla 5). El número medio de puestas depositadas en cada biotopo reproductor (charco, acequia) varía interanualmente (Kruskal-Wallis:  $H = 19.09$ ; 6 g.l.;  $P < 0.01$ ) (tabla 6).

	BIOTOPOS			PUESTAS POR BIOTOPO		
	AB		C		ABC	
1991	14	14	12	131	134	68
1992	16	9	10	116	85	19
1993	11	15	13	73	130	83
1994	8	6	5	56	46	15
1995	14	3	7	90	7	18
1996	13	1	9	39	7	35
1997	3	4	2	8	12	5

**Tabla 5.** Frecuencia de biotopos reproductores utilizados anualmente, y de puestas por biotopo reproductor.  
A: Charcos no vegetados; B: Charcos vegetados; C: Acequias

	Media	s	n	Intervalo
1991	8.32	6.22	40	1-28
1992	6.28	7.76	35	1-39
1993	7.33	6.73	39	1-33
1994	6.15	5.80	19	1-18
1995	4.79	5.70	24	1-21
1996	3.52	2.55	23	1-10
1997	2.77	1.98	9	1-6

**Tabla 6.** Frecuencia media anual de puestas por biotopo reproductor (charco, acequia).

Se constata una fidelidad del conjunto de la población a los biotopos reproductores ya utilizados en años anteriores, en cuanto que acude profusamente a depositar los huevos en ellos, aunque también se reproduce en los nuevos humedales originados cada año por la acción antrópica (tabla 7). Excluidos los datos del primer año de estudio, del que no se sabe con seguridad el origen de todos sus humedales, resulta que el uso de éstos como biotopo reproductor es heterogéneo, dependiendo del año ( $GH = 22.09$ ; 5 g.l.;  $P < 0.001$ ).

La frecuencia anual de puestas, dependiendo de la antigüedad del biotopo, es también heterogénea ( $GH = 137.41$ ; 5 g.l.;  $P < 0.001$ ). El correspondiente test de homogeneidad pone en evidencia la existencia de dos conjuntos de años, concordantes con los establecidos en el análisis anterior, del uso de los biotopos. Los años en que utilizan más los antiguos realizan significativamente más puestas en ellos (1992 a 1994), y viceversa (tabla 7). Cada

biotopo reproductor acoge anualmente una media de puestas superior cuando es de origen antiguo, aunque no es significativa estadísticamente. El azar explica igualmente las diferencias interanuales dentro de cada una de las categorías de biotopos ( $H$  de Kruskal-Wallis no significativa en todos los casos) (tabla 8).

	BIOTOPOS UTILIZADOS		NUMERO DE PUESTAS	
	BIOTOPOS ANTIGUOS	BIOTOPOS NUEVOS	BIOTOPOS ANTIGUOS	BIOTOPOS NUEVOS
1992	22	13	164	56
1993	28	11	221	65
1994	18	1	114	3
1995	10	14	51	64
1996	9	14	34	47
1997	5	4	11	14

**Tabla 7.** Frecuencia anual de biotopos utilizados y de puestas, dependiendo de la antigüedad del biotopo.

	BIOTOPOS ANTIGUOS				BIOTOPOS NUEVOS			
	Media	s	n	Intervalo	Media	s	n	Inter.
1992	7.45	9.23	22	1-39	4.30	3.85	13	1-14
1993	7.89	7.59	28	1-33	5.90	7.18	11	1-22
1994	6.33	5.92	18	1-18	3.00	-	1	3
1995	5.10	6.24	10	1-21	4.57	5.51	14	1-20
1996	3.77	1.83	9	2-7	3.35	3.32	14	1-10
1997	2.20	1.64	5	1-4	3.50	2.38	4	1-6

**Tabla 8.** Frecuencia media anual de puestas por biotopo (charco, acequia), dependiendo de su antigüedad.

## DISCUSIÓN

La latitud permite desarrollar una gran variabilidad reproductora a algunos animales ectotermos de amplio rango de distribución paleártica (BRANA y BEA, 1987). En las poblaciones ibéricas a baja altitud (desde el nivel del mar hasta 600 m), la rana bermeja puede iniciar la puesta en octubre (GALÁN, 1989; GOSÁ y BERGERANDI, 1994), prolongándola notablemente, en contraste con el comportamiento reproductor explosivo (RYSER, 1989) y la gran reducción del período de puesta descrito en las poblaciones septentrionales (HAAPANEN, 1982; ARAK, 1982; ELMBERG, 1990). La sincronización de la puesta se da en latitudes por encima de los 50°N y en alta montaña, donde la especie no suele superar períodos superiores a un mes (HAAPANEN, 1982). El inicio de la puesta en Motondo (primera decena de noviembre) se adelanta en algunos días al generalmente encontrado en el País

Vasco atlántico (BEA *et al*, 1986) y la ovoposición se prolonga a ambos lados del pico reproductor medio global (segunda decena de diciembre), contabilizándose el 60% de la misma en la fase primera o ascendente. El promedio de huevos por puesta en Motondo es ligeramente superior al del País Vasco atlántico, si bien coincidente en los extremos del intervalo (ARRAYAGO y BEA, 1986).

El tamaño medio de las poblaciones de rana bermeja fluctúa anualmente en una misma localidad (HAAPANEN, 1982; LOMAN, 1984) por causas naturales (variación en la producción de cohortes), por lo que las características reproductoras de una población deben ser descritas en estudios realizados en años sucesivos (CUMMINS, 1986). Aunque sólo la puesta (número de masas de huevos depositadas cada diez días) y la evolución del hábitat reproductor han sido sistemáticamente seguidos durante los siete años del presente estudio, el registro en años concretos de una serie de parámetros poblacionales y las circunstancias de deterioro del hábitat permiten analizar la estrategia reproductora de las ranas de Motondo, por comparación con otras poblaciones septentrionales bien conocidas.

El período de estudio sirve para caracterizar la evolución histórica de la población, en lo que puede ser el proceso final de su desaparición definitiva. Los tres primeros años (1991-93) parecen responder al período último de una población fluctuante, capaz de integrar como causas 'naturales' las alteraciones antrópicas del medio en sus últimos decenios. La densidad poblacional de hembras y de puestas, asumiendo su equivalencia porque todas las hembras adultas se reproduzcan anualmente (RYSER, 1989), y la coincidencia en el tiempo de los adultos reproductores, correlacionada con una mayor densidad (COOKE, 1975; HAAPANEN, 1982), son patentes en Motondo durante este período (tabla 6). En 1991 la densidad es tal que, dependiendo de las variables climatológicas, la ovoposición se concentra en tres picos o modas que agrupan el 48% de la puesta (apéndice 1). Son los años en que ésta se prolonga por encima de los tres e, incluso, cuatro meses (figura 3).

En 1994-95 la población vive una fase intermedia de deterioro, a la que puede haber contribuido la alteración de hábitats reproductores por causas antrópicas, constatada en 1991 y 1993. El bajo reclutamiento de juveniles registrado en 1993 pudo contribuir a esta situación y a la producida después, en 1996-97, cuando la amenaza de desaparición alcanza su máxima cota, si bien se sabe que en po-

blaciones septentrionales no siempre el éxito reproductor (número de juveniles metamorfoseados anualmente) está correlacionado con el número de puestas hechas (KUTENKOV, 1995). El acortamiento del período reproductor -que llega a ser inferior a los dos meses en 1996- actuaría en paralelo con el descenso poblacional que predice el bajo número de masas de huevos registrado y con la alta mortalidad premetamórfica, encontrada en años anteriores (1994), a los que habría que añadir la baja fecundidad constatada para la población (véase recopilación bibliográfica en JOLY, 1991) y la tendencia de las hembras a efectuar puestas solitarias bajo esas circunstancias desfavorables. De las 98 masas de agua utilizadas en la reproducción durante el estudio, sólo en dos de ellas repitieron las ranas la puesta todos los años, y en otras dos durante 6, en las zonas que permanecieron más estables o sufrieron las menores modificaciones. Sin embargo, la estrategia localmente desarrollada ha sido efectiva para la supervivencia de la población bajo circunstancias más o menos naturales.

La relativamente baja longevidad comprobada en poblaciones costeras cantabras (máximo de 5 años en machos de Asturias; ESTEBAN *et al*, 1987), la menor supervivencia de la especie a edades más tempranas (ELMBERG, 1990), estando comprendida la supervivencia de los adultos de un año a otro entre el 30 y el 51 % (KUTENKOV, 1995), y la alta mortalidad de éstos a baja altitud (GIBBONS y McCARTHY, 1984; ESTEBAN, 1990), así como las dificultades de recambio a partir de las rarificadas clases de edad juveniles, en caso de que éstas sean pautas asimilables a la población de Motondo, no le auguran posibilidades de supervivencia si las circunstancias medioambientales persisten. Frente a esto, apenas se ha detectado mortalidad durante la reproducción, pues tan sólo tres adultos (dos hembras y un macho) aparecieron muertos en las charcas durante los siete años de estudio.

La repetición de las fechas del inicio del período de puesta, con sólo pequeñas variaciones, puede estar causada por ritmos endógenos (KOSKELA y PASANEN, 1975) bajo adaptaciones locales, sensibles a la acumulación de temperaturas (BEATTIE, 1985), a los que una climatología relativamente homogénea en el otoño costero no produce alteraciones significativas, en contraposición a la hipótesis de los ritmos circadianos (BEATTIE, 1985).

La ampliación del período reproductor en un clima costero benigno permitiría culminar el desarrollo a una parte de la población de larvas originadas

en la fase reproductora posterior al máximo de puestas. La permanencia de los machos en los humedales durante una gran parte del período de puesta, comportamiento no detectado en las poblaciones más septentrionales (ELMBERG, 1990), ampliaría las posibilidades reproductoras de una mayor parte de individuos y, por tanto, el intercambio génico (LAURILA y SEPPÄ, 1998), en una población cuyo tamaño ha debido ser históricamente limitado.

La rana bermeja de Motondo reconoce los humedales donde anualmente se reproduce, depositando en ellos un número superior de puestas. Su versatilidad se pone de manifiesto en los años en que utiliza profusamente los biotopos de nueva formación. El ritmo continuo e intenso de alteración del hábitat impide la viabilidad de una población escasa en efectivos. Si bien el número de biotopos aparentemente útiles para la reproducción no ha sufrido un descenso acusado, es un hecho que la densidad, y sobre todo la estabilidad, de puntos donde afloraba el agua en los primeros años de estudio era muy superior a la de los últimos, en los que ha habido una continua transformación del paisaje por el movimiento acelerado de tierras y el cambio de la estructura del sustrato (figura 2). El aserto de BEGON *et al.* (1990), según el cual las poblaciones de anfibios reducidas a unos cientos de individuos se encuentran en peligro de extinción por catástrofes locales, es perfectamente aplicable al caso de Motondo, donde incluso en los períodos en que la población ha evolucionado de forma natural las densidades no han debido superar unas cuantas decenas de adultos por hectárea.

La recuperación de esta población, de futuro tan comprometido a muy corto plazo, requiere unas pautas de gestión básicas, que podrían resumirse en tres puntos: 1. Paralización de las actividades modificadoras del paisaje, para permitir la instalación de humedales estables, 2. Permanencia de la aliseda (zona C de la figura 1), como hábitat terrestre próximo y de refugio estival, posterior a la reproducción, y 3. Implicación activa de las Administraciones Local y Autonómica en la conservación de las poblaciones puntuales amenazadas, sobre las que ya se posee información, mediante su inclusión en el Catálogo Vasco de Especies Amenazadas y la aplicación inmediata de medidas de conservación del hábitat y planes de recuperación específicos.

## AGRADECIMIENTOS

Propietarios ambiciosos, administradores de lo público enfangados en la demagogia, colegas profesionales coqueteando con la corrupción: a todos ellos debo agradecer el haberme impulsado al contacto con estos maravillosos animales (las ranas). Mi gratitud a tres revisores anónimos, que aportaron valiosas sugerencias y correcciones al manuscrito original.

## APENDICES

	NOV			DIC			ENE			FEB			MAR		
	I	II	III	I	II+	III	I	H	III	I	H	III	I		
1991	2	14	23	67*	13	45	31	50	39	22	14	13	-		
1992	15	8	35	56	56*	8	4	2	11	2	2	12	9		
1993	2	4	4	20	45	54	88*	25	24	15	5	-	-		
1994	2	3	6	-	5	18	59*	21	3	-	-	-	-		
1995	-	-	1	3	11	42*	18	20	15	4	1	-	-		
1996	-	-	20	18	21*	7	8	7	-	-	-	-	-		
1997	-	4	8*	4	4	3	1	1	-	-	-	-	-		

**Apéndice 1.** Número de puestas contabilizadas por decenas.

\* Pico reproductor (moda) anual.

+ Pico reproductor medio de los siete años.

FASE	PUESTAS		PERDIDAS	TOTAL
	ANTES	MAR-I		
PERÍODOS LARGOS				
(>3 MESES)	I	201	27	228
	II	97	64	161
PERÍODOS CORTOS				
(<3 MESES)	I	47	37	84
	II	64	78	142
TOTAL	I	248	64	312
	II	161	142	303

**Apéndice 2.** Tabla de construcción del test de independencia trifactorial para el período de puesta (umbral de los tres meses), la fase reproductora y la pérdida de puestas (umbral de la primera decena de marzo).

## BIBLIOGRAFÍA

- ARAK, A.  
1982 *Male-male competition and mate choice in frogs and toads*. Ph.D. thesis. University of Cambridge, Cambridge.
- ARRAYAGO, M.J., BEA, A.  
1985 Notas sobre la biología de *Rana temporaria* L. en el País Vasco. i. Caracterización del hábitat de reproducción. *Cuad. Sección. C Naturales. Eusko Ikaskuntza*, 2: 47-69.
- ARRAYAGO, M.J., BEA, A.  
1986 El ciclo sexual de *Rana temporaria* L. en el País Vasco atlántico. *Rev.Esp.Herpet.* 1: 29-55.
- ASTON, R.J., BEATTIE, R.C., MILNER, A.G.P.  
1987 Characteristics of spawning sites of the common frog (*Rana temporaria*) with particular reference to acidity. *J Zool., London*, 213: 233-242.
- 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.
- BEATTIE, R.C.  
1985 The date of spawning in populations of the Common frog (*Rana temporaria*) from different altitudes in northern England. *J. Zool, London*, 205: 137- 154.
- BEGON, M.  
1979 *Investigating Animal Abundance. Capture-recapture for biologists*. E. Arnold Ltd., London, 96 pp.
- BEGON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R.  
1990 *Ecology: individuals, populations and communities*. Boston, Blackwell Scientific publications, 945 pp.
- BERGER, L.  
1987 Impact of agriculture intensification on Amphibia. *Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Nijmegen*, 79-83.
- BERGER, L., RYBACKI, M.  
1993 Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland. *Alytes*, 11: 17-24.
- BERVEN, K.A., GRUDZIEN, T.A.  
1990 Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*). Implications for genetic population structure. *Evolution*, 44: 2047-2056.
- BRAÑA, F., BEA, A.  
1987 Bimodalité de la reproduction chez *Lacerta vivipara*(*Reptilia, Lacertidae*). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 44: 1-5.
- CALEF, G.W.  
1973 Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*. *Ecology*, 54: 741-758.
- COOKE, A.S.  
1975 Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*. Number of ova and hatchability. *Brit. J Herpet.*, 5: 505-509.
- CUMMINS, C.P.  
1986 Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria*. *J Anim. Ecol.* 55: 303-316.
- ELMBERG, J.  
1990 Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. *Can. J Zool.*, 68: 121-127.
- ESTEBAN, M.  
1990 *Evolución del género Rana en la Península Ibérica. Análisis de la variabilidad morfológica y genérica del complejo Rana temporaria* L. Tesis Doct. Universidad Complutense, Madrid, 211 pp.
- ESTEBAN, M.  
1997 *Rana temporaria* Linnaeus, 1758. En: J.M. Pleguezuelos (ed.). *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal. Monogr.Herpet.*, 3: 169-171.
- ESTEBAN, M., GARCÍA-PARÍS, M., MARTÍN, C.  
1987 Climatic influence in the growth of *Rana temporaria*. *Proc. Fourth Ord. Gen. Meet. S.E.H., Nijmegen*, 131-134.

- GALÁN, P.
- 1989 Cronología del período reproductor de *Rana temporaria* L. en La Coruña (NW de España). Doñana Acta Vert, 16: 295-299.
- GARCÍA-PARÍS, M.
- 1985 *Los Anfibios de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, 287 pp.
- GIBBONS, M.M., McCARTHY, T.K.
- 1984 Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria*. Holarct. Ecol., 7: 419-427.
- GOSÁ, A., BERGERANDI, A.
- 1994 Atlas de distribución de los Anfibios y Reptiles de Navarra. *Munibe, Cienc. nat.*, 46: 109-189.
- HAAPANEN, A.
- 1982 Breeding of the common frog (*Rana temporaria* L.). *Ann. Zool. Fennici*, 19: 75-79.
- ISHCHENKO, V.G.
- 1989 Population biology of Amphibians. *Sov. Sci. Rev. F: Physiol. Gen. Biol.*, 3: 119-155.
- JOLY, P.
- 1991 Variation in size and fecundity between neighbouring populations in the common frog, *Rana temporaria*. *Alytes*, 9: 79-88.
- KOSKELA, P., PASANEN, S.
- 1975 The reproductive biology of the female common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. *Aquilo Ser. Zool.*, 16: 1-12.
- KUTENKOV, A.P.
- 1995 On the population dynamics of the Common Frog (*Rana temporaria*) in the northern part of its range. *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.*, 71: 98-102.
- LAURILA, A., SEPPÄ, P.
- 1998 Multiple paternity in the common frog (*Rana temporaria*): genetic evidence from tadpole kin groups. *Biol. J. Linnean Soc.*, 63: 221-232.
- LOMAN, J.
- 1984 Density and survival of *Rana arvalis* and *Rana temporaria*. *Alytes*, 3: 125-134.
- RYSER, J.
- 1989 The breeding migration and mating system of a Swiss population of the common frog *Rana temporaria*. *Amphibia-Reptilia*, 10: 13-21.
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J.
- 1979 *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones, 832 pp.
- WRIGHT, S.
- 1938 Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science*, 87: 430-431.