

ANÁLISIS E INTERPRETACIÓN DE LAS DIMORFOMETRÍAS EN UNA POBLACIÓN DE RANA PEREZI

R. Real* y A. Antúñez*

Recibido: 7 agosto 1990

Aceptado: 24 mayo 1991

SUMMARY

Analysis and interpretation of dimorphometrics in a population of *Rana perezi*.

A dimorphometric analysis in a southern Iberian population of *Rana perezi* was carried out using 6 characters and their ratios. The mean snout-vent length are not significantly different between males and females. There are, however, differences in the distribution of snout-vent length which could be attributed to predation, energy expenditure and intrasexual selection, acting on males. Dimorphism in head width seems to be related to changes in diet and to vocalizations. Males have greater relative forelimb length, for the amplexus; in females the ratio forelimb length / snout-vent length decrease with age. The allometric growth of tibia to hindlimb length of females would reflect their need for a greater jumping ability owing to allometric increase of weight during breeding, which is greater than in males. Jumping ability undergoes a greater selection pressure in adults. Owing to reproduction, adult males are more exposed to predators, whereas females noticeably increase their weight.

Key words: *Rana perezi*, dimorphometrics, sexual dimorphism, sexual selection.

RESUMEN

Se realiza un estudio de las dimorfometrías de *Rana perezi* a partir del análisis de 6 variables simples y las relaciones entre ellas. Los valores medios de la longitud del cuerpo no son significativamente diferentes entre machos y hembras, si bien se presentan diferencias en la distribución de este carácter que podrían ser atribuidas a la predación, consumo de energía y selección intrasexual, que actúan principalmente sobre los machos. Existe dimorfismo en la anchura de la cabeza, que podría estar relacionado con los cambios en la dieta y con la producción de vocalizaciones. Los machos presentan una mayor longitud relativa de la pata anterior, relacionada con el amplexus; en las hembras la relación pata anterior / longitud del cuerpo disminuye con la edad. El crecimiento alométrico de la tibia en relación a la pata posterior detectado en las hembras podría estar relacionado con la necesidad de una mayor capacidad de salto debida al incremento alométrico de su peso durante la reproducción, que es superior al que aparece en los machos. La capacidad para el salto manifiesta una presión de selección superior en los adultos en relación a los inmaduros, debido al proceso reproductor. Los machos reproductores están más expuestos a los predadores y las hembras incrementan considerablemente su peso durante la reproducción.

Palabras clave: *Rana perezi*, dimorfometrías, dimorfismo sexual, selección sexual.

* Dep. de Biología Animal. Fac. de Ciencias. Universidad de Málaga. 29071 Málaga.

INTRODUCCIÓN

Diversos autores han puesto de manifiesto la relación entre ciertos caracteres biométricos y determinadas características de la biología en los anuros. Así, SALTHER & CRUMP (1977) y EMERSON (1976, 1986) analizan las relaciones existentes entre las dimensiones de los segmentos del miembro posterior y la capacidad de salto. WILBUR *et al.* (1978), SHINE (1979) y GATZ (1981) discuten el papel del tamaño del cuerpo en la selección sexual de los anuros. Más recientemente, HOWARD & KLUGE (1985) y LEE (1986) resaltan la importancia de las dimensiones relativas del miembro anterior de los machos en el proceso de selección sexual.

En el presente trabajo se lleva a cabo un análisis de las dimorfometrías detectadas en una población de *Rana perezi*, mediante la comparación de individuos inmaduros, adultos machos y adultos hembras. Las dimorfometrías obtenidas se interpretan a la luz de diversas hipótesis explicativas propuestas por los autores arriba citados.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizó una muestra de 75 juveniles y 64 adultos: 36 machos y 28 hembras. Todos ellos se capturaron en el río Guadalhorce (Sur de España, U.T.M.: 30SUG y 30SUF) a 120 m. de altitud media, durante los períodos de marzo a junio de 1981 y de marzo a abril de 1982, en los que la especie se encontraba en reproducción. Las capturas se realizaron siempre de día, con ayuda de una manga, en las orillas del río. Para la distinción entre machos y hembras adultos se utilizaron los caracteres sexuales secundarios. En los tamaños intermedios, en los que había esperar solapamiento, la distinción entre hembras e inmaduros se llevaba a cabo por disección.

Se midieron los siguientes caracteres en cada ejemplar:

- Peso (P).
- Longitud del cuerpo (LC), medida desde la punta del hocico hasta el final de la cloaca.
- Anchura máxima de la cabeza (AC), tomada detrás de las comisuras de la boca.
- Longitud del miembro anterior (MA), medida desde la axila hasta el extremo del dedo más largo.
- Longitud del miembro posterior (MP), medida desde la cloaca hasta el extremo del dedo más largo.

— Longitud de la tibia (LT); esta medición se realizó con la pata colocada en forma de Z (HEYER, 1978).

Los caracteres bilaterales se midieron sobre el lado derecho. El peso se midió con una precisión de 0.1 g., en una balanza electrónica. Las otras mediciones se realizaron con un calibrador con una precisión de 0.1 mm.

A partir de estos caracteres originales se determinaron las siguientes proporciones:

$$P/LC^3, AC/LC, MA/LC, MP/LC, LT/MP.$$

La normalidad de todas las distribuciones se comprobó por medio de la prueba de Kolmogorov-Smirnov. La homogeneidad de las varianzas se examinó con el test F de Snedecor. Las distribuciones se compararon de forma no paramétrica con el test de Wilcoxon (SIEGEL, 1985) y de forma paramétrica con la prueba t de Student (SOKAL & ROHLF, 1969). La comparación entre coeficientes de variación se realizó usando el test F (LANDE, 1977). Las curvas de regresión potencial de unas variables respecto a otras fueron calculadas de acuerdo con la función:

$$Y = aX^b \quad (\text{HUXLEY, 1972}) (1)$$

La significación de la regresión, es decir, el ajuste de la curva de regresión a la nube de puntos, se comprobó por medio del test F_s (SOKAL & ROHLF, 1969).

Para identificar las alometrías entre las variables se utilizó el coeficiente de regresión «b» en la ecuación (1). Se admitió la existencia de alometría cuando «b» era significativamente diferente de 1 o de 3 cuando la variable Y era el peso (HUXLEY, 1972), lo que se comprueba con un test de la t de significación del coeficiente de regresión «b» (SOKAL & ROHLF, 1969).

Se calculó la correlación entre las variables por medio del coeficiente de correlación de Pearson. Los coeficientes obtenidos se compararon a través del test z (SOKAL & ROHLF, 1969). Para todas las pruebas estadísticas se eligieron dos niveles de significación, $\alpha = 0,01$ y $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

En la tabla 1 se presentan los valores medios y de dispersión de las variables utilizadas, para los inmaduros, adultos machos y adultos hembras. Las tablas completas de los resultados obtenidos pueden encontrarse en REAL (1985).

TABLA 1. Valores medios y de dispersión de las variables simples y relaciones utilizadas en el análisis. P: Peso, LC: Longitud cabeza cuerpo, AC: Anchura de la cabeza, MA: Longitud del miembro anterior, MP: Longitud del miembro posterior, LT: Longitud de la tibia. El Peso está medido en g., las restantes variables en mm. \bar{x} : media, EEx: Error estandar de la media, dt: Desviación típica, CV: Coeficiente de variación.

Mean and dispersion values of the variables (in standard units: g and mm) and ratios used in the analysis. P: Weight, LC: Snout-vent length, AC: Head width, MA: Forelimb length, MP:Hindlimb length, LT: Tibia length; \bar{x} : mean, EEx: Standard error of the mean, dt: Standard deviation, CV: Coefficient of variation.

	INMADUROS				MACHOS				HEMBRAS			
	x	EEx	dt	CV	x	EEx	dt	CV	x	EEx	dt	CV
P	1,67	0,13	1,07	0,65	12,78	1,49	6,89	0,54	16,87	4,09	21,74	1,29
LC	26,18	0,60	4,98	0,19	49,25	1,50	9,02	0,18	50,58	2,97	15,52	0,31
AC	8,77	0,20	1,60	0,18	16,70	0,52	3,13	0,19	17,04	0,90	4,67	0,27
MA	15,67	0,40	3,14	0,20	29,87	0,92	5,50	0,18	29,14	1,46	7,61	0,26
MP	44,31	1,07	9,03	0,20	84,86	2,52	15,14	0,18	86,18	4,85	25,06	0,29
LT	13,45	0,37	2,86	0,21	25,59	0,80	4,82	0,19	26,33	1,61	8,36	0,32
P/LC ³	0,08	0,002	0,016	0,19	0,10	0,003	0,018	0,18	0,09	0,003	0,016	0,17
AC/LC	0,34	0,004	0,028	0,08	0,34	0,003	0,021	0,06	0,34	0,008	0,045	0,12
MA/LC	0,59	0,005	0,041	0,07	0,61	0,010	0,043	0,07	0,58	0,006	0,035	0,06
MP/LC	1,67	0,012	0,099	0,06	1,72	0,016	0,098	0,06	1,71	0,016	0,086	0,05
LT/MP	0,30	0,002	0,016	0,05	0,31	0,001	0,008	0,03	0,30	0,001	0,009	0,03

A continuación se resaltan aquellos resultados en los que aparecen dimorfometrías estadísticamente significativas.

PESO (P)

En la muestra estudiada —inmaduros, adultos machos y adultos hembras considerados conjuntamente— el peso (P) muestra alometría positiva significativa respecto a la longitud del cuerpo ($P=0,000046 \times LC^{3,18}$; $b>3$, $p<0,01$). Consecuentemente con esta alometría, la proporción P/LC³ (Índice de nutrición de LE CREN, 1951) es significativamente mayor en los individuos adultos que en las ranas inmaduras ($t=4,74$, $p<0,01$).

Por otra parte, el coeficiente de variación (CV) del peso es significativamente mayor en las hembras que en los machos (tabla 1) ($F=5,70$, $p<0,01$).

TAMAÑO DEL CUERPO (LC)

Los valores medios de LC no son significativamente diferentes entre adultos machos y adultos hembras ($t=0,25$, $p>0,05$).

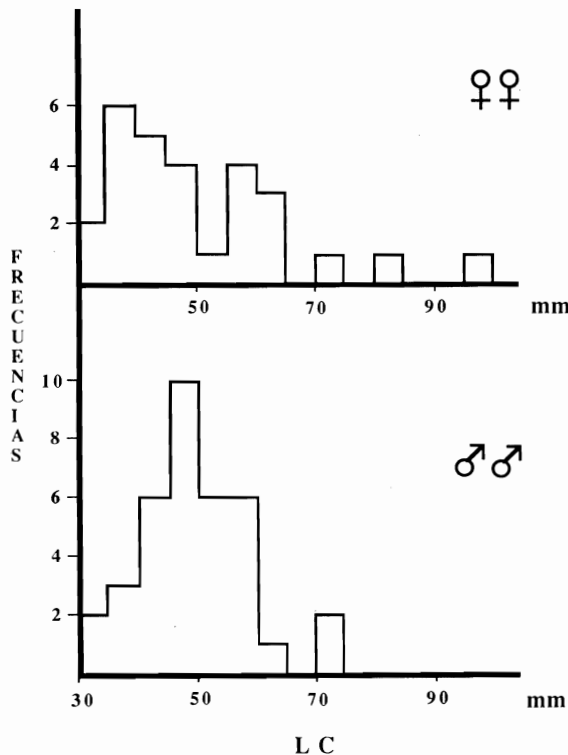
Sin embargo la distribución de LC por clases

de tamaños sí presenta diferencias entre machos y hembras (fig. 1). Si en la población estudiada las tasas de crecimiento corporal, natalidad y mortalidad fuesen constantes, se podría esperar una distribución de LC decreciente (ver GITTINS *et al.*, 1982). Los tamaños pequeños corresponderían a generaciones más jóvenes que habrían estado expuestas un período más corto de tiempo al riesgo de mortalidad y conservarían más ejemplares. Para alcanzar tamaños mayores las ranas habrían de estar expuestas más tiempo al riesgo de mortalidad, por lo que los mayores tamaños tendrían progresivamente menos individuos. La distribución de tamaños de las hembras, en el presente análisis, responde a este planteamiento, ya que la frecuencia máxima se localiza en los tamaños menores, mientras que a medida que el tamaño aumenta la frecuencia disminuye (fig. 1).

Sin embargo, la distribución de frecuencias de la variable LC que presentan los machos no se ajusta a este modelo. En los ejemplares adultos de este sexo, la frecuencia máxima corresponde a los tamaños medios, decreciendo hacia los tamaños mayores y menores (fig. 1). Es decir, en los machos aparece un tamaño central con una moda acusada mientras que en los tamaños

FIGURA 1. Distribuciones de frecuencias de la longitud cabeza cuerpo (LC) en mm., de los adultos machos (n=36) y hembras (n=28) en la muestra de *Rana perezi* analizada.

Frequency distributions of snout-vent length (LC) in mm., of adult males (n=36) and females (n=28) in the sample of *Rana perezi* analysed.



inferiores y superiores a éste, el número de individuos decrece notablemente.

El hecho de que las distribuciones de frecuencias de la longitud del cuerpo de los adultos de ambos sexos presenten características diferentes, contribuye a que la varianza de LC sea significativamente menor en los machos que en las hembras ($F=2,96$, $p<0,01$).

Por otra parte, las tallas máximas que alcanzan las hembras son mayores que las que alcanzan los machos (fig. 1).

ANCHURA DE LA CABEZA (AC)

En los juveniles de *Rana perezi* de la muestra analizada, la variable AC presenta alometría negativa estadísticamente significativa respecto

a la longitud del miembro posterior ($AC = 0,29 \times MP^{0,90}$; $b<1$, $p<0,01$). De la misma forma, en los individuos juveniles la anchura de la cabeza presenta también alometría negativa significativa con respecto a la longitud de la tibia ($AC = 0,95 \times LT^{0,86}$; $b<1$, $p<0,01$).

En las hembras adultas, la anchura de la cabeza presenta un crecimiento alométrico negativo significativo únicamente respecto a la longitud de la tibia ($AC = 1,10 \times LT^{0,84}$; $b<1$, $p<0,05$).

Al contrario de lo observado en las hembras, en los machos adultos de la población estudiada no existe tendencia alométrica significativa de la variable AC respecto a la variable LT ($AC = 0,75 \times LT^{0,96}$; $p > 0,05$).

LONGITUD DEL MIEMBRO ANTERIOR (MA)

En el presente estudio se pone de manifiesto que la proporción MA/LC es significativamente mayor en los machos que en las hembras ($t=2,44$, $p<0,05$); es decir, para valores iguales de longitud del cuerpo, los machos de *Rana perezi* tienen un miembro anterior de mayor longitud que las hembras. Por tanto, la longitud relativa de la extremidad anterior es un carácter sexualmente dimórfico en *Rana perezi*.

Por otra parte, el análisis de las líneas de regresión muestra que, en las hembras, la variable MA presenta un crecimiento alométrico negativo estadísticamente significativo respecto a la longitud del cuerpo ($MA = 0,96 \times LC^{0,87}$; $b<1$, $p<0,01$). Este resultado indica que la longitud relativa del miembro anterior decrece en los ejemplares de este sexo conforme aumenta el tamaño de su cuerpo.

Contrariamente, en los machos la variable MA no presenta alometría negativa significativa respecto a la variable LC ($MA = 0,77 \times LC^{0,94}$; $p > 0,05$).

LONGITUD DEL MIEMBRO POSTERIOR (MP) Y LONGITUD DE LA TIBIA (LT)

En la muestra de *Rana perezi* analizada, la proporción MP/LC es significativamente mayor en los ejemplares adultos —machos y hembras combinados— que en los ejemplares juveniles ($t=2,40$, $p<0,05$).

La tibia de las hembras experimenta un crecimiento alométrico positivo significativo respecto a la extremidad posterior ($LT = 0,25 \times MP^{1,05}$; $b > 1$, $p < 0,05$). Este fenómeno no se ha detectado en los machos.

Por otra parte, el coeficiente de variación de la relación LT/MP es menor en los adultos que en los juveniles ($F=3,00$, $p < 0,01$), es decir, la variabilidad de esta relación es más baja en los adultos.

DISCUSIÓN

HIPÓTESIS PARA EL TAMAÑO DEL CUERPO

La distribución de frecuencias de LC que presentan los machos indica que las tasas de crecimiento corporal, natalidad y mortalidad no son constantes en este sexo (GITTINS *et al.*, 1982). Esta distribución podría deberse a la presencia de distintas presiones de selección sobre este sexo, las cuales no influirían apreciablemente en las hembras. Tales presiones de selección actuarían a dos niveles, frente a los tamaños mayores y frente a los menores, seleccionando un tamaño central para los machos similar al de las hembras, aunque permitiendo una varianza de LC menor en los machos que en las hembras.

Presiones de selección contra los machos adultos más grandes

La presión de selección ejercida por los predadores sobre las poblaciones de anuros es un factor que puede dificultar a los machos alcanzar tamaños grandes (DUELLMAN & TRUEB, 1986). HOWARD (1981) encontró en *Rana catesbeiana* que la tasa de predación sobre los machos mayores es superior a la que soportan los machos menores o las hembras de cualquier tamaño. En el caso de tortugas predando sobre esta especie, HOWARD (1981) observó que estos predadores eran atraídos tanto por las vocalizaciones como por las luchas entre machos para lograr el apareamiento. En *Rana perezi*, observaciones de campo (CALDERÓN & COLLADO, 1976) indican también la existencia de una mayor predación sobre los machos así como una selección hacia los de mayor tamaño. CALDERÓN & COLLADO (1976), en el Sur de la Península Ibéri-

ca, encontraron que la proporción de machos *Rana perezi* respecto a las hembras de esa especie predados por *Tyto alba* era de diez a veinte veces mayor que la proporción de machos generalmente encontrada en la naturaleza. Además, estos autores pusieron de manifiesto una selección por parte de *Tyto alba* sobre los machos de mayor tamaño. Esta selección parece estar facilitada por las vocalizaciones de los machos. En efecto, se ha demostrado en varias especies de anuros que la frecuencia dominante de los cantos está correlacionada con el tamaño del cuerpo (DUELLMAN & TRUEB 1986). De esta forma, los predadores serían capaces de seleccionar a los machos mayores.

Otro factor que puede contribuir a limitar el tamaño del cuerpo de las ranas macho es la demanda de energía asociada con la reproducción (MACNALLY, 1981; WOOLBRIGHT, 1983). El gasto de energía por parte de los machos, especialmente debido a las vocalizaciones, podría suponer una dificultad para alcanzar tamaños grandes. Esto afectaría especialmente a especies con períodos de reproducción largos (WELLS, 1977) como es el caso de *Rana perezi* (CALDERÓN *et al.*, 1982).

Presiones de selección contra los machos adultos más pequeños

Los mecanismos de selección sexual tienden a perjudicar a los machos más pequeños (DARWIN, 1871; SHINE, 1979; GATZ, 1981; SULLIVAN, 1984). En especies de ranas que presentan un período de reproducción largo, los machos mayores tienden a desplazar a los machos de menor tamaño de los territorios de reproducción (WELLS, 1977; WOOLBRIGHT, 1983). Además, en la mayoría de estas especies, las hembras eligen a los machos de mayor talla, a los cuales reconocen por sus cantos (WILBUR *et al.*, 1978; GATZ, 1981). Ambos procesos de selección tenderán a hacer el esfuerzo reproductor de los machos pequeños muy costoso y poco efectivo; de esta forma, se favorecería la evolución hacia un retraso en la madurez sexual de los machos que les permitiría usar el máximo de energía en su crecimiento hasta alcanzar tamaños más competitivos (ver HOWARD, 1981). Esto podría explicar el menor número de machos adultos de tamaño pequeño que se observa en *Rana perezi* (fig. 1), ya que en esos tamaños la

mayoría de los machos continuarían siendo inmaduros.

HIPÓTESIS PARA LA ANCHURA DE LA CABELLA

Las diferencias observadas en AC pueden estar relacionadas tanto con las actividades de alimentación como con las emisiones vocálicas, estas últimas solamente en los machos (HEYER, 1978). Aquí debe tenerse en cuenta la alometría negativa que experimenta AC respecto a MP y LT en los individuos inmaduros de *Rana perezi*, y respecto a LT en las hembras. Estas alometrías es posible que estén relacionadas con un cambio en la dieta conforme aumenta la habilidad para el salto de estas ranas. En los machos esta alometría no existe, posiblemente por estar compensada por la tendencia a obtener un tamaño de AC mayor, debido a las vocalizaciones (HEYER, 1978).

HIPÓTESIS PARA EL MIEMBRO ANTERIOR

BOULENGER (1898) indicó que los machos de *Rana perezi* tenían los miembros anteriores más fuertes y musculosos que las hembras. En el presente estudio se demuestra que la longitud relativa del miembro anterior (MA/LC) es también mayor en los machos que en las hembras.

HOWARD & KLUGE (1985) encontraron que los machos de *Rana sylvatica* también tenían una proporción MA/LC mayor que las hembras. De acuerdo con estos autores los machos necesitan un miembro anterior más largo para sujetar a la hembra durante el amplexus cuando otros machos tratan de desplazarlos. LEE (1986) encontró igualmente dimorfismo sexual en MA/LC en *Bufo marinus*. Como HOWARD & KLUGE (1985) y LEE (1986) sugieren, en especies con período de reproducción explosivo, como *Rana sylvatica* y *Bufo marinus*, el éxito reproductor de los machos no dependería directamente de LC, sino más bien de MA/LC. Esta característica no había sido observada hasta ahora en especies con período de reproducción más prolongado. Sin embargo, el dimorfismo sexual para la longitud relativa del miembro anterior encontrada en *Rana perezi* nos lleva a postular que la proporción MA/LC también puede desempeñar un papel en el éxito reproductor de los machos en

ranas de período de reproducción largo, como *Rana perezi*.

La existencia de alometría negativa en MA respecto a LC en las hembras puede deberse a algún tipo de presión de selección sobre este sexo, que se vería compensada en los machos por la necesidad de un brazo más largo para el amplexus.

HIPÓTESIS PARA EL MIEMBRO POSTERIOR

Según SALTHER & CRUMP (1977), la relación MP/LC está relacionada con la habilidad para el salto. El salto es un mecanismo para escapar de los predadores y es usado también como una táctica para capturar presas llamada «sentarse y esperar» (EMERSON, 1976; HEYER, 1978; TAIGEN *et al.*, 1982). De acuerdo con esto, es posible que la diferencia en MP/LC entre adultos y juveniles *Rana perezi* tenga un valor adaptativo y que la habilidad para el salto sea mayor en adultos que en jóvenes.

Sin embargo, EMERSON (1986) ha observado que pequeñas diferencias (<10%) en MP/LC no están correlacionadas con diferencias significativas en la capacidad de locomoción. EMERSON (1986) sugiere que tales pequeñas diferencias reflejan una selección sobre la longitud del período larvario o sobre la tasa de crecimiento de los renacuajos, más que una selección sobre MP/LC. La hipótesis de EMERSON se basa en la existencia de correlación negativa, en el momento de la metamorfosis, entre la duración del período larvario y el valor de MP/LC. Un alargamiento, por tanto, del período larvario en los años inmediatamente anteriores a los períodos de captura también podría ser la causa de la disminución de los valores de MP/LC en los juveniles de *Rana perezi*.

Por otra parte, un incremento en la longitud de la tibia respecto a MP produce un incremento en la capacidad locomotora, concretamente en la potencia del salto (EMERSON, 1976). De esta forma, el crecimiento alométrico de LT respecto a MP en las hembras de *Rana perezi* podría estar relacionado con la necesidad, en este sexo, de incrementar la potencia del salto conforme aumenta el tamaño, posiblemente por causa del aumento de peso de las hembras durante la estación reproductora, debido a la masa de huevos que transportan.

El CV de LT/MP es menor en los adultos

que en los jóvenes *Rana perezii*. Estudiando las proporciones entre diferentes segmentos del miembro posterior en las especies *Acris crepitans* y *Atelopus ignecens*, SALTHER & CRUMP (1977) sugirieron que la existencia de una baja variabilidad, medida por el coeficiente de variación, en un carácter morfométrico dado sería el resultado de la existencia de una presión de selección sobre ese carácter. De acuerdo con esto, la habilidad para el salto expresada como LT/MP, soporta una mayor presión de selección después de la madurez sexual en *Rana perezii*. Esto estaría relacionado con el esfuerzo reproductivo durante la estación de apareamiento, el cual hace a los machos exponerse a los predadores por causa de las vocalizaciones, mientras que las hembras aumentan notablemente su peso al formar la masa de huevos.

BIBLIOGRAFÍA

- BOULENGER, G. A. 1898: *The Tailless Batrachians of Europe I and II*. The Ray Society. London.
- CALDERÓN, J. & COLLADO, E. 1976: Selectividad en la predación de la lechuza común (*Tyto alba*) sobre *Rana ridibunda*. *Doñana Acta Vert.* 3: 129-136.
- CALDERÓN, J., DELIBES, M. & RIVAS, R. 1982: Variation annuelle de l'état reproducteur de *Rana perezii* dans la réserve biologique de Doñana. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 22: 35-37.
- DARWIN, C. 1871: *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray. London.
- DUPELLMAN W. E. & TRUEB, L. 1985: *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill. New York.
- EMERSON, S. B. 1976: Burrowing in frogs. *J. Morphol.* 149: 437-458.
- 1986: Heterochrony and frogs: the relationship of a life history trait to morphological form. *Am. Nat.* 127: 167-183.
- GATZ, J. 1981: Non-random mating by size in american toads, *Bufo americanus*. *An. Behav.* 29: 1.004-1.012.
- GITTINS, S. P., STEEDS, J. E. & WILLIAMS, R. 1978: Population age-structure of the common toad (*Bufo bufo*) at a lake in Mid-Wales determined from annual growth rings in the phalanges. *Br. J. Herp.* 6: 249-252.
- HEYER, W. R. 1978: Systematics of the fuscus group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co., Sci. Bull.* 29: 1-85.
- HOWARD, R. D. 1981: Sexual dimorphism in bullfrogs. *Ecology* 62: 303-310.
- HOWARD R. D. & KLUGE, A. G. 1985: Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. *Evolution* 39: 260-277.
- HUXLEY, J. 1972: *Problems of relative growth*. Dover Rub. London.
- LANDE, L. 1977: On comparing coefficients of variation. *Syst. Zool.* 26: 214-217.
- LE CREN, E. D. 1951: The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20, 2: 201-219.
- LEE, J. C. 1986: Is the large-male mating advantage in anurans an epiphenomenon? *Oecologia (Berlín)* 69: 207-212.
- LEE, J. C. & CRUMP, M. L. 1981: Morphological correlates of male mating success in *Tripion petasatus* and *Hyla marmorata* (Anura, Hylidae). *Oecologia (Berlín)* 50: 153-157.
- MACNALLY, R. C. 1981: On the reproductive energetics of chorusing males: energy depletion profiles, restoration and growth in two sympatric species of *Ranidella* (Anura). *Oecologia (Berlín)* 51: 181-188.
- REAL, R. 1985: *Estudio morfométrico de Rana perezii Seoane, 1885 del Sur de la Península Ibérica*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga.
- SALTHER S. N. & CRUMP, M. L. 1977: A darwinian interpretation of hindlimb variability in frog populations. *Evolution* 31: 737-749.
- SHINE, R. 1979: Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297-306.
- SIEGEL, S. 1985: *Estadística no paramétrica*. Trillas. México.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1969: *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume. Madrid.
- SULLIVAN, B. K. 1984: Size dimorphism in anurans: a comment. *Am. Nat.* 123: 721-724.
- TAIGEN, T. L., EMERSON, S. B. & POUGH, F. H. 1982: Ecological correlates of anuran exercise physiology. *Oecologia (Berlín)* 52: 49-56.
- WELLS, K. D. 1977: Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology* 58: 750-762.
- WILBUR, H. M., RUBENSTEIN, D. I. & FAIRCHILD, L. 1978: Sexual selection in toads: the roles of female choice and male body size. *Evolution* 32: 264-270.
- WOOLBRIGHT, L. L. 1983: Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *Am. Nat.* 121: 110-119.