

BIBLIOTECA
JORGE D. WILLIAMS

Inv. Zool. Chilenas	Vol. IV	pp. 159 a 182	15.4.1958	Santiago, Chile
---------------------	---------	---------------	-----------	-----------------

COLECCION HERPETOLOGICA
Y BIBLIOTECA

BIOLOGIA Y DESARROLLO DE *EUPSOPHUS TAENIATUS* GIRARD

por

JOSE M. CEI y LUIS CAPURRO

(Centro de Investigaciones Zoológicas de la Universidad de Chile)

I.—Introducción

La configuración ecológica actual de Chile es el resultado de varios procesos evolutivos más bien recientes, entre los cuales tiene una importancia trascendente el retroceso austral de los bosques lluviosos relegados hoy al Sur del paralelo 36.

Sin embargo, al abrigo de condiciones edáficas locales, de mayor humedad han logrado persistir pequeñas áreas relictas de la selva de antaño con el carácter de situaciones de post-climax.

El bosque de Quintero, situado al Este del Puerto del mismo nombre y en el extremo Sur-este de la cancha de aviación es uno de los pocos relictos florísticos que se han conservado hasta hoy día en la zona central de Chile, rodeado en sus flancos Norte y Este por potreros de abundantes malezas, en el Oeste por terrenos pantanosos en que abunda *Gunnera chilense* y flanqueado, en su costado Sur, por el camino carretero que lo aísla de campos de cultivo vecinos (1).

La existencia de este bosque formado por plantas mesofíticas e hidrofíticas, enclavado en una zona caracterizada por estepas de espino y matorrales xerofíticos, se explica por la existencia de condiciones geológicas y climáticas que crean un clima local que permite la sobrevivencia de una flora y una fauna extrañas a ella.

Dos acontecimientos geológicos, al parecer, determinaron las actuales condiciones edáficas de la zona. Un sollevamiento del litoral costero relegó a las antiguas dunas tierra adentro, las que, en un segundo término constituyeron una barrera contra la que vino a estrellarse el estero de Quintero en su avance hacia el mar, determinando el que la mayor parte de las aguas se acumulara frente a las zonas de mayor impermeabilidad dando lugar a la formación de zonas pantanosas, proceso que ocurre con mayor intensidad en la zona Oeste donde el terreno permanece gran parte del año bajo el agua. A esto se suma todavía el aporte de las aguas lluvias durante la época invernal.

En el interior del bosque el agua se apoza en las partes bajas del suelo, determinando, en algunos puntos, la formación de verdaderos bofedales. Parece ser que, en el verano, una fuente subterránea regularía el nivel del agua.

(1) En las consideraciones y datos ecológicos que se consignan en la presente introducción se ha tenido presente, principalmente, la interesante contribución: Esquema ecológico del bosque de Quintero; Ursula Levi Helms, Invest. Zool. Chilenas, V.I.5, 1951.

Las peculiares condiciones climáticas se deben a la existencia en el Este de una península y de una ancha bahía que protege a la zona de los vientos del Sur y del Oeste, mientras que por el Sur queda expuesta a los vientos provenientes del mar abierto.

La pitra —*Myrceugenia exsucca*— y el canelo —*Drymis winteri*— constituyen las dos especies dominantes de esta biocenosis; en los espacios que ellas dejan crecen principalmente *Equisetum bogotense*, el helecho —*Blechnum chilense*— y la rubiácea —*Relbunium hypocarpium*.

Es posible encontrar también la liana —*Cissus striata*— así como algunas especies de musgos, hepáticas y basidiomicetes.

Algunas de las malezas que crecen a los alrededores, tales como *Azolla foliculoides*, *Lemna* sp., *Oxalis* sp., *Cardamine* sp. suelen inmigrar hasta una profundidad de 30 metros.

El ramaje de *Myrceugenia* y *Drymis* forma un dosel tan tupido que el sol sólo logra penetrar en algunos puntos, de manera que la mayoría del bosque permanece sumido en las sombras (Fig. 1, Lám. I).

Las condiciones climáticas de la zona son bastante favorables: temperaturas relativamente altas, poco variables, oscilando la temperatura media anual entre 11°, 8' y 18° centígrados. Dentro del bosque la temperatura del aire y del suelo se mantienen todavía más constantes, aun en Verano, ya que la transpiración vegetal y la evaporación del agua del suelo contrapesan el aumento de la temperatura ambiente.

La humedad atmosférica es también constante, siendo los meses más lluviosos los comprendidos entre Mayo y Agosto. La cantidad anual de agua caída alcanza a 461,4 mm. y la humedad relativa varía, en el transcurso del año, entre 70 y 80%.

El suelo, que permanece impregnado de agua, es muy pobre en oxígeno; de allí que la oxidación de los restos vegetales y animales y los procesos de putrefacción por la acción de hongos, bacterias anoxibióticas y algunos microorganismos acuáticos se haga en forma incompleta.

El pH de la tierra, en sus primeros centímetros es ligeramente ácido (6,3) acidez que disminuye discretamente con la mayor profundidad. Ya a los 50 cm. se tiene un suelo fangoso, blando, negro, de mal olor y que parece ser una mezcla de carbonato de calcio impuro y turba superficial.

En este microclima caracterizado por su elevada humedad y la obscuridad que en él reina y tan poco apropiado para la vida de animales superiores, vive el anfibio Leptodactilido —*Eupsophus taeniatus* Girard— que durante el día permanece oculto bajo los troncos caídos y las hojas secas de *Myrceugenia* y *Drymis* que tapizan el suelo.

La falta de enemigos naturales permite que abunde en aquellas zonas del bosque donde se dan condiciones adecuadas para su vida: suelo firme y una gruesa capa de hojas que le aseguren un substrato permanentemente húmedo. Su alimentación la constituyen diminutos gusanos y pequeños artrópodos que deambulan entre la hojarasca.

Eupsophus taeniatus es una de las especies más características de la zona de los bosques sureños que se extiende desde Concepción al Sur, zona donde sus ejemplares alcanzan hasta 40 mm. de largo; en cambio, los individuos de mayor tamaño del bosque de Quintero, sólo alcanzan entre 25 y

30 mm. Estas diferencias en el tamaño probablemente representan un carácter adaptativo de la población de Quintero, frente a las condiciones de vida que se dan en este ambiente tan especializado y de relativo aislamiento geográfico.

Al respecto es interesante recordar que los individuos de las poblaciones de *Eupsophus taeniatus* que viven en las quebradas próximas a Zapallar y Olmué, presentan un tamaño intermedio entre los de Quintero y aquellos de la selva valdiviana, de óptimas posibilidades existenciales para la especie.

En ocasión de un viaje de estudio realizado al bosque de Quintero el 28 de Abril del presente año (1957), tuvimos oportunidad de encontrar bajo un tronco caído de *Myrceugenia* y en un ambiente de "mallín", dos puestas o "clusters" de huevos de *Eupsophus taeniatus* formadas por unos 180 a 200 huevos cada una (Fig. 2, lám. I).

Al parecer una de las masas había sido ovopositada dos o tres días antes; en cambio la otra parecería tener tan sólo algunas horas, pues incluso fué posible capturar la hembra que la había originado.

El tronco con los dos "clusters" fué trasladado en el mismo día a nuestro laboratorio con el objeto de estudiar el desarrollo ontogenético de esta especie, tan poco conocida hasta el momento, y analizar, dentro de las posibilidades experimentales, los datos útiles para la reconstrucción de sus características ecológicas.

Nuestras observaciones comprenden, por un lado, una serie de controles, en condiciones constantes de observación, de todos los estadios embrionarios a partir de la fase de gástrula y, por otro lado, una serie de observaciones realizadas en nuestros laboratorios para establecer las preferencias de habitat y alimenticias de la larva en comparación con las condiciones naturales propias de su ciclo ecológico de las cuales no se tiene, hasta la fecha, ningún dato completo.

II.—Datos embriológicos

El desarrollo de los huevos de cada masa o "cluster" (Fig. 3, lám. I) aparentemente no es sincrónico en su totalidad, pues se ha podido encontrar en ellos grupos de embriones en distintos estadios de desarrollo.

En el momento del descubrimiento (28-IV-57) no se reconocieron en las dos masas sino embriones correspondientes en su mayoría al estadio indicado en la foto de la fig. 4, lám. II, tomada 20 horas después (29-IV-57). Pero a los dos días (30-IV-57) se observaban otros grupos de huevos segmentados en el estadio de gástrula tardía (Fig. 6, lám. II) y ubicados en una de las masas mantenidas, desde la captura, en condiciones ambientales uniformes (Temp. 18° - 20° C, HR 90-95%). (*)

Se ha podido seguir así el desarrollo ulterior desde este estadio [gástrula tardía: fase del tapón vitelino, aproximadamente estadio 12 de las tablas de Pollister y Moore para *Rana sylvatica* (1937), o estadio 12 de *Bufo arenarum*, Del Conte y Sirlin (1951)]; faltando entonces los estadios anteriores de los cuales es, por el momento, imposible determinar los tiempos de evolución en condiciones constantes de temperatura.

(*) HR = humedad relativa.

Las observaciones aquí brevemente resumidas, abarcan unos 35 días, es decir, el tiempo en que los embriones alcanzan progresivamente sus etapas organogenéticas fundamentales, y, parecen también seguir viviendo en condiciones aparentemente normales dentro de la cápsula gelatinosa que los rodea hasta la eclosión. Esta puede ocurrir espontáneamente y tanto en ambiente acuoso como en terreno húmedo.

Consideraciones y datos de carácter ecológico sobre este último aspecto de la vida larvaria de *Eupsophus taeniatus* se encontrarán resumidos en la parte siguiente (III) de este trabajo.

Los huevos medían 3 mm. en el momento de iniciarse las observaciones, pero es evidente que el diámetro puede variar dentro de ciertos límites, de acuerdo con la condición de imbibición de la membrana gelatinosa. El embrión que correspondía a la mayoría de los huevos en evolución, y que se representa en la foto de la Fig. 4, alcanzaba una longitud de 7-8 mm. y podría referirse por su aspecto aproximadamente al estadio 21 de *Bufo arenarum* (Cfr. Serie tipo de Sirlin y Del Conte, 1951).

Lo representa con fuerte aumento el dibujo de la fig. 5, lám. II. Un estadio semejante será alcanzado por los otros embriones, controlados desde el estadio del tapón vitelino, aproximadamente después de cinco días. Esta comprobación permite, pues, considerar a los embriones ya observados en el momento del hallazgo de las masas de huevos, y representados en las figs. 3-4, como embriones de 6 días, aproximadamente.

Los embriones cuya evolución se siguió desde el tapón vitelino (fig. 6, lám. II) a temperatura de 18° - 20° C, permiten establecer la siguiente serie de estadios, en orden de evolución y de tiempo, a partir de las 13 horas del día 30-IV-57.

A las 17 (es decir 4 horas después) se observa la fase terminal de la gastrulación, seguida en breve tiempo por la formación del surco neural y de los pliegues medulares, estadio verificado el día siguiente (I-V-57) a las 9 (es decir después de 20 horas). Este estadio puede homologarse al estadio entre 14 y 15 de *Bufo arenarum* (según la serie tipo anteriormente citada).

A este estadio sigue, en el mismo día, el de rotación (a las 13, es decir, 24 horas después del comienzo de estas observaciones), encontrándose los embriones con brote caudal (cfr. est. 17 *Bufo arenarum*) ya a las 20 horas, es decir, 31 horas después, siempre a partir del estadio del tapón vitelino. (fig. 7, lám. II).

El día siguiente (2-V-57) a las 8, se observa la respuesta muscular, con formación de las fosas nasales (homologable al est. 18 de *B. arenarum*: cp. cit.) Este estadio es más lento y su control morfológico se extiende a lo largo de todo el día (fig. 8, lám. II) hasta la comprobación del movimiento ciliar (3-V-57, a las 8) y sucesivamente del latido cardíaco (3-V-57). Esta fase (que corresponde al est. 19 en *B. arenarum*) aparece alcanzada entonces a los 4 días de desarrollo, a partir del estadio de gástrula, y en las condiciones referidas de temperatura.

El estadio siguiente comprende la formación del órgano de la vista y el comienzo de la circulación branquial y se alcanza el 4-V-57, por la tarde, a los 5 días de observación y correspondiendo al est. 20 de la serie de *B. arenarum*.

La circulación branquial es bien visible en la mañana del 5-V-57 (después de 5½ - 6 días de observación), pero los esbozos de las branquias externas, formación, que no adquiere especial expansión en *Eupsophus taeniatus*, ya se hacían reconocibles desde la aparición de la respuesta muscular (3-V-57).

En esta misma fase de la circulación branquial se verifica la abertura de la boca (todavía sin movimiento), correspondiendo así el embrión a los del est. 21 de *B. arenarum* (larvas de 6½ días, pero ya eclosionadas). La foto y dibujos de las figs. 4-5 ilustran este instante del desarrollo ontogénico.

Desde este punto las etapas de la evolución ontogenética se hacen siempre más lentas y siempre más difícilmente homologables con los estadios de las series tipos conocidas, realizadas todas en especies de vida larval enteramente acuática y sin fenómenos adaptativos como los que presente *E. taeniatus* del bosque relicto de Quintero.

El estadio alcanzado el día 6-V-57 se relaciona con el anterior adquiriendo el embrión progresivamente una expansión siempre mayor de la aleta caudal, que prácticamente lo envuelve (fig. 9, lám. II) y presentando ya esbozados en su boca los característicos labios que servirán más adelante como elemento taxonómico para su reconocimiento. También los órganos adhesivos ubicados ventral y posteriormente a la boca, se presentan bien desarrollados en esta etapa morfológica. Los pliegues operculares hacen, además, rápida aparición (est. 23, *Bufo arenarum*?), seguidos el día 7-V-57 por la visualización y multiplicación de guanóforos en el sistema pigmentario y por la evidencia de los movimientos bucales.

El día 8-V-57 la expansión de la lámina caudal es máxima (fig. 10, lám. III). Se observan movimientos de los ojos, ya completamente formados, se nota una incipiente reducción de los órganos adhesivos post-bucal y una mejor reacción del embrión (o larva) en sus respuestas musculares a un estímulo. Hacen aparición, en algunos casos, en la región dorsal y ventral de la lámina caudal, depósitos opacos blanquecinos, posiblemente catabolitos insolubles; interpretación que es la más probable a pesar de que faltan todavía pruebas experimentales metabólicas para confirmarla.

Una estructura que ya se empieza a notar en este estadio, siendo de notable interés comparativo en el estudio del desarrollo de *Eupsophus* es la aparición de asas o circunvoluciones intestinales que se pueden observar en la región abultada y opaca de la masa vitelina, ahora en progresiva reducción. En base a control histológico es posible afirmar que hay reabsorción de deutoplasma por las células endodérmicas que revisten el tubo intestinal neoformado. Esta reabsorción, que probablemente es rápida, y el pronto crecimiento del nuevo epitelio endodérmico, explicaría, entonces, la aparición y aumento de las circunvoluciones intestinales del embrión, ya en este estadio, en condiciones morfológicas y funcionales análogas a las descritas por Gardner Lynn en *Eleutherodactylus guentheri* de Brasil (1946).

El día 9-V-57, la observación a breves intervalos de estos embriones no da datos morfológicos externos de mayor relieve; sin embargo, ya se reconoce en la boca larvaria, en adelantado proceso de cornificación, la fórmula completa de las estrías superiores e inferiores de dientes queratinosos

(figs. 10-14, lám. III) que servirán luego para su identificación en el habitat natural.

Las circunvoluciones intestinales se hacen siempre más evidentes y distintas, progresando la organogénesis (que será estudiada en un trabajo aparte) y acentuándose la involución de los órganos adhesivos, que evidentemente se presentan como una estructura vestigial en un desarrollo tan especializado.

Los movimientos del embrión se hacen cada vez más enérgicos, aunque esta etapa morfológica persiste en los días sucesivos, entre el 10-V-57 y el 21-V-57.

La expansión del árbol circulatorio caudal, ya identificado desde el estadio alcanzado el 5-V-57, es particularmente llamativa en los últimos días de este período, confirmando también en esta especie chilena la gran importancia de aquellas estructuras como órgano respiratorio accesorio (compensación adaptativa : cfr. *Eleutherodactylus*, Lutz, 1948). Al mismo tiempo hay aumento de los depósitos blanquecinos dispuestos dorsal y ventralmente al eje caudal, depósitos que fueron considerados anteriormente, como probable excretos sólidos en esta fase de la actividad metabólica de la larva. Depósitos sólidos, con aspectos de floculaciones, se observan también en el líquido intracapsular que rodea al embrión en este período y, probablemente, tienen significado análogo.

Desde el día 22-V-57 se verifican eclosiones aisladas de larvas, ya de un largo de unos 5 mm. por reducción de la cola, que salen de la cápsula gelatinosa y permanecen por varios días en el terreno húmedo o en el agua. Sobre el destino y el comportamiento de estas larvas libres serán dados mayores detalles en la parte III del trabajo.

Se siguió observando embriones todavía en su cápsula gelatinosa hasta los primeros días de Junio de 1957. Se notan pulmones desarrollados desde el 27-28-V-57; hay aumento de pigmentación y continuo aumento de los depósitos blanquecinos en la aleta caudal que terminan prácticamente por obliterarla, alterando sin duda sus funciones fisiológicas en el cuadro de su actividad de compensación respiratoria (fig. 11-12 y 13, lám. III).

Se hace así evidente, a partir de este último período, que la persistencia de las condiciones de vida larvaria en la cápsula gelatinosa y en el terreno es un factor siempre más difícilmente tolerado por el organismo de *Eupsophus taeniatus*. En esta fase sus larvas ya no se diferencian fundamentalmente de la morfología de las larvas acuáticas de las otras especies de su grupo, a pesar de su crecimiento sumamente limitado (cfr. la muy escasa diferencia en tamaño entre los embriones encontrados en las posturas el 28-IV-57 y las larvas de fines de Mayo de 1957). La duración mínima de la vida larvaria —intracapsular y libre—, hasta el comienzo de la metamorfosis, en las condiciones indicadas, abarca aproximadamente cuatro meses.

III.—Datos Biológicos

1.—Observaciones ecológicas

Los huevos de las dos masas o "clusters" encontrados el 28-IV-57 bajo el tronco caído de *Myrceugenia* en el bosque de Quintero, siguieron su

normal y sincrónico desarrollo en el ambiente de tierra húmeda, hojarasca y madera podrida en que fueron traídos a Santiago.

Este ambiente fué reconstruído de la manera más similar posible al ambiente natural y mantenido a una temperatura prácticamente constante (18° - 20° C) y en una atmósfera prácticamente saturada de vapor de agua (98% de humedad relativa). Junto con la tierra fueron transportados también varios insectos pequeños, Nematodes y geoplanarias que evidentemente forman parte de la pequeña biocenosis del bosque y que luego, en algunos casos, se demostraron enemigos naturales de las posturas de *Eupsophus taeniatus* y que, probablemente, constituyen un importante factor natural que limita la frecuencia de una mayor difusión de esta especie.

En base a nuestras observaciones es posible reconocer, aproximadamente, tres fases en la adaptación de estas posturas para la vida en ambientes acuáticos.

En la primera fase —terrestre— que consideramos puede durar aproximadamente unos 20 días, los embriones parecen vivir en condiciones normales y todo su proceso de desarrollo ontogenético y la especialización de sus estructuras y de sus funciones revca modalidades adaptativas evidentes. Y es la cápsula gelatinosa que envuelve al huevo en desarrollo el aparato de regulación que, en este período, permite la más amplia gama de posibilidades ecológicas frente a las variaciones del ambiente externo. Esta estructura aparece como un gel fuertemente hidrófilo y particularmente sensible a las variaciones de humedad ambiente. Puede reducirse a una capa delgada pero compacta que se adhiere a la membrana interna que envuelve al embrión en este estadio. Este puede tolerar por horas y hasta varios días condiciones de sequedad que no serían compatibles con la sobrevivencia de la gran mayoría de las posturas de los batracios, aun de los más especializados. Pero es suficiente un aumento de la humedad en el medio para que la cubierta gelatinosa vuelva a absorber agua, aumentando rápidamente su espesor y disminuyendo consecuentemente su elevada viscosidad.

Es evidente, entonces, que un primer y fundamental factor de especialización del huevo de *Eupsophus taeniatus* radica en la extraordinaria sensibilidad estructural de su cápsula para los procesos reversibles de absorción y pérdida de agua, unida a la gran elasticidad y plasticidad de esta envoltura que le asegura una amplia protección mecánica.

En esta fase temprana de la vida embrionaria la cápsula presenta una evidente prolongación gelatinosa o calaza, en uno de sus polos; lo que facilita su adhesión a las partículas de su ambiente natural y también a los otros huevos del grupo.

A la temperatura a la cual efectuamos nuestras observaciones las primeras fases del desarrollo son rápidas y ya a los 8 días el embrión adquiere una organización que se mantendrá por un largo período, por lo menos en sus rasgos fundamentales.

A los 10-11 días se evidencia otra modalidad adaptativa, la gran expansión de la lámina caudal dotada de un extenso árbol circulatorio y que aparece, en relación con condiciones naturales normales de vida en ambiente terrestre, como una compensación funcional característica en varias otras especies de anfibios con desarrollo directo, es decir, intracapsular hasta la meta-

morfosis; como sucede en *Eleutherodactylus* de Brasil y Centro América.

Un órgano de este tipo puede tener un papel de gran importancia para asegurar una superficie adecuada para un suficiente intercambio respiratorio en un embrión tan acondicionado, por su prolongada vida intracapsular, y tan expuesto a probables variaciones de la permeabilidad a los gases de su envoltura, por las continuas modificaciones del estado de gelación de la misma como respuesta adaptativa a las variaciones ambientales de humedad. En el progresivo desenvolvimiento de los procesos organogénéticos las necesidades metabólicas del embrión aumentan y requieren una mayor entrega de oxígeno, lo que explica la presencia de mecanismos de compensación funcional.

En el mismo tiempo se verifica la desaparición de las branquias externas, órganos de formación relativamente precoz pero fugaz en *Eupsophus taeniatus*, lo que es otro rasgo de similitud con ciertas especies de *Eleutherodactylus* del Caribe o con el diminuto *Leptodactylus nanus* de Brasil, dotados también de desarrollo directo. Este último carácter ontogénico es particularmente importante para confirmar la especialización del embrión de *Eupsophus taeniatus*, en la primera fase de su vida en ambiente no acuático, que podemos considerar como adaptativa y característica en la ecología de la especie.

Analizando la segunda fase de la vida embrionaria de este batracio, que ocurre también en ambiente terrestre, se puede comprobar que su resistencia en un ambiente no acuático se mantiene elevada y por un largo período, pero no se notan ulteriores condiciones adaptativas que puedan ser consideradas de un valor ecológico constante y característico en la biología y sistemática de la especie.

Ya a los 15-17 días de vida aparecen en la lámina caudal, fuertemente vascularizada, y en disposición dorsal y ventral con respecto a su eje, los primeros depósitos blanquecinos anteriormente indicados como probables depósitos catabólicos; sustancias floculadas, con aspecto de excretas, se observan también, en este momento, en el líquido que rodea al embrión por debajo de su primera membrana. Estos depósitos se acentúan después de los 20-22 días de vida embrionaria, y a los 24-25 días representan masas abundantes, que se extienden a lo largo de toda la cola cuya superficie respiratoria termina por reducirse sensiblemente.

A los 24-25 días se verifican casos de salida espontánea o eclosión de jóvenes larvas que se mantienen en el ambiente húmedo constituido por terreno saturado de agua de su bosque originario. Las jóvenes larvas —de 7 mm. de longitud— una vez eclosionadas, permanecen en el terreno húmedo moviéndose con movimientos sumamente ágiles y pueden así mantenerse varios días, pero sin que haya crecimiento y sin adelantar en su evolución morfológica, manteniendo, además, los abundantes depósitos blanquecinos en la lámina caudal, en este estadio aun más reducida en su superficie.

Los embriones que no eclosionan, siguen también viviendo pero sin crecimiento y sin progresos especiales en su evolución organogénica. La cápsula sigue manteniendo sus propiedades de sensibilidad para la regulación de su imbibición y —detalle importante— los embriones que eclosionan no licúan la gelatina de la cápsula sino que salen dejándola entera, como hace

Zachaenus parvulus de Brasil, descrito por Lutz (1944) o *Liopelma hocksteri* de Nueva Zelandia, citada por Noble (1927), seg. Archey.

Esta segunda fase, evidentemente terrestre pero que podríamos definir de mejor resistencia en condiciones de vida no acuática, se presenta como una condición ecológica de transición, menos característica que la fase anterior y sin rasgos adaptativos tan evidentes. Su duración puede extenderse, a veces, sin perjuicio para la vitalidad de las larvas, hasta los 45-50 días, si no intervienen factores ajenos como el ataque de parásitos, en particular nematodos, que resultaron los enemigos más peligrosos, por lo menos en este período.

A partir de los 20-22 días de vida las larvas, desprovistas experimentalmente de sus cáscaras gelatinosas, pueden ser llevadas al agua, acostumbrándose rápidamente al nuevo medio donde viven bien, nadan ágilmente y se alimentan en buenas condiciones, como se puede advertir en un breve esquema de observaciones experimentales que hemos realizado y que expon-dremos más adelante.

Resumiendo, consideramos en la segunda fase como característica de la independencia del medio acuático de la larva de *E. taeniatus* su posibilidad de vida, en el terreno húmedo, eclosionando de la cápsula aún en ausencia de agua. También son características: la extrema y precoz reducción de los órganos adhesivos, y, probablemente, las modalidades compensativas en el metabolismo. El depósito de catabolitos sólidos en la lámina caudal y en el líquido que rodea al embrión (depósitos tal vez no solubles y, por tanto, no tóxicos, en forma análoga a lo que ocurre en muchos huevos verdaderamente cleidoicos) tiene presumiblemente valor de un mecanismo fisiológico protector.

Consideramos como factores de limitación para el mantenimiento de una existencia totalmente independiente del medio acuático hasta la metamorfosis de las larvas; el progresivo aumento de los depósitos, probablemente catabólicos, en la lámina caudal que deben llegar a obstaculizar sus funciones respiratorias, mientras que en las larvas que hacen vida acuática desaparecen rápidamente; la falta de crecimiento en las larvas no eclosionadas, tal vez porque las reservas nutricias no son suficientes para que se cumpla un ciclo de desarrollo completo; la elevada mortalidad encontrada en los grupos de larvas que se mantienen dentro de la cápsula gelatinosa o en el terreno húmedo, a partir de los 30-35 días de vida, lo que quizás es consecuencia de los dos factores ya citados.

Una tercera fase que comprendería la ulterior evolución de la larva hasta la metamorfosis, podría reconocerse por el nulo valor adaptativo de su existencia en ambiente no acuático. A partir de los 45-50 días de vida la inmensa mayoría de las larvas que aún sobreviven, eclosionan y se mantienen en condiciones de evidente malestar, en el terreno húmedo. Su tamaño queda estacionario —7 mm.— y creemos muy difícil que la posibilidad de sobrevida sea muy elevada en este estadio, aun en el ambiente natural, donde no fué posible una observación directa.

Al respecto tiene gran interés un dato comunicado muy amablemente por la Prof. M. Codoceo, quien en Febrero y Marzo del presente año estuvo realizando estudios y colecciones herpetológicas en la región de Aysén,

provincia colindante con Magallanes y a una latitud de 44° - 48°, y quien colectó en ambiente de "mallín" —pantanos al margen de la selva pluvial austral— una gran cantidad de larvas y huevos de una especie de anfibio, que no pueden identificarse sino con los de *Eupsophus taeniatus* que es el anuro predominante en aquellos ambientes.

Las larvas libres coleccionadas y fijadas corresponden morfológicamente a larvas de unos 15 días de nuestras series, en el material de Quintero. Lógicamente no se puede establecer una homología cronológica ni siquiera aproximada, porque es perfectamente conocido el efecto de la temperatura del medio sobre el desarrollo larvario y son muy distintas las condiciones ambientales en el habitat austral de Aysén y en nuestro material mantenido en el laboratorio a una temperatura de 18° a 20° C. Pero es interesante subrayar las circunstancias de que las larvas traídas de Aysén fueron coleccionadas en el agua, probablemente recién eclosionadas, ya que con ellas se recogieron también muchas cápsulas gelatinosas vacías, y en un ambiente de transición —selva de *Drymis*, "mallín"— que puede relacionarse con el habitat relicto de Quintero. También los huevos colectados y fijados (de acuerdo con su estado de conservación) pueden referirse a *E. taeniatus*.

El 13-VI-57 las últimas larvas libres eclosionadas en el terrario donde se mantuvo el "cluster" traído el 28-IV-57 desde el bosque relicto, fueron colocadas en agua de fuente con algas verdes para evitar su definitiva destrucción. En pocas horas se acostumbraron a su nuevo ambiente, nadando y alimentándose normalmente. Quince días después había aún 6 de tamaño muy diverso, tres de éstas comenzaron la metamorfosis en la segunda quincena de Agosto, aproximadamente dos meses y medio después de la eclosión.

2.— Observaciones Experimentales

Las observaciones experimentales siguientes permiten apreciar la reacción ecológica de las larvas de la segunda fase —fase de transición— de su ciclo de desarrollo.

Las larvas utilizadas tenían 24-25 días de vida, estaban todas dentro de su cápsula gelatinosa, procedían de un mismo grupo y estaban mantenidas en el terreno húmedo del terrario en las condiciones de temperatura y humedad relativa ya indicadas (18° - 20° C y 89%, respectivamente).

Se liberaron de la cápsula en grupos de 12 cada uno y se ubicaron, a partir del 15-V-57, en las siguientes condiciones experimentales:

Grupo A.— 12 larvas de 7 mm. de largo, con respiración branquial evidente, en cápsulas de Petri con agua de poza del mismo bosque de Quintero, rica en detritos orgánicos (diatomeas, entomostracos), y de pH : 6,4. Después de algunos días se reduce la circulación caudal y desaparecen los depósitos blanquecinos a lo largo del eje caudal. Su crecimiento es lento e irregular, a los 10 días algunas alcanzan hasta 11 mm., a los 27 días entre 10 y 13 mm., a los 30 días entre 11 y 16 mm. (tamaño medio : 12,5), y a los 40 días entre 11 y 16 mm.

Simultáneamente se colocaron 12 embriones con cáscara gelatinosa en el mismo ambiente; se verificaron en el día varias eclosiones espontáneas

y las larvas siguieron viviendo en idénticas condiciones que las primeras. Los embriones que no eclosionaron murieron.

En estos dos lotes que consideraremos juntos (24 embriones en total) la sobrevida fué de:

28%	a los	27	días	de	vida	acuática
16%	" "	30	" "	" "	" "	" "
8%	" "	40	" "	" "	" "	" "
0%	" "	56	" "	" "	" "	" "

Grupo B.— 12 larvas libres en líquido de Holtfreter 1 : 5. Viven bien y se muestran activas pero no hay crecimiento, no pasan de los 7 mm. A los 20 días sigue viviendo un 20%, pero todas mueren antes de los 30 días.

Grupo C.— 12 larvas liberadas de la cápsula se colocan en tierra húmeda, pH : 5,4, del bosque de Quintero, saturada de agua y contenida en cápsula de Petri. Viven bien y realizan ágiles movimientos, conservan y aumentan los depósitos blanquecinos de la cola. Sin embargo, el crecimiento permanece detenido; no pasan de los 7 mm. Mueren a los 16-17 días (2-3-VI-57) por infestación de nematodos que atacan a las cápsulas gelatinosas y a las larvas libres. De acuerdo con el material examinado por el especialista Dr. J. Schuurmans - Stekhoven, podría tratarse de una especie de nematode muy próxima si no idéntica a *Telorhabditis longispina* (Reiter), 1928 (1).

Simultáneamente se colocaron 12 larvas encapsuladas —midiendo las cápsulas normalmente hidratadas 4 mm. de diámetro— en idénticas condiciones, vale decir, tierra saturada de agua. Estas larvas viven tan bien como las anteriores, aumentan los depósitos blanquecinos en la cola, pero el crecimiento no avanza; permanecen de 7 mm. Al cabo de 16-17 días sufren, como los anteriores, el ataque de los nematodos que los destruyen totalmente alrededor de los 22 días (entre el 4 y el 8-VI-57). La última larva que sobrevive, siempre de 7 mm. de largo, con abundantes depósitos blanquecinos en la cola, se libera de la cápsula ya atacada superficialmente por *Telorhabditis*, y se coloca el 10-VI-57 en agua de fuente con algas verdes, donde sigue viviendo normalmente por espacio de 20 días, pero muere el 1-VII-57.

Grupo D.— 12 larvas liberadas de la cápsula gelatinosa se colocan en agua de fuente, de pH 6,8, en cantidad de 1.000 cc. y a la que se agregan abundantes algas verdes, especialmente del género *Spirogyra*. Estas larvas viven muy bien y alcanzan rápidamente mayor tamaño; presentan tejidos más hidratados, morfológicamente adquieren narinas más prominentes, cápsulas óticas más evidentes y ojos más desarrollados con comienzo de párpado visible. Se evidencia un mayor volumen circulatorio branquial y pulmones más grandes.

Las larvas suben a menudo a la superficie del agua manteniéndose con las narinas en contacto con el aire. No se aprecian depósitos blanquecinos en la cola ni hay aumento de la vascularización de este órgano. Los intestinos se ven extendidos y repletos; la reducción de los órganos adhesivos

(1) Agradecemos al Dr. Schuurmans-Stekhoven de Utrecht —Holanda— por su amabilidad en examinar rápidamente el material que le enviamos en Junio de 1957.

es completa y, por último, la fórmula dentaria larval adquiere total desarrollo.

A los 10 días alcanzan algunos 16 mm., a los 27 días alcanzan entre 15 y 22 mm., a los 30 días entre 17 y 25 mm. (tamaño medio 21,5 mm.), a los 40 días entre 17 y 25 mm., y a los 76 días entre 20 y 30 mm.

El porcentaje de sobrevivida es del 91% a los 27 días, 91% a los 30 días, 75% a los 40 días y 75% a los 76 días. A los 46 días, 3-VII-57, se observa funcionamiento pulmonar.

Estas observaciones experimentales nos llevan a las siguientes conclusiones:

a.— Las larvas de *Eupsophus taeniatus* que se mantienen a una temperatura de 18° - 20° C, a partir de los 20 días de edad presentan una autonomía de reservas tróficas muy elevada pero no indefinida, pudiendo vivir en ausencia de alimento externo durante muchos días, pero sin aumentar su tamaño en comparación con lo que ocurre con las larvas alimentadas del grupo D.

b.—En presencia de alimento pobre —grupo A— el crecimiento es más irregular, más lento y la mortalidad es mayor.

c.— Aparentemente variaciones sensibles en el pH del agua ambiente : 5,4 — 6,8 no parecen afectar directamente la vida de las larvas.

d.—El crecimiento se ve igualmente detenido en las larvas encapsuladas que se mantienen libres en tierra húmeda —Grupo C— y en los que se mantienen en líquido de Holtfreter 1 : 5 —Grupo B.

e.— Se comprueba que la alimentación de las larvas puede ser esencialmente vegetariana y, en particular, a base de algas verdes.

f.—Es evidente que en la segunda fase de la vida larval la adaptación a un ambiente acuático puede realizarse en cualquier momento y en forma muy rápida.

g.— Se comprueba en estas observaciones que los depósitos blanquecinos —¿catabólicos?— que se observan en la lámina caudal desaparecen rápidamente después de breve tiempo de permanencia en el medio acuático.

A estos datos se pueden contraponer los resultados de algunas observaciones realizadas sobre larvas en los primeros estadios y que corresponden a lo que hemos llamado primera fase adaptativa ecológica.

El I-V-57 fué eliminada la cápsula gelatinosa a varias larvas del estadio correspondiente a circulación branquial y que presentaban, en consecuencia, expansiones branquiales ramificadas externas, comienzo de abertura bucal, órganos adhesivos desarrollados y un apéndice caudal laminar ya bien estructurado. Este estadio corresponde más o menos al estadio 20 de *Bufo arenarum*, morfológicamente mucho menos evolucionado, especie cuya larva eclosiona del cordón gelatinoso y se desliza al ambiente acuático ya desde el estadio 16. También puede parangonarse con el estadio 21-22 de *Discoglossus pictus*, cuyas larvas ya eclosionan desde el estadio 19.

Estas larvas de *E. taeniatus* puestas en agua de fuente y mantenidas a una temperatura de 18° - 20° C no sobreviven más que un día, a veces no más de 10-12 horas, demostrándose así que en esta fase sus modalidades ecológicas no parecen ser accidentales y corresponden verdaderamente a caracteres adaptativos sistemáticos.

IV. — Discusión

Las especies del género *Eupsophus*, además de constituir un grupo cuya sistemática permanece incierta, son también muy poco o nada conocidas por su biología y su desarrollo. Hay especies como *E. maculatus*, que poseen larvas acuáticas, de tamaño mediano, cuya metamorfosis parece ocurrir en Otoño, en la zona central de nuestro país. Larvas de esta especie encontradas el 15-III-57 en pequeñas pozas de agua surgentes, en la Rinconada de Maipú, (900 metros de altura, Prov. de Santiago), alcanzaron su metamorfosis el 28-IV-57 a temperatura de laboratorio.

Datos sobre las larvas de *maculatus* fueron dados también por Werner (1897) y por Hellmich (1932), referidos a un *Borborocoetes* (= *Eupsophus*) *kriegi* que con toda probabilidad, según la comparación de las descripciones y del material local sería sinónimo de *Eupsophus maculatus*.

Sobre las larvas y biología de *Eupsophus taeniatus* hay algunos datos de Werner (1897) sobre ejemplares de Frutillar en las márgenes del lago Llanquihue (entre Osorno y Puerto Montt). Este A. encontró adultos y larvas ya en estado bastante adelantado en Noviembre, opinando que la cópula y posturas pudieran haber ocurrido en Septiembre. La figura de la boca de la larva reproducida por Werner corresponde exactamente a la figura 15, lám. III del presente trabajo, que representa las formaciones bucales de una larva de cuatro meses, casi al término de su desarrollo.

La reproducción de otras especies como *Eupsophus roseus*, *grayi* y *verrucosus* de los bosques del Sur, permanece todavía completamente desconocida: más aún la de ciertos *Eupsophus*, como *calcaratus* o *nodosus*, cuya posición sistemática como buenas especies no está todavía aclarada.

El presente estudio de la postura y el desarrollo de *E. taeniatus* en el bosque relicto de Quintero, cuyas condiciones ambientales fueron puestas en evidencia en la introducción, puede ahora contribuir a orientar el conocimiento de una parte fundamental de la biología de estos anfibios chilenos.

Se ha comprobado que existen *Eupsophus*, representados por el momento por la población de *taeniatus* del bosque de *Drymis* y *Myrceugenia* en Quintero, que ponen sus huevos en el terreno húmedo, bajo troncos caídos, en ambientes de hojarasca con fuerte saturación atmosférica o en terreno semi-pantanosos ("mallín").

Estos huevos, de acuerdo a lo que ha sido expuesto en la parte III del trabajo, se desarrollan en tres etapas de significado ecológico distinto.

En una primera fase el huevo pasa por los estadios clásicos de segmentación, gastrulación, neurulación y botón caudal, luego por los estadios morfogénéticos sucesivos que generalmente, en los batracios que ovopositan en ambientes acuáticos, suelen desarrollarse después de la eclosión del embrión de su envoltura gelatinosa. En el caso de *Eupsophus taeniatus*, todo este proceso, comprendiendo la organogénesis, hasta la formación de estructuras adelantadas como el aparato bucal cornificado y los pulmones, se verifica enteramente dentro de su cápsula gelatinosa hidrófila, elástica y sumamente sensible a las variaciones en la humedad ambiental. Estas condiciones perduran alrededor de 20 días, presentando el embrión interesantes procesos morfo-

lógicos adaptativos y comportándose así como en un huevo cleidoico. Entre los rasgos adaptativos sobresalientes destacaremos : la poca expansión del árbol branquial externo rápidamente reabsorbido; la involución secundaria, pero siempre en este período, de los órganos adhesivos sub-bucales; la gran expansión y vascularización de la lámina caudal (órgano respiratorio accesorio); la existencia probable de un mecanismo catabólico que permite la excreción de sustancias sólidas o semi-sólidas, no tóxicas, que se acumulan en la región caudal o son expulsadas al líquido intracapsular.

Esta primera fase permite establecer una comparación con el desarrollo directo de ciertas especies tropicales del Caribe, amazónicas o sub-brasileñas, como *Eleutherodactylus* o *Leptodactylus nanus*, y del Asia Meridional : *Rhacophorus reticulatus* de Ceylán (Kirtisinghe, 1946). Algunos de los fenómenos adaptativos antes señalados tienen su más alta expresión en algunas de aquellas formas, bien estudiadas en los últimos años por Lutz (1944-46-48).

En especies de *Eleutherodactylus* (*nubicola*, *guentheri*, *nasutus*) p. ej. las branquias externas nunca hacen su aparición ni se presenta la típica estructura de la boca de la larva, inútil en un batracio con desarrollo directo; la lámina caudal, al contrario, perdiendo del todo sus funciones locomotoras aumenta enormemente su superficie y se desempeña como una membrana respiratoria, aplicándose a la envoltura embrionaria.

También es muy interesante subrayar las analogías comprobadas en el precoz desarrollo del intestino en los embriones de *Eupsophus taeniatus* en comparación con lo que fué descrito por Gardner Lynn en *Eleutherodactylus guentheri* (1946). También en *Eupsophus* las células endodérmicas de la porción intermedia reabsorben rápidamente el abundante vitelo, presentándose el tubo digestivo, durante cierto tiempo, de acuerdo a la descripción de ese autor, como : "not hollow, but . . . a solid, yolk-filler mass".

En la segunda fase, que como hemos visto en la parte III, puede abarcar hasta los 45-50 días de vida embrionaria, la larva de *Eupsophus taeniatus* no parece progresar sensiblemente en su organización, detiene el crecimiento y se mantiene en un estado de equilibrio que puede más bien considerarse como una posibilidad adaptativa para una sobrevivida en condiciones ecológicas poco favorables que como un proceso normal de desarrollo, genotípicamente determinado, en la reproducción de una especie.

En esta segunda fase *E. taeniatus* se aparta decididamente del tipo de desarrollo de *Eleutherodactylus*, donde la eclosión de las larvitas metamorfoseadas se verifica al término de pocas semanas (4 semanas en *Eleutherodactylus nasutus*, 28 días en *Eleutherodactylus nubicola*, más de 1 mes en *Eleutherodactylus guentheri*; Lutz, 1946). Nuestras larvas pueden salir espontáneamente del huevo a los 24-25 días de vida y —detalle importante— sin licuar su cápsula sino dejándola abierta y vacía. Pero siempre son larvas aún muy distantes de la metamorfosis, la que comienza a observarse en esta especie a los 4 meses a partir de la fecundación, a temperatura de 18° - 20° C.

Esta característica modalidad de eclosión —como ya fué subrayado— establece una evidente analogía entre *Eupsophus taeniatus* y *Zachaenus parvulus* (Lutz, 1944) o la primitiva *Liopelma* de Nueva Zelanda. Pero *Zachaenus parvulus*, eclosionando del huevo todavía como larva, no llega

nunca a tener vida acuática, permaneciendo en el terreno y completando su total desarrollo —hasta la aparición de los miembros anteriores— en apenas 17 días.

Esto es posible por la existencia de enormes reservas nutricias en los embriones de este batracio brasileño: Lutz pudo comprobar la existencia de vitelo en el intestino de los jóvenes, aún 26 días después de la metamorfosis. Por otra parte hay en *Zachaeus* otras características estructurales bien definidas, estrechamente relacionadas con las características ecológicas de independencia del ambiente acuático en el momento de la eclosión. Así se notan ya los esbozos de los miembros posteriores, aún rudimentarios; la cola se reduce y predominan en ella los segmentos musculares sobre la lámina; la boca larvaria no es muy completa, con sólo dos series de dientes, superior e inferior, pero con un gran disco oral, circular, carnoso y, por tanto, útil como órgano de fijación.

Las larvas de *Zachaeus* ya libres, son ágiles y de movimientos rápidos, viviendo en el terreno muy húmedo, entre la hojarasca de la selva brasileña, semienterradas, hasta la metamorfosis. Actitud ésta, que también fué posible comprobar en larvas de *Eupsophus* mantenidas por varios días en el terreno húmedo una vez libres de la cápsula.

La comparación con *Zachaeus* es muy útil en esta segunda etapa de desarrollo larvario de *Eupsophus*, porque las diferencias substanciales puestas en evidencia nos permiten afirmar que lo que es una condición adaptativa definitiva y constante en la especie brasileña lo es sólo parcial e insuficientemente, en un medio accidental-experimental, en la especie chilena. Ya anteriormente (parte III) se puso en evidencia, y la comparación con *Zachaeus* lo confirma, que tenemos que considerar como factores de limitación de la independencia definitiva del ambiente acuático, en *Eupsophus*: la relativa deficiencia en reservas nutricias, el progresivo acumulo de excretas en su ambiente vital, interno y externo y, paralelamente, la progresiva disminución de sus estructuras respiratorias accesorias.

Hay que establecer entonces analogías con otras formas de grupos afines para entender en su significado ontogenético y evolutivo la transición entre la segunda y tercera fase de la vida larvaria de *Eupsophus taeniatus*. Esta última fué seguida en ambiente enteramente acuático en nuestro Laboratorio, pero de acuerdo con las observaciones realizadas en Aysén por Codoceo, se hace probablemente acuática, como condición natural, en ese habitat.

Cyclorhamphus de Brasil presenta larvas que eclosionan como las de *Zachaeus* y generalmente pueden prescindir del medio acuático, pero saben nadar bien y pueden, accidentalmente, volver al agua o vivir en ambiente de transición. Lo mismo ocurre en *Thoropa*, siempre de Brasil, según los estudios de A. Lutz (1929). Con esta última forma la analogía nos lleva a un terreno muy interesante, porque ya Boulenger (1891) y Noble (1931) colocaron a *Thoropa* en el género *Borborocoetes* (= *Eupsophus*) y Cochran (1955) pone en sinonimia de *Eupsophus*, a la vez *Thoropa* y *Borborocoetes*. *Cyclorhamphus* según Lutz pone "clusters" de unos 100 huevos aglutinados en la hojarasca, bajo piedras pero no en el agua. La descripción que él da de los embriones corresponde bastante

bien a los de *Eupsophus* en sus estadios sucesivos, como así mismo con respecto a la eclosión, que se verifica fácilmente mojando la cápsula gelatinosa. Los embriones, refiere Lutz: "Conservam se ainda algum tempo dentro da massa mucilaginosa, más acabam dirigindose para a agua proxima por movimientos serpeantes".

En efecto, en ambiente natural (Santa Catharina), los animales viven en zonas de rocas mojadas, nadan o se mantienen sin dificultades, por períodos, fuera del agua. Lo mismo se ha observado en *Thoropa miliaris* y *Th. petropolitano*. También la duración de la vida larvaria en estos batracios es más larga que en *Zachaenus* y —detalle interesante— parecen ser atacados con suma frecuencia, especialmente en las extremidades, por acaros (*Trombididae*; larvas de tipo *Leptus*), tal como les ocurre a nuestros *Eupsophus*.

No sabemos mucho sobre las preferencias alimenticias de las formas brasileñas que nos interesan, por estar relacionadas con *Eupsophus*. Con respecto a *E. taeniatus*, las observaciones experimentales de la parte III del trabajo, permiten afirmar que una alimentación vegetal (algas del grupo *Spyrogyra*) parece ser suficiente para asegurar el crecimiento y la evolución de las larvas hasta la metamorfosis. En efecto, en agua que contiene sólo detritos orgánicos, la sobrevivencia de las larvas no pasó de los 50 días, a pesar de que en los primeros días se verificara cierto crecimiento.

En líquido de Holtfreter 1 : 5 el crecimiento fué nulo y la mortalidad total antes de los 30 días. En agua de fuente con algas verdes el crecimiento fué gradual y continuo, la sobrevivencia elevada y comenzó una lenta metamorfosis a partir de los 4 meses. Las larvas puestas en el terreno húmedo —como ya se dijo— no revelan crecimiento y mueren entre los 15-25 días, por ataque de parásitos (Nematodos del grupo *Telorchabditis*) y, probablemente, por agotamiento de las reservas alimenticias originales.

También los hábitos alimenticios larvales hablan entonces en favor de una vida natural obligada en ambiente acuático durante la tercera fase, que fué anteriormente indicada en la biología de la larva de *Eupsophus* —a partir de los 45-50 días desde la fecundación.

La serie ecológica que se ha podido bosquejar con el auxilio de la biología de las especies brasileñas no deja de ser interesante, tanto por su significado sistemático, como biogeográfico.

Eupsophus taeniatus, *Thoropa* (= *Eupsophus*) *miliaris*, *Cyclorhynchus*, *Zachaenus*, *Eleutherodactylus* son las etapas de un proceso evolutivo cuyo valor ontogenético y cuyo significado en el dominio de la selección natural, ya fueron anteriormente indicados por Lutz (1948).

Es significativo que las especies más próximas por su posición sistemática (Cfr. antiguo género *Borborocoetes*) presentan también la misma biología y analogías embriogenéticas (*Eupsophus* de Chile y *Thoropa* de Brasil). Es también significativa la analogía de habitat, a pesar de las diferencias de clima (selva pluvial tropical, selva húmeda valdiviana o chilota). Y no sería inútil recordar ciertas antiguas analogías florísticas entre las regiones de las sierras costeras de Brasil suroriental y las regiones australes chilenas como una probable pero lejana conexión biogeográfica con un problema actual de distribución y ecología.

Resumen

Se siguió por primera vez el desarrollo embrionario de una especie de *Eupsophus* de Chile (*Eupsophus taeniatus*, del bosque relictivo de *Drymis* de Quintero), desde el estadio de gastrula hasta la metamorfosis, que comenzó a partir de los 4 meses, a temperatura de 18° - 20° C.

Los huevos se encontraron en terreno húmedo, bajo tronco caído, en ambiente de "mallín" en el interior del bosque, estando reunidos en grupos de unos 100-200, aglutinados por sus cápsulas gelatinosas.

El desarrollo ocurrió en tres fases distintas. En la primera —duración hasta 20 días— el embrión alcanzó sus etapas morfológicas sucesivas en la cápsula gelatinosa, demostrando importantes modalidades adaptativas que permiten una comparación con los estadios de desarrollo de *Eleutherodactylus*, batracio de Centro América y Brasil caracterizado por desarrollo directo. Fueron observados como estructuras o mecanismos adaptativos: la poca expansión del árbol branquial externo rápidamente reabsorbido, la involución secundaria de los órganos adhesivos sub-bucales; la gran expansión y vascularización de la lámina caudal como órgano respiratorio accesorio; la expulsión de sustancias sólidas, con carácter de excretas, al líquido intracapsular o su depósito en la región caudal del embrión. También se observó la absorción de vitelo por las células entodérmicas del intestino, como en *Eleutherodactylus*, estudiado por Lutz y Gardner Lynn. En la segunda fase —duración hasta 45-50 días desde la fecundación— se observó una condición de equilibrio en el crecimiento y evolución morfo-fisiológica del embrión, que parece precisar el paso al ambiente acuático después de los 24-25 días de vida, pero que tolera la existencia en la cápsula gelatinosa por el período arriba indicado probablemente como característica adaptativa de la especie frente a condiciones ambientales excepcionales. En los últimos días de esta segunda fase se observaron fenómenos que limitan la resistencia de la vida larvaria en la cápsula gelatinosa, especialmente: el agotamiento de las reservas nutricias, el excesivo acúmulo de excretas en el ambiente vital externo e interno, y la reducción de la lámina caudal respiratoria. Se pusieron en evidencia las analogías existentes, en esta fase, entre *Eupsophus* y *Zachaenus parvulus* de Brasil, subrayando, por otra parte, algunas divergencias importantes entre desarrollo y eclosión de *Eupsophus* y los de la forma brasileña.

En la fase final de la vida larvaria de *Eupsophus taeniatus* hasta la metamorfosis, fueron analizadas las analogías existentes con la biología de las larvas de *Cyclorhamphus* y *Troropa* de Brasil.

La tercera etapa parece realizarse, en el medio natural, en el ambiente acuático; así por lo menos lo confirman nuestras observaciones experimentales y los hábitos alimenticios larvales.

Eupsophus taeniatus, *Thoropa miliaris*, *Cyclorhamphus*, *Zachaenus*, *Eleutherodactylus* parecen ser etapas de un proceso evolutivo, cuyo valor ontogenético y cuyo significado en el dominio de la selección fueron ya indicados por Lutz (1948).

Se realizaron observaciones experimentales sobre las preferencias, de habitat y alimenticias, de las larvas de *Eupsophus*. Larvas eclosionadas no vivieron más de 30 días en líquido de Holtfreter 1 : 5, privado de substancias alimenticias; no pasaron los 50 días en agua rica en detritos orgánicos y microfauna; se desarrollaron perfectamente hasta la metamorfosis en agua con algas verdes del tipo *Spyrogira*. Larvas libres de la cápsula en el terreno vivieron hasta 16-17 días, pero sin crecimiento, sucumbiendo luego por el ataque de Nematodes del grupo *Telorhabditis*, probablemente *Th. longispina* (Reiter).

S u m m a r y

The embryological development of *Eupsophus taeniatus* from a relict forest near Quintero (Prov. of Valparaiso) was observed for the first time from the stage of gastrula up to its metamorphosis which took approximately four months, at 18° - 20° C.

The eggs were found on wet soil under a fallen tree in "mallin" environment gathered in clusters from one to two hundred and joined by their gelatinous membrane.

The development was accomplished in three different stages. In the first one —up to 20 days— the embryo reached its morphological successive stages inside the gelatinous membrane showing important adaptative characteristics which may be compared with those of the stages of the development of *Eleutherodactylus* from Centroamerica and Brazil.

The adaptative mechanisms are: the reduced expansion of the external branchial tree which is rapidly reabsorbed; the secondary involution of the adhesive organs; the great expansion and capilarity of the tail which acts as accessory respiratory organ; the expulsion of solid substances —waste— to the intracapsular medium or its accumulation in the embryo tail. The absorption of yolk through the entodermical cells of the intestines was also observed, like in *Eleutherodactylus* studied by Lutz and Gardner Lynn.

In the second stage —up to 40-45 days from fertilization— a condition of balance in the embryo growth and morphophysiological evolution was observed. In spite of the fact that the embryo needs water after its 24 or 25 days of life, it survives, however, inside its gelatinous membrane for the period above mentioned. This may be considered as an adaptative characteristics of the species, when facing exceptional environment conditions.

During the last days of the second stage some phenomena take place which diminish the capacity of surviving of the embryo inside the membrane: decrease of the food supply, excessive amount of waste and reduction of the respiratory tail.

Important analogies and divergencies between *Eupsophus* and *Zachaenus parvulus* from Brazil were found in the stage.

In the last stage of the life of *Eupsophus taeniatus* up to metamorphosis, the analogies of this species with *Cyclorhamphus* and *Thoropa* from Brazil larvae were analized. Under natural conditions this third and last stage takes place in water. Our experimental observations and its way of feeding confirm this opinion.

Eupsophus taeniatus, *Thoropa miliaris*, *Cyclorhamphus*, *Zachaenus*, *Eleutherodactylus* seem to be stages of an evolutive process whose ontogenetics value and significance as refers to selection were shown by Lutz (1948).

Some experimental observations in the field of feeding and habitat of the *Eusophus* larvae were made. Larvae already out of their eggs do not live longer than 30 days in Holfretter 1:5 without alimentary substances. The same type of larvae did not last 50 days in water with organic matter and microfauna; but they reached its metamorphosis in water with green algae (*Spyrogira*).

Larvae out their gelatinous membrane and left alone on wet soil live up to 16-17 days, but did not grow being finally killed by worms of the *Telorchabditis* group, probably, *T. longispina* (Reiter).

Bibliografía

BOULENGER, G. A.

1891. Notes on American Batrachians. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 6, v, 8, p, 453-457.

CAPURRO, L. F.

1952. *Eusophus taeniatus* Girard, **Invest. Zool. Chil.** 1, 8, p. 1-6.

CAPURRO, L. F.

1953. Distribución *Eusophus taeniatus* en Chile. **Inv. Zool. Chilenas**, 1, 10, p. 14-15.

COCHRAN, D.

1955. Frogs of Southeastern Brasil. **U.S. National Museum Bull.** 206, p. 1-423.

DEL CONTE E. y J. L. SIRLIN

1951. Serie tipo de los primeros estadios de *Bufo arenarum*. **Acta Zool. Lilloana**, Tucumán, XII, p. 495-499.

GARDNER LYNN W. & B. LUTZ

1946. The development of *Eleutherodactylus guentheri* Bol. **Mus. Nac. Río Jan.**, 71, p, 1-46.

GARDNER LYNN W. & B. LUTZ

1946. The development of *Eleutherodactylus nasutus* Bol. **Mus. Nac. Río Jan.**, 79, p. 1-30.

LUTZ A.

1929. Taxonomía y Biología do genero *Cyclorhamphus*. **Mem. Inst. Osw. Cruz**, 22, 1, p. 1-25.

LUTZ B.

1944. Biología y Taxonomía de *Zachaeus parvulus*. **Bol. Museu Nac., Río Jan.** 17, Abril, p. 1-66.

LUTZ B.

1948. Ontogenetic evolution in frogs. **Evolution**, 2, 1, p. 29-39.
1949. A Ontogenese dos anfibios anuros e a evolucao terrestre dos vertebrados. **Bol. Mus. Nac. Río Jan.**, 91, p. 10,

MULLER, L. & W. HELLMICH

1932. Uber *Borborocoetes kriegi* und die larven einigen chilenischer anuren. **Zool. Anzeig.** 97, 7/8, p. 204-211.

NOBLE, G. K. 1931 .

1931. Biology of the Amphibia - Dover Inc.

POLLISTER A. W. & J. A. MOORE

1937. Tables for the normal development of *Rana sylvatica*, **Anat. Record.** 68, 4, 489-496.

WERNER, F.

1897. Bemerkungen über die Larven von *Borborocoetes taeniatus* u. *Bufo spinulosus*. **Zool. Anz.**, 20, p. 26.

1897. Zeichnungen des Larvenmundes von *Borborocoetes taeniatus* u. mit Vorbehalt von *Paludicola maculata* (*B. maculatus*—). **Zool. Jahrb.**, 4, 1, p. 270.

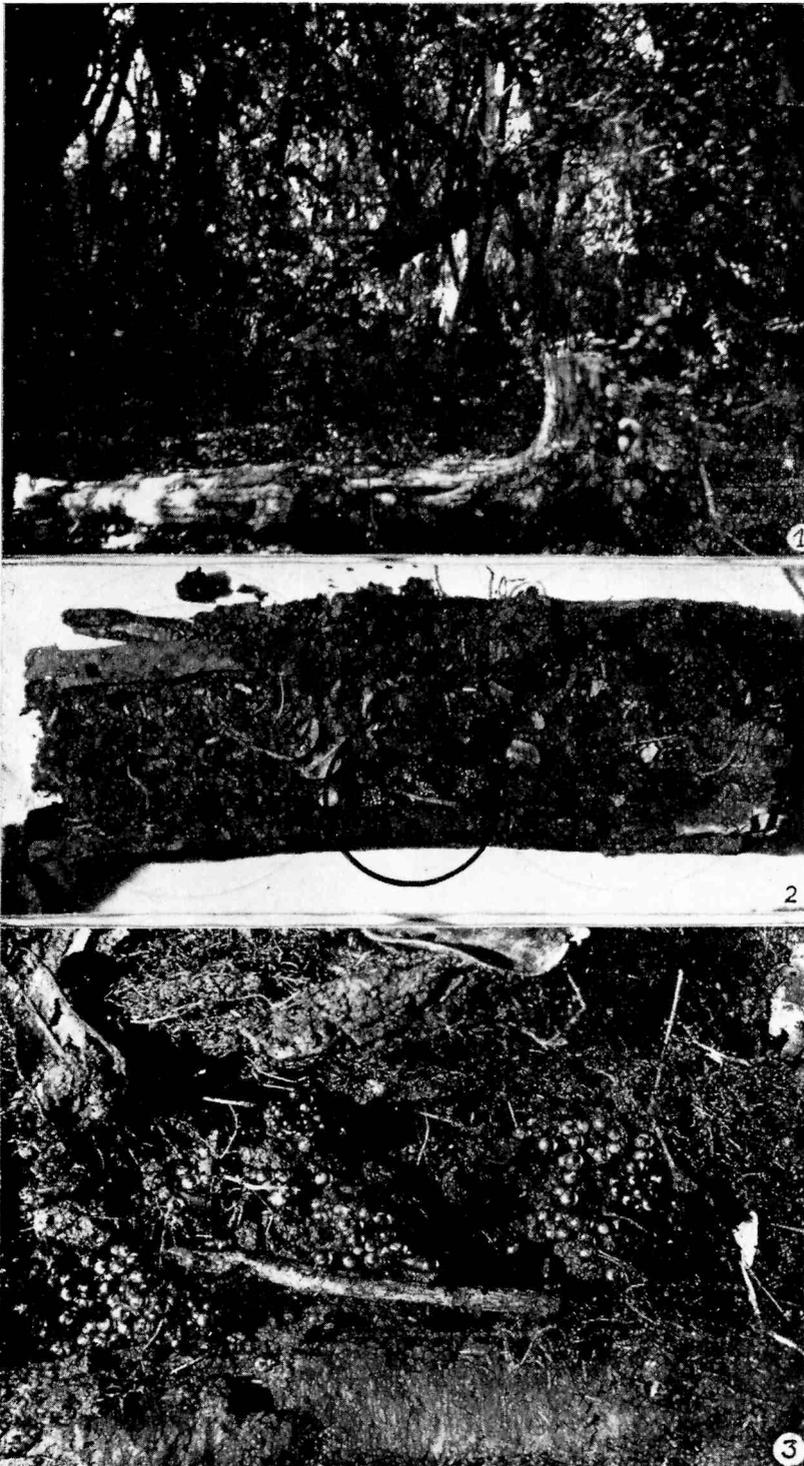
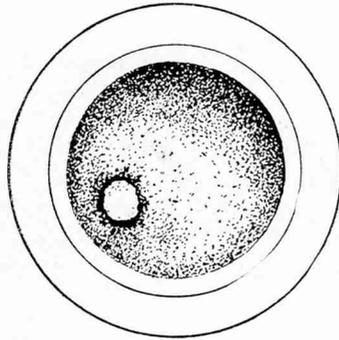
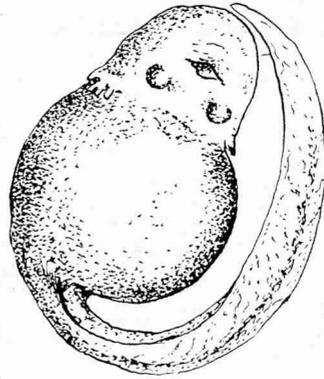
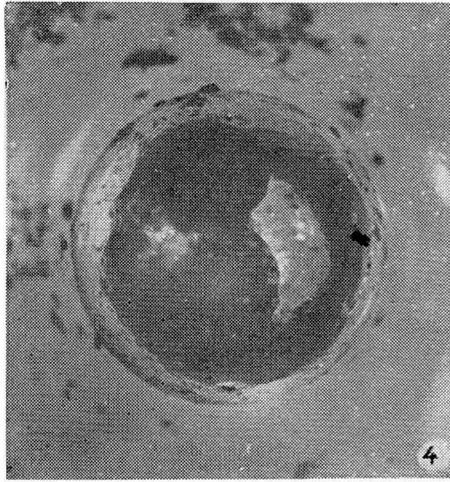


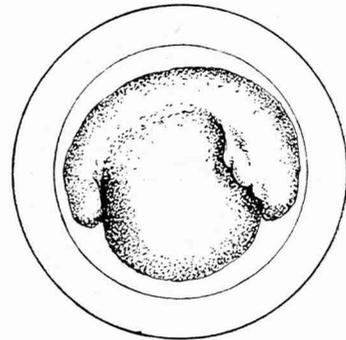
Fig. 1 — Interior del bosque relicto de Quintero (Foto U. Levi H.).

Fig. 2 — "Clusters" de huevos de *Eupscophus taeniatus* en su ambiente natural (troncos podridos y hojarasca).

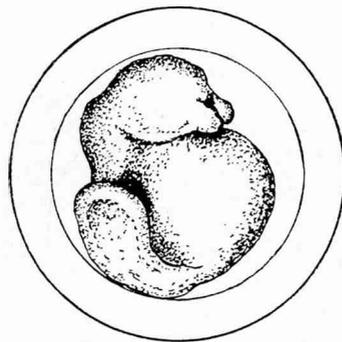
Fig. 3 — Aumento de la Fig. 2 : se notan los embriones en sus cápsulas gelatinosas - 29-IV-1957.



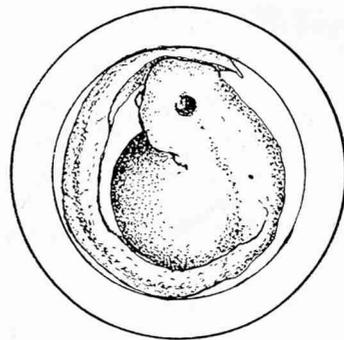
6



7

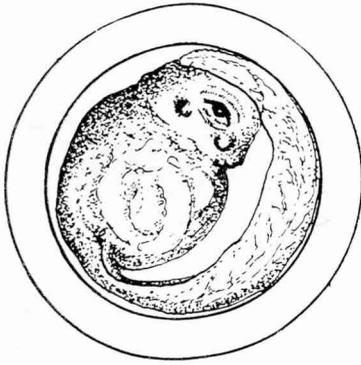


8

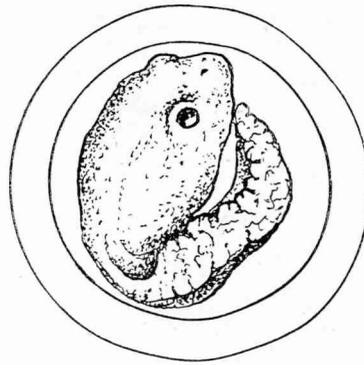


9

- Fig. 4 — Embrión en la cápsula gelatinosa : fuertemente aumentado.
 Fig. 5 — Dibujo del embrión representado en la foto de la Fig. 4 — Mayor aumento—
 Fig. 6 — Estadio de gastrula tardía. (30-IV-1957).
 Fig. 7 — Estadio de botón caudal.
 Fig. 8 — Estadio de respuesta muscular.
 Fig. 9 — Embrión envuelto por la lámina caudal, órgano respiratorio accesorio. (fuertemente aumentados)

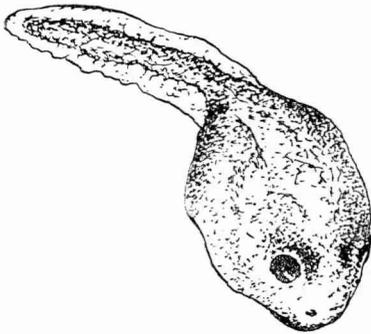


10

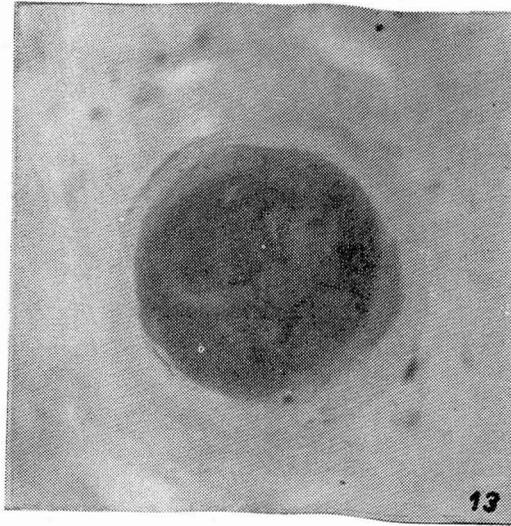


11

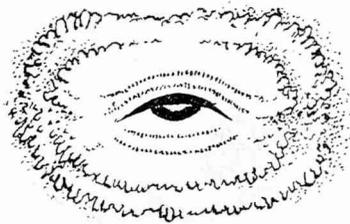
5



12



13



14



15

- Fig. 10 — Embrión con fuerte vascularización de la lámina caudal, circonvoluciones intestinales y formaciones bucales cornificadas. (9-V-1957).
- Fig. 11 — Embrión al término de la primera fase de la vida embrionaria; abundantes depósitos, probablemente catabólicos, en la región caudal.
- Fig. 12 — Embrión en el momento de la eclosión (a los 24-25 días de vida). Reducción extrema de la lámina caudal.
- Fig. 13 — Foto de un embrión en la cápsula gelatinosa correspondiente al estadio representado por el dibujo de la Fig. 11.
- Fig. 14 — Formaciones bucales de larva de 20 días, todavía en la cápsula gelatinosa.
- Fig. 15 — Formaciones bucales de una larva de tres meses y medio, de vida acuática, casi al término de su desarrollo.

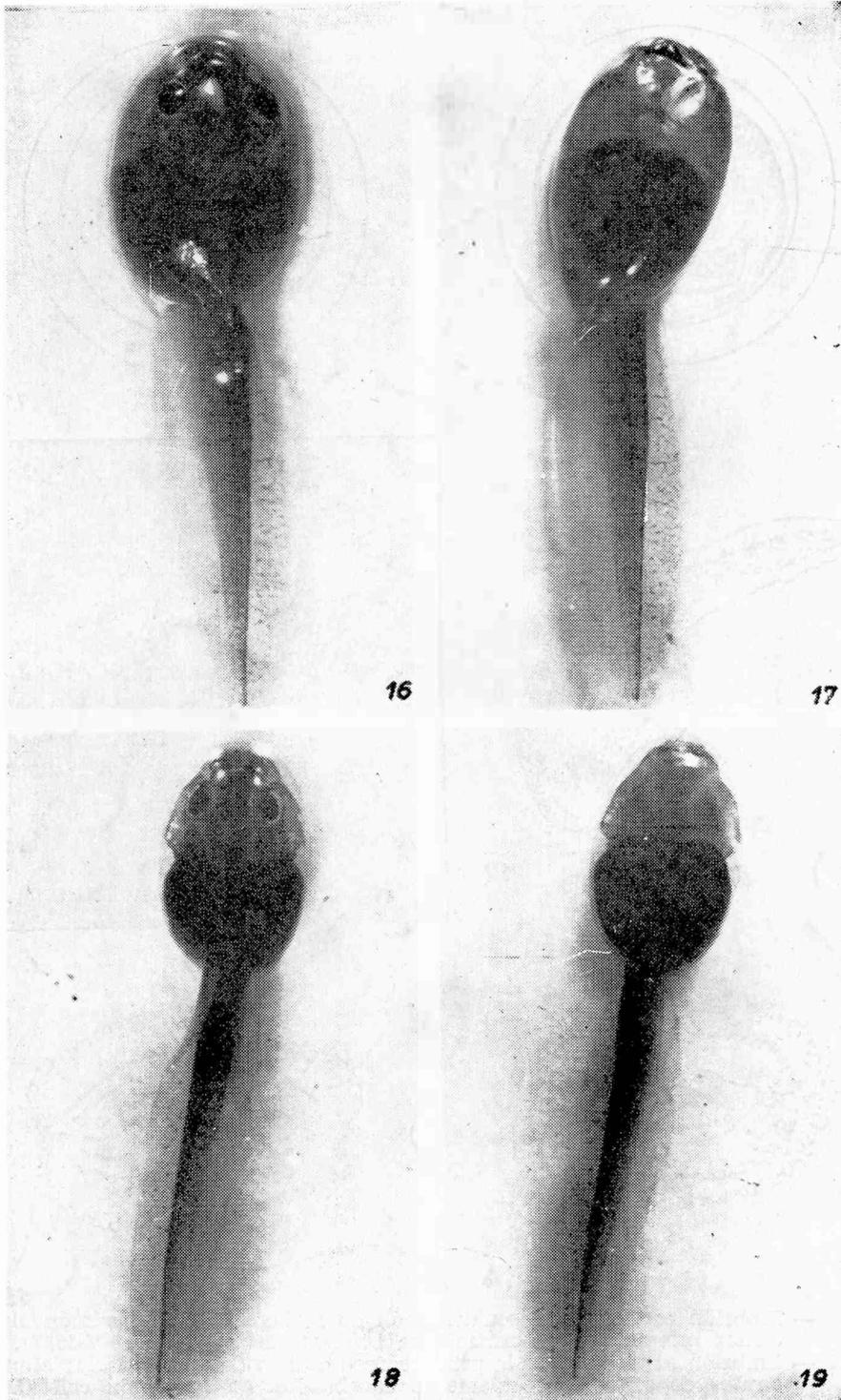


Fig. 16 — y 17 — Larvas de *Eupsophus taeniatus* liberadas de la cápsula el 17-V-57 y colocadas en agua con algas *Spyrogyra*.
Fotograf. el 27-V-57.

Fig. 18 — y 19 — Larvas de *Eupsophus taeniatus* liberadas de la cápsula el 17-V-57 y colocadas en agua de las pozas naturales de Quintero, con detritos orgánicos y entomofauna, sin algas.
Fotograf. el 4-VI-57— Notar el menor desarrollo en comparación con las larvas de las figuras anteriores.