

Inv. Zool. Chilenas	Vol. IV	pp. 300 a 327	30.8.58	Santiago, Chile
---------------------	---------	---------------	---------	-----------------

POLIMORFISMO Y DISTRIBUCION GEOGRAFICA EN POBLACIONES CHILENAS DE *PLEURODEMA BIBRONI* TSCHUDI

por

JOSE M. CEI

(Centro de Investigaciones Zoológicas de la Universidad de Chile)

Introducción, materiales y métodos

El estudio del polimorfismo encuentra un material interesante en *Pleurodema bibroni*, anfibio leptodactílido, cuya distribución es muy amplia en territorio chileno y zonas cordilleranas limítrofes, presentando a veces grandes diferencias fenotípicas, en particular cuando condiciones de aislamiento geográfico o factores locales actúan sobre poblaciones relativamente limitadas. El valor adaptativo de algunos caracteres, modificando la frecuencia de ciertos alelos, hace variar la estructura morfológica y fisiológica de la población, desde alteraciones pequeñas, apreciables sólo en un detenido análisis estadístico de la variabilidad, hasta la evidencia de distintas fisionomías locales o raciales, cuyo valor para la posición sistemática y el estudio taxonómico de la especie puede adquirir un significado importante.

*Pleurodema bibroni* (fig. 1) se extiende desde la región desértica subtropical del Norte, en el valle de Copiapó (Atacama), hasta el Sur, por el territorio de Aysén, y predomina en toda la zona central, con una particular versatilidad ecológica, que le permite ocupar los "nichos" ambientales más distintos, desde las orillas rocosas del mar hasta la cordillera, desde un hábitat de bosque templado frío (como en Zapallar o en Quintero), hasta las orillas de los ríos que llegan a la costa (como el Reñaca o el Aconcagua), o las lagunas de juncuales, en zonas medanosas cerca de la playa (Concón).

Las poblaciones de la zona de Santiago, presentan una gran variabilidad para ciertos caracteres, especialmente para la coloración y sus patrones, y son muy abundantes como número de individuos. Muestras procedentes de la zona de Alto Macul (alrededores de Santiago de Chile : mtr. 600 s.n.m.) me sirvieron de material de comparación (100 individuos : 34 machos y 66 hembras) para el estudio de una población más aislada (70 individuos : 35 machos y 35 hembras) encontrada arriba del Volcán (1.500 mtr.) en la zona árida cordillerana de Lo Valdés, rica en yacimientos minerales. También se utilizaron muestras procedentes : A) de Aysén (44°-48° Lat. S) en los territorios de la selva austral, B) de la Provincia de Coquimbo (La Serena), C) de la Provincia de Atacama (Copiapó) en el Norte.

La muestra de Lo Valdés fue coleccionada en el valle del río del Yeso (6-8-V-57) a unos 300 - 400 metros del cauce, rodeado por altas barrancas, en terreno semipantano (bofedal). Los animales estaban en grupos nume-

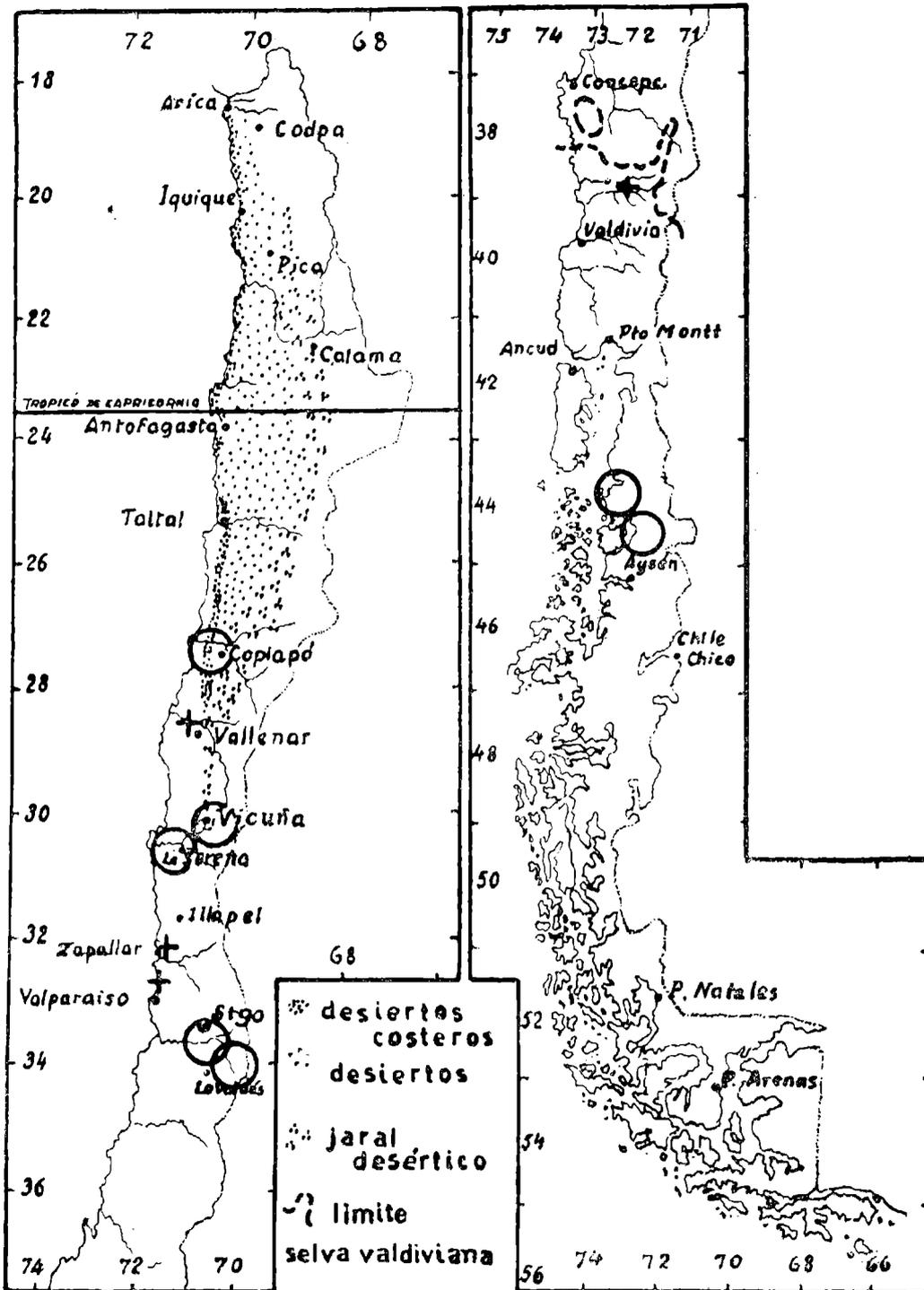


Fig. 1 - *Pleurodema bibroni* Tschudi.

Distribución de las muestras de las poblaciones chilenas estudiadas.  
 Cruces: muestras observadas pero no estudiadas estadísticamente.  
 Círculos: muestras estudiadas estadísticamente,

rosos, bajo las piedras o las champas sobresalientes, cerca del agua. Aparentemente llevan vida activa en este período del año : las hembras con óvulos maduros y listos para el desove, que puede provocarse por implantación hipofisiaria, y los machos presentando caracteres sexuales secundarios bien desarrollados, evidentes reflejos sexuales y gonadas con espermios maduros y móviles.

Los ejemplares de Aysén (18 individuos : 11 machos y 7 hembras) fueron capturados estando en actividad reproductiva en los pantanos ("mallín") y al margen de la selva chilota, por la Prof. M. Codoceo, en el mes de Febrero de 1957, y llevados vivos a Santiago. La muestra de La Serena (35 individuos : 30 machos y 5 hembras en reproducción) pertenece a una población de Río Coquimbo cerca de la ciudad (26 de Julio de 1957). La muestra de Copiapó (27 individuos : 16 machos y 11 hembras, en reproducción) fue recolectada en las orillas del Río Copiapó (23 de Julio de 1957). Todos los animales de estas muestras eran adultos y normales, y fueron estudiados vivos.

El examen de poblaciones vivientes, tomadas al azar, es más interesante que el del material fijado, por la posibilidad de observar comparativamente caracteres fisiológicos y etológicos, permitiendo eliminar la inevitable modificación de la coloración de parte de los líquidos fijadores. Algunas medidas que afectan a tejidos tegumentarios y conectivos pueden variar de acuerdo con el estado de mayor o menor contracción del material fijado por un tiempo distinto. Otras medidas que afectan partes del sistema esquelético no están sujetas a efectos sensibles por acción del fijador, y permiten también comparaciones estadísticas útiles entre series de ejemplares vivos y ejemplares fijados en formol al 4%. Debido a esta posibilidad he tenido presente para la comparación de algunos índices y medidas una segunda población de Aysén (58 individuos), toda de ejemplares fijados en formol al 4%, procedente de las colecciones de la Prof. M. Codoceo (Museo Nacional de Historia Natural - Santiago de Chile), a quien agradezco por haberme permitido la utilización de este material. También se tomaron en cuenta, como será expuesto más adelante, (Cfr. discusión), otras dos muestras de ejemplares fijados procedentes de La Serena (Coquimbo) y de Viña (Río Elqui : Coquimbo) (1).

### Observaciones morfológicas

La especie *Pleurodema bibroni* fue identificada por Tschudi (1838), descrita sucesivamente por Dumeril & Bibron (1841), Boulenger (1882), Philippi (1902) y revisada junto con las otras especies del grupo "Paludicola" por Parker (1927). Sobre la base de los datos de estos autores, y sobre todo de la descripción de Boulenger, se puede esquematizar en la siguiente diagnosis las características diferenciales específicas de este batracio, las que

(1) El material estudiado en ejemplares vivos se refiere, en gran parte, después de su fijación, a los N°s 7-8-9-10-11-12-13-14-15-16-53-95-102-103-122-142-143-151-152 de la colección herpetológica del Centro de Investigaciones Zoológicas de la Universidad de Chile. El total de los ejemplares que se tomaron en cuenta en este trabajo, vivos y fijados, fué de 691 (615 adultos, 76 jóvenes).

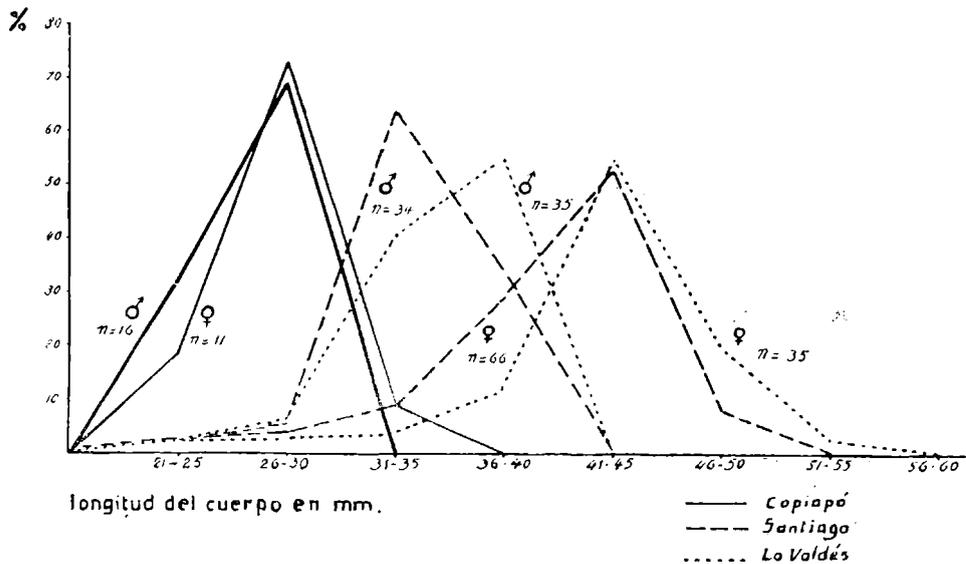
sirven para reconocerlo de otras formas afines, como p. e. *Pl. bufonina* o *Pl. cinerea*.

**DIAGNOSIS DE *PLEURODEMA BIBRONI*:**

- 1.— Anfibio de tamaño mediano; raniforme, esbelto.
- 2.— Lengua subcircular, entera o muy poco escotada por atrás.
- 3.— Dientes vomerianos en dos pequeñas series oblicuas, entre las coanas.
- 4.— Cabeza alargada, con hocico redondeado (según Boulenger, un poco más largo que el diámetro orbitario máximo)
- 5.— Narinas ubicadas a igual distancia entre el hocico y el borde anterior del ojo.
- 6.— Espacio interorbitario generalmente más angosto que el párpado superior.
- 7.— Tímpano poco distinto o reducido.
- 8.— Dedos de la mano de mediana longitud, el primero no más largo que el segundo.
- 9.— Dedos del pie de mediana longitud, como membrana rudimentaria, reducida lateralmente a un borde : tubérculos subarticulares poco desarrollados.
- 10.— La articulación tibio-metatarsal alcanza el tímpano, extendiendo la extremidad posterior hacia adelante. Extendiendo la extremidad anterior hacia atrás, la punta del tercer dedo alcanza el coccix.
- 11.— Tubérculos metatarsales evidentes; uno interno pequeño ovalado, otro externo redondeado.
- 12.— Piel dorsal lisa, con pequeños relieves glandulares; piel ventral lisa, poco granulosa en los muslos.
- 13.— Glándula lumbar prominente, generalmente grande (según Boulenger del tamaño del globo ocular).
- 14.— Coloración variable, grisácea o café claro, con manchas oscuras. Glándula lumbar blanquecina, con manchas negras. A veces estría clara vertebral.
- 15.— En el macho con caracteres sexuales secundarios evidentes, una pigmentación oscura en la parte anterior de la garganta, un saco vocal (subgular) y formaciones queratinosas en el primer dedo de la mano.

Los caracteres 2, 3, 8, 9, 11 son descriptivos, pero válidos y se ha podido comprobar su presencia, con variabilidad limitada, en todas las poblaciones de *Pleurodema bibroni* examinadas. Puede ocurrir que los tubérculos subarticulares y metatarsales adquieran un desarrollo mayor o menor, pero nunca su diferencia alcanza límites suficientemente amplios para considerarla de algún significado poblacional. Los caracteres 1, 4, 5, 6, 7, y 10 han sido objeto de medidas y análisis estadísticos en las muestras y los resultados reunidos en gráficos para oportunas comparaciones y conclusiones. El carácter 1) se expresa con la medida del largo del cuerpo entre hocico y ano. Los caracteres 4, 5, 6 y 7 determinan la estructura de la cabeza del batracio y los tres primeros se expresan con índices métricos. Estos son: para el 4) la relación, distancia desde la punta del hocico a la línea que reúne el centro de los tímpanos /

distancia entre los tímpanos; para el 5) la relación, distancia entre narina y hocico / distancia entre narina y borde orbitario anterior; para el 6) la relación, distancia interorbital / largo del párpado superior. El tímpano (carácter 7) fue medido en su diámetro máximo. El carácter 10) fue medido según las modalidades indicadas en la diagnosis de la especie y la posición alcanzada por la articulación indicada en la gráfica respectiva. Se dieron además índices para expresar la longitud de las extremidades posterior y anterior, en relación con la longitud del cuerpo.



Gráf. 1 - Longitud del cuerpo en muestras, machos y hembras, de poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de medidas).

El tamaño de la glándula lumbar (carácter 13) fue indicado por la relación entre el largo de esta estructura y el largo total del cuerpo. Los caracteres 12 y 14 son descriptivos y su apreciación y significado estadístico será dado al final del análisis de los caracteres métricos. Los caracteres sexuales secundarios (carácter 15, de la diagnosis) serán, pues, recordados en las observaciones fisiológicas, pero se hará referencia al dimorfismo sexual también en el análisis de los caracteres métricos, objeto de los párrafos siguientes.

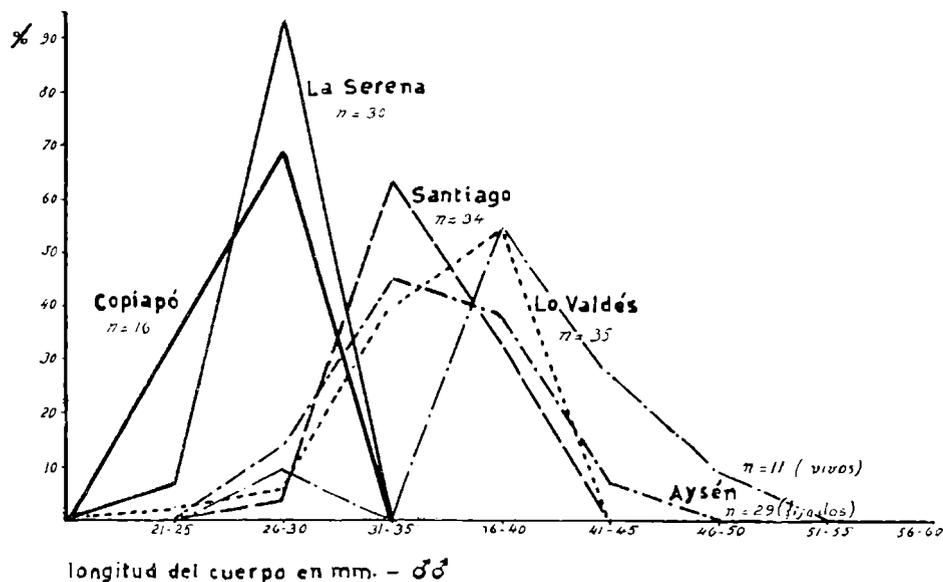
#### A) TAMAÑO. (Carácter 1 de la diagnosis)

La diferencia de tamaño tiene valor de carácter sexual secundario en *Pleurodema bibroni*, siendo las hembras estadísticamente más grandes que los machos en todas las poblaciones examinadas, con la excepción de la población de Copiapó (Atacama), donde no se revela una diferencia estadísticamente apreciable entre ambos sexos, en la muestra obtenida al azar y entre individuos en reproducción.

La gráfica 1 permite analizar las diferencias entre sexos, por el tamaño, en las poblaciones de Copiapó y Santiago (Alto Macul), respec-

tivamente. Machos y hembras de la población de Copiapó no acusan diferencias estadísticas (siendo obviamente similares las curvas), pero en Santiago la diferencia entre machos y hembras se presenta con un valor estadístico elevado ( $t= 3.65$ ,  $P < 0.001$ ) (1). También en la población de Lo Valdés la diferencia entre sexos tiene buen valor estadístico ( $t= 7.00$ ,  $P < 0.001$ ).

La misma gráfica destaca la diferencia entre los machos de la muestra de Copiapó y los de las muestras de Santiago y Lo Valdés ( $t= 11.97$ ,  $P < 0.001$  : muestras de Copiapó y Santiago;  $t= 12.55$ ,  $P < 0.001$  : muestras de Copiapó y Lo Valdés). Un valor estadístico todavía más elevado se comprobaría considerando la diferencia entre hembras de las mismas muestras.



Graf. 2 - Variación de la longitud del cuerpo en muestras (machos) de poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de medidas).

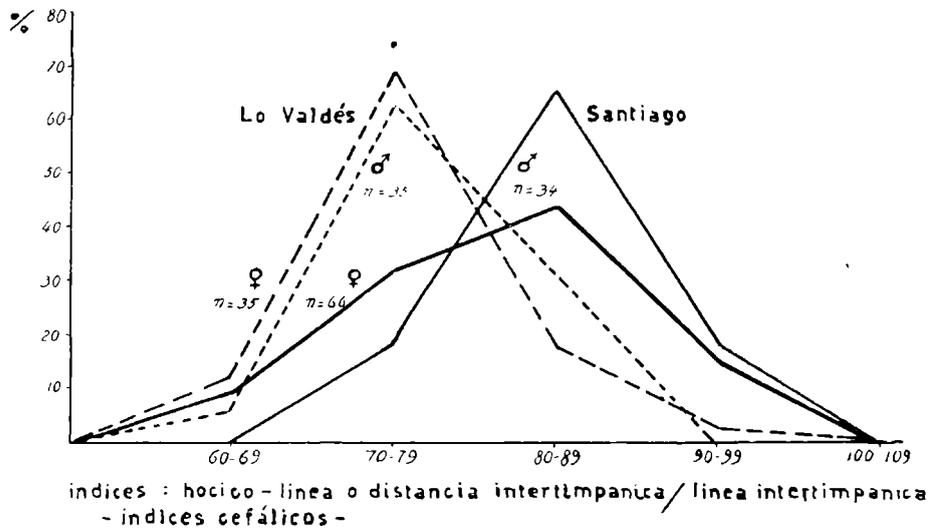
La gráfica 2 presenta comparativamente las diferencias de tamaño entre los machos de todas las poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni* examinadas. Es evidente que el tamaño es mínimo en los *Pleurodema* de Copiapó y también en los de La Serena, pero aumenta en Santiago, en las muestras de Aysén (2) y en la población cordillerana de Lo Valdés. He examinado series de ejemplares procedentes de los lagos valdivianos (que no fueron medidos): también aquellas muestras eran formadas por individuos particularmente robustos. Las curvas de frecuencia porcentual de la gráfica 2 se podrían repetir con igual tendencia para las hembras de las mismas poblaciones. La variación poblacional del tamaño, desde el Norte hacia el Sur, tiene pues su valor ecológico no indiferente, debido a la gran diversidad climática de los biótopos ocupados por la especie. En Atacama y

(1) Se emplearon para el cálculo las fórmulas señaladas por M. Lamotte, Introduction á la Biologie Quantitative, Paris, Masson, 1949, p. 252-261.

(2) n : 29, animales fijados; n : 11, animales vivos (machos).

Coquimbo (el "Norte Chico", de clima templado o subtropical) el tamaño es mínimo, aumentando hacia el Sur, especialmente en las regiones frías de la selva austral, o de cordillera. Es interesante subrayar la analogía entre la distribución geográfica y ecológica de este carácter poblacional en *Pleurodema bibroni* y la conocida "ley de Bergmann" sobre el aumento de tamaño en animales de zona fría, especialmente enunciada para muchos homeotermos.

B) FORMA DE LA CABEZA. (Carácter 4, de la diagnosis)

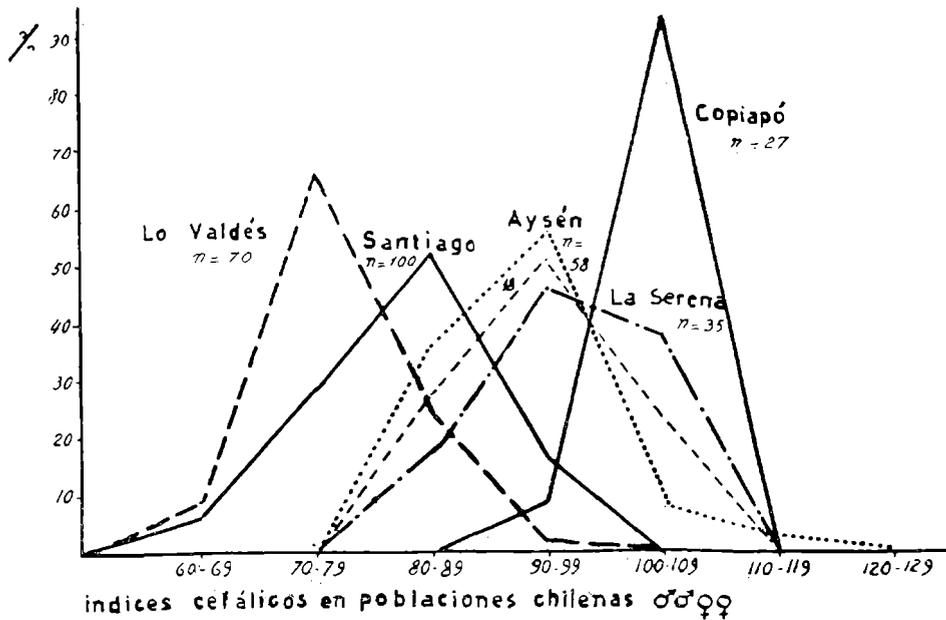


Graf. 3 - Variación del índice cefálico en machos y hembras de dos poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni* (Santiago y Lo Valdés).

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).

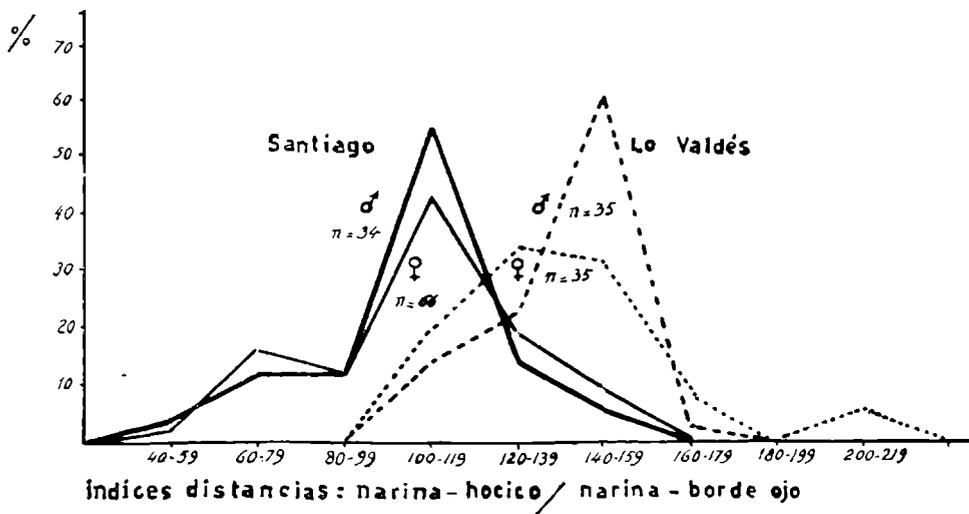
Este carácter es importante, para el reconocimiento de las especies del grupo, y se lo considera a menudo por los taxonomos. El índice que he elegido para expresarlo, o índice cefálico, no parece distribuido como carácter sexual secundario en las poblaciones de *Pleurodema bibroni*. Lo comprueba la gráfica 3 que se refiere a los índices de las poblaciones de Santiago (Alto Macul) y Lo Valdés, donde machos y hembras, tomados al azar, aparecen obviamente similares. La gráfica 4 indica la distribución del índice cefálico (frecuencias porcentuales) en las distintas poblaciones chilenas estudiadas, demostrando que sus valores mínimos se alcanzan en Lo Valdés, elevándose gradualmente en Santiago, en Aysén (donde la comparación entre series medidas en ejemplares vivos y fijados no revela ninguna diferencia apreciable), luego en La Serena y sobre todo en Copiapó, donde se alcanzan los valores máximos.

La diferencia entre Lo Valdés y Santiago ya tiene buen significado estadístico, expresado por un  $t = 3.28$  y un  $P < 0.01$ . Estos valores ya son suficientes para darnos una idea de la diferencia altamente significativa que existe entre los términos más lejanos de las curvas poblacionales de la gráfica : entre Lo Valdés o Santiago, y Copiapó por ejemplo.



Graf. 4 - Variación del índice cefálico en poblaciones chilenas, machos y hembras de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abcisas: clases de frecuencia de índices).



Graf. 5 - Variación de la posición de las narinas (entre hocico y ojo) en muestras, machos y hembras, de dos poblaciones de *Pleurodema bibroni* (Santiago y Lo Valdés).

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abcisas: clases de frecuencia de índices).

El índice cefálico así medido permite apreciar el alargamiento y por ende la forma de la cabeza, dato morfológico de particular interés. La distribución geográfica de sus variaciones revela una zona central de relativa "braquicefalia" y áreas periféricas, en el Sur (Aysén) y en el Norte (Copiapó; en parte en La Serena), donde se hacen predominantes formas más alargadas. En la población de Copiapó, donde el alargamiento de la cabeza se hace particularmente evidente, este carácter se acompaña con frecuencia elevada a una morfología del hocico, cuya proyección se indica en la fig. 2. Esta variación morfológica del hocico, más frecuente en los machos, también se verifica en la población de La Serena, pero muy raramente en la de Santiago. Inversamente la cabeza de *Pleurodema bibroni* adquiere perfiles muy puntiagudos en las poblaciones sureñas, sobre todo de la selva austral y de Aysén.

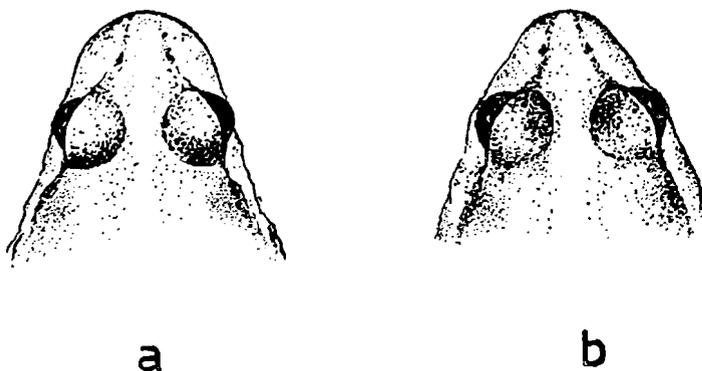


Fig. 2 - *Pleurodema bibroni* -

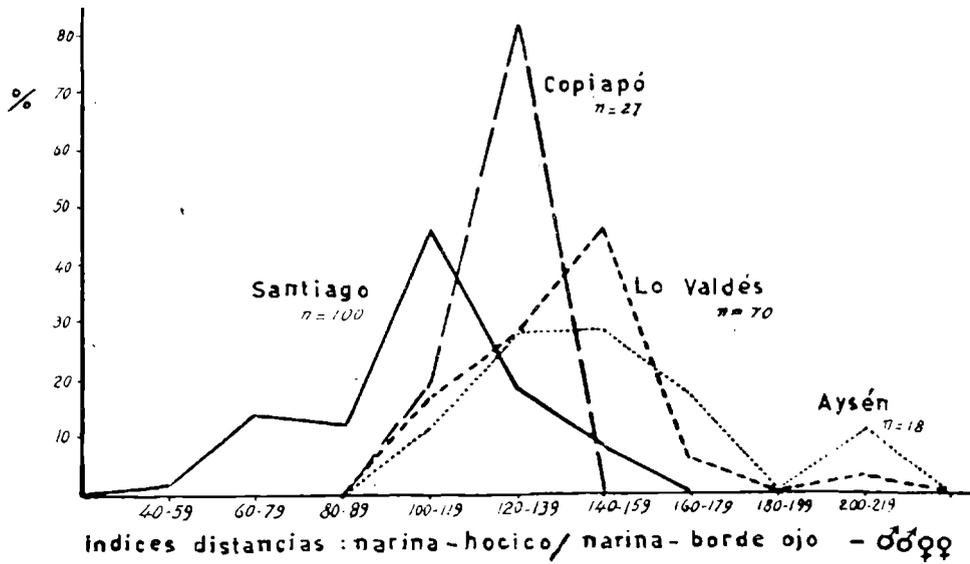
a- forma del hocico altamente frecuente en la población de Copiapó,  
 b- forma del hocico (puntiaguda) característica de las poblaciones  
 sureñas (Aysén) -  
 (Aumentados)

C) POSICION DE LAS NARINAS. (Carácter 5, de la diagnosis).

La posición de las narinas, entre hocico y ojos, expresada por índices, tampoco parece ser carácter sexual secundario, en *Pleurodema bibroni*. La gráfica 5 es significativa al respecto, a la vez en las poblaciones de Santiago y Lo Valdés, donde las muestras de machos y hembras son obviamente similares. Ausencia de dimorfismo sexual se comprobó también en todas las otras poblaciones chilenas estudiadas.

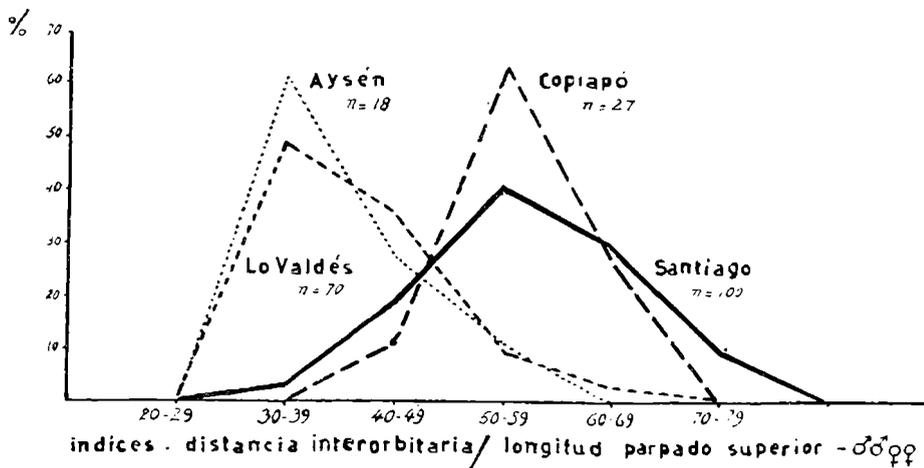
La distribución de la frecuencia porcentual de los índices presenta una diferencia sensible en poblaciones suficientemente numerosas, vivientes en *habitat* distinto. La gráfica 6 indica esta diferencia significativa, respectivamente, entre la población de los alrededores de Santiago (machos y hembras) y la de Lo Valdés (machos y hembras), en el bofedal cordillerano. También aparecen en la gráfica los índices de la población de Aysén, medida en ejemplares vivos.

El valor estadístico de la diferencia entre Santiago y Lo Valdés es elevado, con un  $t = 6.52$  y un  $P < 0.001$ . No parece entonces haber dudas



Graf. 6 - Variación de la posición de las narinas (entre hocico y ojo) en poblaciones chilenas (machos y hembras) de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).



Graf. 7 - Variación de los índices de la posición de los ojos (relativa al párpado) en poblaciones, machos y hembras, de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).

sobre el significado adaptativo del carácter, probablemente en relación morfofuncional con la anatomía de la cabeza. Algunas poblaciones pueden llegar a imponerse los índices más alejados entre ellos (narinas equidistantes o más cerca del hocico, y narinas muy cerca del ojo), contribuyendo a la determinación de "fisionomías" poblacionales, que podrían influir para considerar a estos caracteres adaptativos como rasgos raciales o subespecíficos. En la población de Copiapó los índices de la posición de las narinas adquieren estadísticamente un valor de frecuencia intermedio entre los de Santiago y los de Lo Valdés.

#### D) POSICIÓN DE LOS OJOS. (Carácter 6, de la diagnosis)

No hay dimorfismo sexual en la posición de los ojos (expresada por su distancia en relación con el largo del párpado superior), en todas las poblaciones chilenas estudiadas. Los índices que la expresan se presentan por su distribución y frecuencia como otro carácter sometido a diferencias poblacionales de evidente significado estadístico en algunos casos. La gráfica 7 presenta estas diferencias en las muestras de machos y hembras de Santiago (Alto Macul), Lo Valdés y Aysén. Entre Lo Valdés y Santiago la diferencia tiene alto valor estadístico, como un  $t = 11.07$  y un  $P < 0.001$ . La curva de las frecuencias en la población de Copiapó revela tendencia idéntica a la de Santiago, con significado estadístico análogo, frente a las poblaciones de la cordillera (Lo Valdés) y del Sur (Aysén). La conclusión morfológica es entonces que poblaciones del área Centro y Norte presentan ojos menos aproximados en comparación de poblaciones cordilleranas y del Sur. Probablemente también este carácter tiene valor adaptativo, en biótopos y climas distintos.

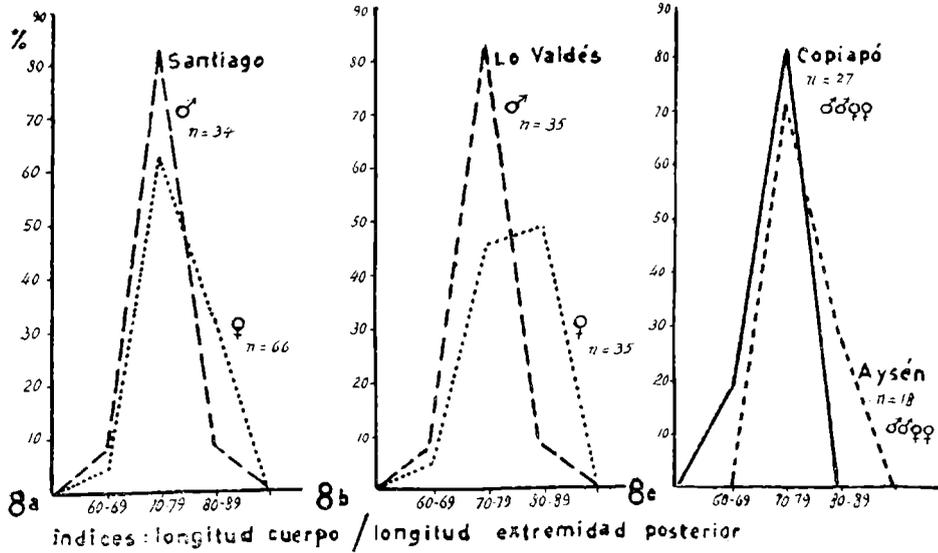
#### E) DIMENSIONES DEL TIMPANO. (Carácter 7, de la diagnosis)

No hay dimorfismo sexual en las dimensiones del tímpano, bastante reducido en todas las poblaciones examinadas. Tampoco se comprobaron diferencias por este mismo carácter entre poblaciones distintas.

El diámetro que se presenta con una mayor frecuencia (50-60%) es el de 2 mm.; siguen por su frecuencia los de 2,5 mm., luego los de 3 mm.; raramente los de 1.5 mm. En la población enana de Copiapó el diámetro del tímpano aparece siempre sumamente reducido, casi indistinto, sin mayor aumento.

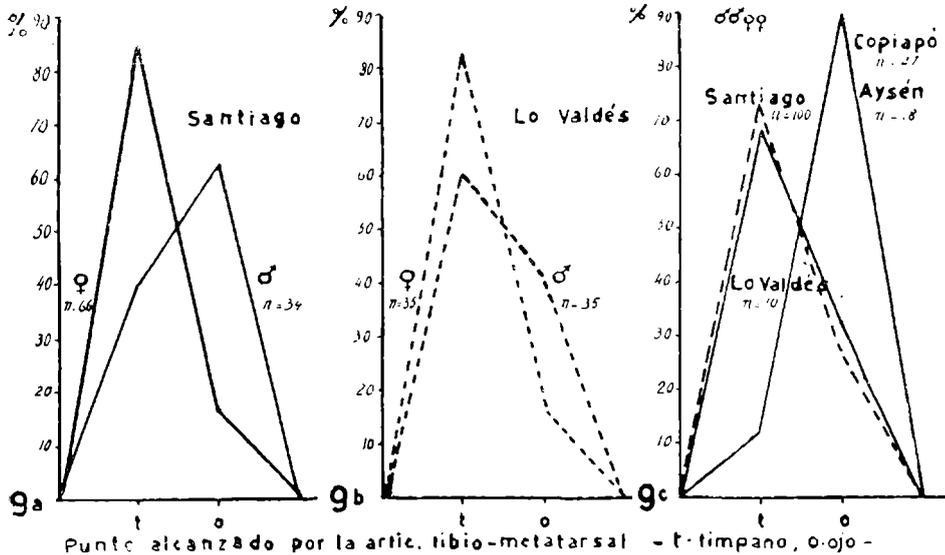
#### F) PROPORCIONES DE LAS EXTREMIDADES POSTERIORES. (Carácter 10, de la diagnosis)

Este carácter se expresa con la relación: longitud del cuerpo / longitud de la extremidad posterior y los índices se reproducen en las gráficas 8a-b (fig. 5), que muestran la distribución de sus frecuencias porcentuales en las poblaciones de Santiago (Alto Macul) y Lo Valdés. No hay dimorfismo sexual, ni alguna diferencia entre poblaciones. La gráfica 8c demuestra que tampoco hay diferencias con las poblaciones de Aysén y Copiapó.



Graf. 8 - a, b; variación de los índices de longitud de la extremidad posterior, (relativa al cuerpo) en dos muestras, machos y hembras, de poblaciones de *Pleurodema bibroni* (Santiago, Lo Valdés); 8 c : variación de los mismos índices en muestras de poblaciones chilenas, hembras (Copiapó, Aysén), de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).



Graf. 9 - a, b : punto alcanzado por la articulación tibio-metatarsal, extendiendo la extremidad anterior hacia adelante, en machos y hembras de muestras de poblaciones (Santiago, Lo Valdés) de *Pleurodema bibroni*; 9 a : ídem en poblaciones, machos y hembras, reunidos, de Santiago; Lo Valdés, Copiapó, Aysén.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).

Sin embargo existen en algunas poblaciones ciertas diferencias en las proporciones relativas de los distintos segmentos de la extremidad posterior y éstas se revelan por la posición alcanzada por la articulación tibio-metatarsal extendiendo la pata hacia adelante, a lo largo del cuerpo. Las gráficas 9a,b son indicativas al respecto y demuestran que mientras en la población de Lo Valdés el porcentaje más elevado de individuos machos y hembras alcanza el tímpano con la articulación tibio-metatarsal, en la población de Santiago ésto se verifica para los machos pero no para las hembras. También se desprende de la gráfica 9c que comparando poblaciones de biótopos muy distintos, las diferencias se hacen más sensibles. Por ejemplo en las poblaciones —machos y hembras— de Lo Valdés y Santiago, es más elevado el porcentaje de los individuos cuya articulación tibio-metatarsal alcanza el tímpano, mientras en las poblaciones de Aysén y Copiapó, en la mayoría casi absoluta de los individuos, la articulación tibio-metatarsal alcanza el ojo.

**G) PROPORCIONES DE LAS EXTREMIDADES ANTERIORES. (Carácter 10, de la diagnosis)**

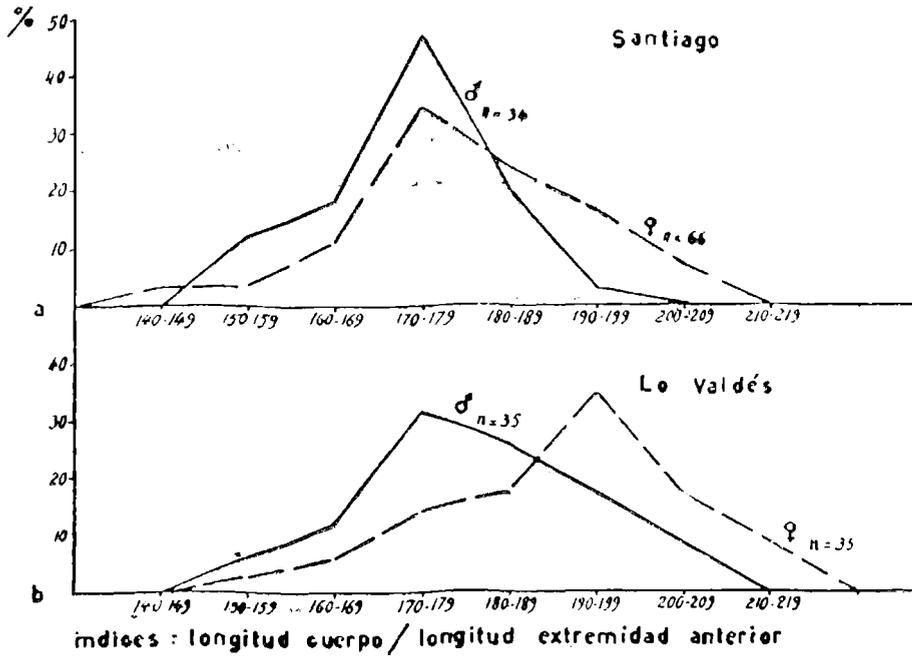
Se expresan estas proporciones con la relación entre la longitud del cuerpo y la longitud de la extremidad anterior. Los índices se analizan estadísticamente en la gráfica 10. Este carácter no presenta dimorfismo sexual; también en la población de Lo Valdés, donde podría parecer haber curvas —de machos y hembras— con tendencia distinta, el valor estadístico de las mismas es muy poco significativo, con un  $t=0.90$  y un  $P=0.3-0.4$ . Las diferencias entre poblaciones son también escasas. (gráfica 11). Santiago, Aysén, Copiapó, repiten la misma tendencia. Sólo la población cordillerana de Lo Valdés, parece indicar cierta tendencia al acortamiento de las extremidades anteriores, en las hembras.

**H) TAMAÑO GLANDULA LUMBAR. (Carácter 13, de la diagnosis)**

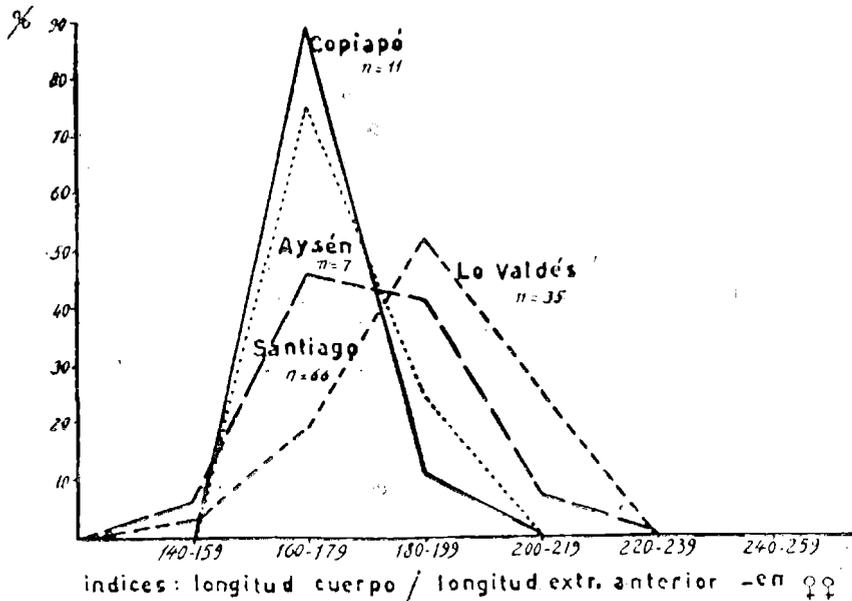
El tamaño de la glándula lumbar (expresado por la relación con la longitud del cuerpo), es un carácter de notable importancia sistemática en *Pleurodema* y es uno de los que sirven para diferenciar a *bibroni*, de *bufonina* que vive en los mismos biótopos australes.

La gráfica 12 muestra la variación del tamaño de la glándula lumbar en las poblaciones examinadas. Las dimensiones de este aparato glandular son máximas en las poblaciones de Aysén, donde con elevada frecuencia su longitud representa aproximadamente  $1/5$  de la longitud del cuerpo (es  $1/4$  en *bufonina*). En Santiago y Lo Valdés, ya aumenta la frecuencia de aparatos glandulares cuya longitud es aproximadamente  $1/6$  de la del cuerpo. Esta tendencia se acentúa en la población de La Serena (glándulas largas  $1/7$  de la longitud del cuerpo) y adquiere absoluta preponderancia en la población de Copiapó (frecuencia máxima de glándulas largas  $1/8$  de la longitud del cuerpo, y existencia de glándulas largas  $1/9$  y  $1/10$  de la longitud del cuerpo).

La conclusión es que el tamaño de las glándulas lumbares aumen-

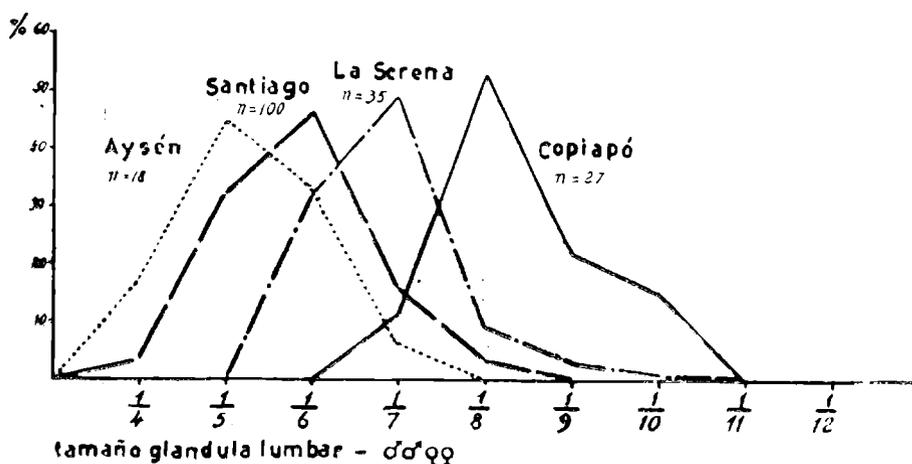


Graf. 10 - Variación de los índices de longitud de la extremidad anterior (relativa al cuerpo) en machos y hembras de muestras de poblaciones de *Pleurodema bibroni*: a, Santiago; b, Lo Valdés.  
(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).



Graf. 11 - Variación de los índices de longitud de la extremidad anterior (relativa al cuerpo) en muestras (hembras) de poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni*.  
(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de índices).

ta progresivamente desde el Norte hacia el Sur, análogamente a lo que ocurre con el tamaño de los individuos, en las poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni*. No se tiene datos sobre las funciones fisiológicas de estos aparatos cutáneos, pero la distribución geográfica de su variabilidad y las diferencias poblacionales en todo el territorio chileno, parecen subrayar su significado adaptativo.



Graf. 12 - Variación del tamaño de la glándula lumbar (relativo a la longitud del cuerpo) en muestras, machos y hembras, de poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni*.

(En ordenadas: frecuencias porcentuales; en abscisas: clases de frecuencia de tamaños).

#### I) PIEL Y COLORACION (Caracteres 12 y 14, de la diagnosis)

El fondo de la piel dorsal de *Pleurodema bibroni* es liso y los relieves glandulares, distribuidos irregularmente, pueden variar mucho, según los individuos, pero también con mayor o menor evidencia según las poblaciones consideradas.

En los ejemplares de Santiago la piel generalmente presenta pocos relieves glandulares, y en algunos casos la superficie aparece enteramente lisa. Poco se diferencian de las poblaciones de Santiago las de la costa (Zapallar, Quintero) y de La Serena y Vallenar, mientras que en los pequeños ejemplares de Copiapó la piel acentúa mucho más su aspecto liso y lubricoso.

Los relieves glandulares cutáneos se hacen numerosos y evidentes en la muestra de Lo Valdés y en las poblaciones sureñas (lagos valdivianos, Aysén) presentándose a veces con aspecto de placas chatas y alargadas y diferenciándose del fondo aún por el color (café oscuro, verdoso).

La coloración es sumamente variable en *Pleurodema bibroni* y es casi imposible encontrar individuos muy parecidos: hay varios patrones de coloración, prevaleciendo el de manchas irregulares oscuras sobre el fondo café claro o grisáceo. A veces hay individuos casi homogéneamente grisáceos, apizarrados o finamente puntillados de oscuro. El patrón de

coloración "estría clara o amarilla vertebral", señalado ya por Dumeril & Bibron (1841), Boulenger (1882), Berg (1896) y Fernández (1927), se presenta con una particular distribución geográfica: ausente en algunas poblaciones, con cierta frecuencia en otras, de acuerdo con *habitat* distinto (Ceí y Capurro, 1957). La coloración de las poblaciones valdivianas (lago Caburga) ha sido descrita por Capurro (1957). La coloración de los individuos del Sur (Aysén) es peculiar, con matices cobrizos y manchas verdosas y está en estudio sobre los materiales procedentes de aquella región (Ceí y Cdoceo, trabajo en curso). Los individuos de Copiapó son generalmente oscuros, finamente puntillados, con manchas bien definidas, bordadas de claro.

Interesante es la coloración de los individuos cordilleranos de Lo Valdés: fondo café oscuro y manchas más oscuras confusas, pero en la región interescapular (en el 90% de los ejemplares) una mancha alargada romboidal blanquecina, carácter que se conoce en otras especies del género, no existentes en territorio chileno, como *Pleurodema tucumana* del Norte argentino (cfr. fig. 3,b).

En todos los individuos de todas las poblaciones, nunca falta la mancha alargada bilateral, oscura, bordada de claro, que partiendo desde el hocico alcanza la espalda, a través de los ojos. La superficie ventral, lisa, granulosa en los muslos, siempre es blanquecina, a veces amarillenta, siendo en algunos casos jaspeada por manchas irregulares grisáceas, poco evidentes.

Hay, en fin, que subrayar en *Pleurodema bibroni* la existencia de pigmentos anaranjados, llamativos, cuya distribución es irregular. Son presentes en ejemplares de la región de Santiago y de Coquimbo y se encuentran con mayor frecuencia en las muestras de zonas costeras (Zapallar, Quintero) y en las de las regiones de selva austral. Se nota prevalentemente en la región cefálica y en el dorso, alrededor de las glándulas lumbares, que a veces aparecen completamente amarillas.

#### Observaciones fisiológicas y etológicas

Probablemente se establecen correlaciones entre caracteres morfológicos que predominan adaptativamente en una población y algunas de sus funciones fisiológicas especializadas.

En las poblaciones de Santiago y de Lo Valdés, por ejemplo, observé que en las primeras solamente el 50% de los individuos presentaba una secreción cutánea abundante, acre, de olor irritante, mientras que se comprobaba la misma secreción en el 87% de los individuos de Lo Valdés. Secreción cutánea, pero con otro olor, no acre, sino fuertemente aromático, se observaba casi siempre en los individuos de Aysén.

El comportamiento individual en cautiverio es también distinto. Los individuos de Santiago resultan más activos, saltando a menudo y presentando el 25% de ellos la curiosa actitud "aposemática" indicada en la figura 3. La misma actitud "aposemática" se comprueba en el 100% de los individuos de la población de Lo Valdés, de comportamiento más tranquilo, más lentos, menos aptos para el salto, agazapándose a menudo contra el suelo en una posición harto singular.

El ciclo sexual —actividad gametogena y ovulación— probablemente es continuo, o casi continuo, durante todo el año. En efecto la respuesta de las hembras a la implantación hipofisaria es inmediata, a la vez en meses de Otoño y de Invierno. En Copiapó los animales estaban en reproducción y cantaban en la segunda quincena de Julio de 1957; también los de La Serena y los de Vicuña, en la provincia de Coquimbo. En Santiago hay parejas en reproducción ya en Agosto y ésta se extiende por varios meses más, en primavera y probablemente en verano, si bien en la zona central de Chile el verano es generalmente seco, y las lluvias esporádicas. Los *Pleurodemas* de Aysén, traídos vivos por la Prof. M. Codoceo, estaban en actividad reproductiva en Marzo, llegando a Santiago, y si bien en cautiverio siguieron en cópula en Abril y Mayo.

El abrazo es lumbar en esta especie y parece durar muchas horas. Los caracteres sexuales secundarios no parecen tener una evolución estacional cíclica muy evidente, como en otros batracios. Este es otro argumento a favor de la relativa uniformidad de su ciclo sexual, probablemente continuo. También en *Pleurodema bibroni* fue constatada la vibración sexual preventiva (o "warning vibration"), como carácter ambo-sexual (Cei y Espina Aguilera, 1957). Es interesante subrayar que este carácter presenta ciertas diferencias de intensidad y frecuencia de vibraciones, en poblaciones distintas. En Lo Valdés se observaba en el 84% de los individuos machos y hembras de la muestra: pero se podía provocar sólo en el 35% de los individuos de la muestra de Santiago. En las *Pleurodemas* de Aysén la "warning vibration" se revelaba con particular intensidad y evidencia y su registro quimográfico era característico.

Cabe añadir la observación que he podido hacer, en estas poblaciones, de dos interesantes anomalías, probablemente hereditarias y de origen mutacional. Un caso de sindactilia, una hembra, en la población de Santiago (frecuencia del 1% en la muestra; pero la frecuencia natural debe ser sumamente inferior) y dos casos de braquidactilia: un macho en la población de Lo Valdés (frecuencia del 1.3% en la muestra) y una hembra en la población de Santiago (frecuencia del 1%). Estos ejemplares se representan en la fig. 4, a, b, c. (1). Nada se reconoce sobre la dominancia o recesividad de estas probables mutaciones en *Pleurodema bibroni*. Rostand (1949, 1951) cita casos de sindactilia en *Bufo bufo* y para otros mutantes en aquella especie (polidactilia, p. c.) señala aún la posibilidad de que haya dos tipos de transmisión hereditaria, comportándose en uno el mutante como dominante, en otro como recesivo. Este A. pone en evidencia la muy escasa frecuencia de estas anomalías digitales en Anuros (en *Bufo* de Francia, en Alsacia y Jura, una frecuencia de polidactilos de 1.08 ‰ - 0.59 ‰) e insiste en la posibilidad de que un número de población limitado, y condiciones geográficas de aislamiento, puedan favorecer al aumento de los genes recesivos en la población como heterocigotos y su aparición como homocigotos, a pesar del valor selectivo que pueda presentar el gene, según las teorías expuestas principalmente por Dobzhansky (1956). En la población de Lo Valdés encontré también un ejemplar hembra (2), con

(1) Nº 53 y 151 de la Colec. Herpetol. del C. I. Z. Univ. de Chile.  
 (2) Nº 142 de la Colec. Herpetol. del C. I. Z., Univ. de Chile.

una mancha dorsal, axilar, de un pigmento amarillo intenso, con carácter de feomelaninas. Señalo este hallazgo por su identidad con la alteración pigmentaria, de carácter genético y con significado estadístico en las poblaciones estudiadas, que he observado recién en *Bufo arenarum* de las regiones áridas de Mendoza (Cei, 1956).

Tres casos de braquidactilia (unilateral, extremidad posterior derecha) fueron ulteriormente observados en una muestra de Vicuña (Río Elqui, Ccquimbo) (1), los tres ejemplares siendo machos, con una frecuencia porcentual del 2.12%. Un caso de sindactilia (macho: extremidad posterior

(1) Nº 152 de la Col. Herpetol, del C. I. Z. Univ. de Chile.

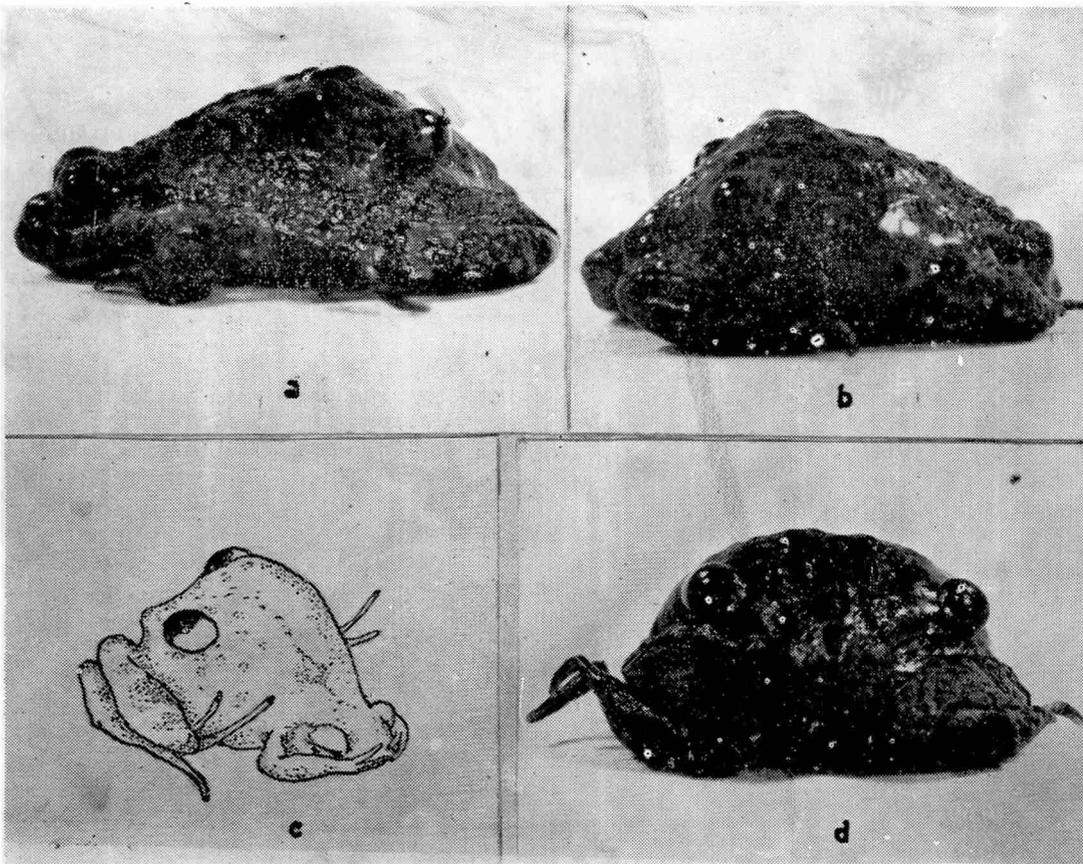


Fig. 3 - Actitud aposemática en *Pleurodema bibroni* de la población de Lo Valdés.

- a- *Pleurodema* antes de revelar la actitud aposemática,
- b- a) comienzo de la actitud aposemática,
- c- dibujo esquemático de la fase más característica de la actitud aposemática,
- d- faz posterior, con evidencia de las glándulas lumbares, en la actitud aposemática.

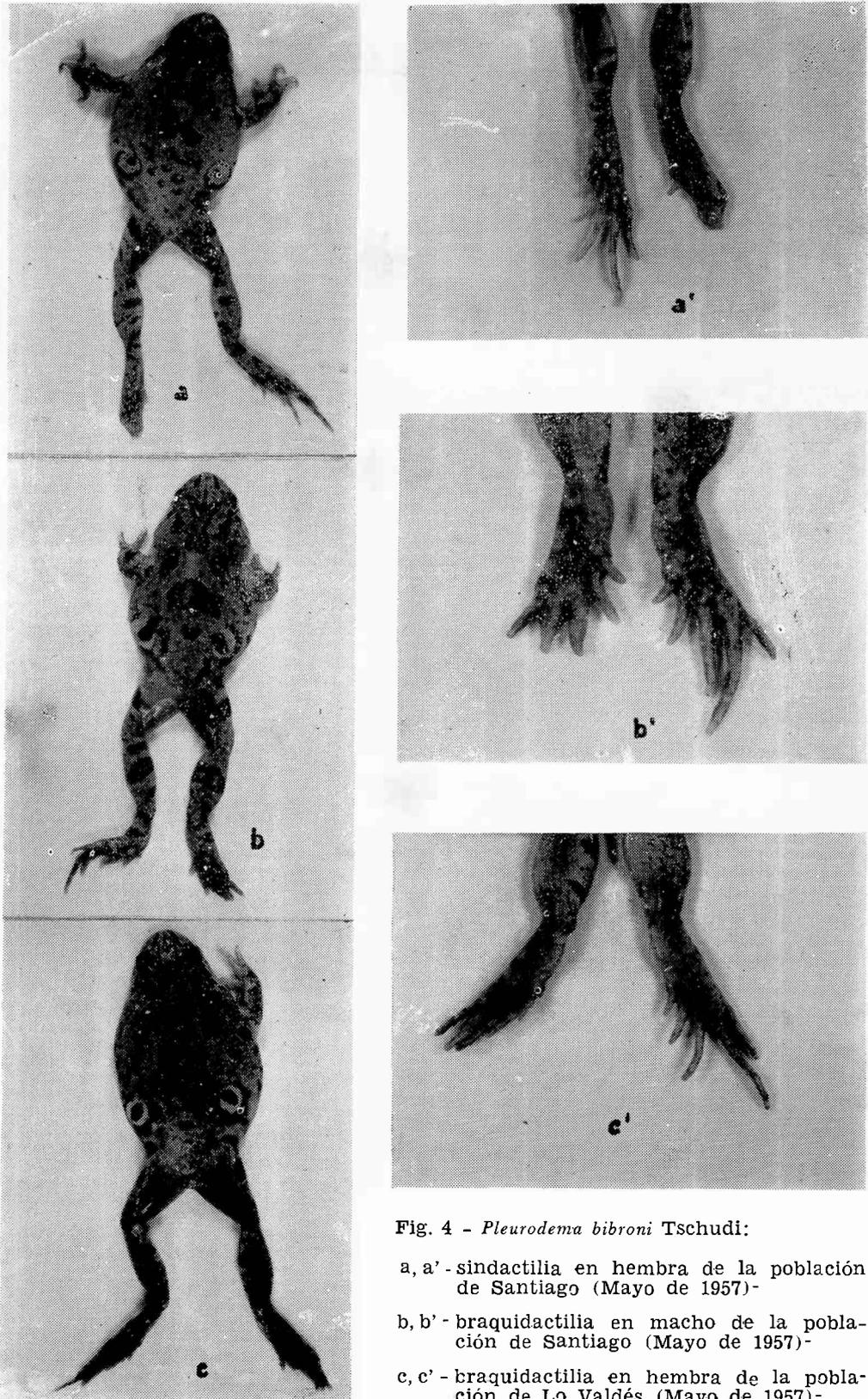


Fig. 4 - *Pleurodema bibroni* Tschudi:

- a, a' - sindactilia en hembra de la población de Santiago (Mayo de 1957)-
- b, b' - braquidactilia en macho de la población de Santiago (Mayo de 1957)-
- c, c' - braquidactilia en hembra de la población de Lo Valdés (Mayo de 1957)-

izquierda y un caso de braquidactilia unilateral (macho: extremidad posterior derecha) fueron ulteriormente observados en una muestra de La Serena, Coquimbo, con una frecuencia respectiva del 0.7% (1).

### Discusión

Philippi (1902) en su Suplemento a los Batracios de Chile de la obra de Gay (1841) describió 16 especies locales de *Pleurodema*, entre Coquimbo y Valdivia (entre estas especies no figuraba *Pleurodema bufonina* Bell). Las 16 especies recordadas por Philippi comprendían: *Pleurodema bibroni* Tschudi y una *Pleurodema bibroni* var. *grandis* (evidentemente un ejemplar particularmente robusto), cuya identificación no dá lugar a dudas; *Pleurodema belli* Ph., Valdivia; *Pl. pseudophryne* Ph., islas Chonos; *Pl. andina*, Ph., Cautín; *Pl. fusca* Ph., Valdivia; *Pl. coquimbensis* Ph., La Serena; *Pl. glandulosa* Ph., Concepción; *Pl. andicola* Ph., Cautín; *Pl. plebeya* Ph., Coquimbo; *Pl. longipes* Ph., Valdivia; *Pl. carbonaria* Ph.; *Pl. aspera* Ph., Aconcagua; *Pl. phryniscoides* Ph.; *Pl. verrucosa* Ph.

Ahora *Pl. andina*, *Pl. fusca*, *Pl. glandulosa*, *Pl. andicola*, *Pl. longipes*, *Pl. carbonaria*, *Pl. aspera*, *Pl. phryniscoides*, *Pl. verrucosa*, por la misma descripción de Philippi y sus dibujos (2), se reconocen muy fácilmente como variaciones individuales de *Pleurodema bibroni*; en algunos casos (Philippi, op. cit. pág. 127, *Pl. andina*; pág. 129, *Pl. fusca*; pág. 134, *Pl. glandulosa*; pág. 138, *Pl. longipes*; pág. 139, *Pl. aspera*, etc.), ya el A. dejaba entender su incertidumbre en formular los caracteres utilizados para separar sistemáticamente aquellas formas de *Pleurodema bibroni* Tschudi.

*Pleurodema coquimbensis* Ph. y *Pl. plebeya* Ph. tampoco me parecen reunir caracteres diferenciales suficientes para aceptarlas como entidades específicas. Fundamento esta opinión sobre las observaciones morfológicas del material del presente trabajo (animales vivos) y sobre un sucesivo examen de dos series de ejemplares adultos fijados, que pertenecen a los N<sup>os</sup> 12 y 13 de la colec. Herpetol. del Centro Investig. Zool. de la Univ. de Chile, y que fueron coleccionadas en Julio de 1957 en su "localidad típica", respectivamente, en las vecindades de La Serena, Coquimbo, Río Coquimbo (muestra total 129 ejemplares: 77 machos, 12 hembras y 40 jóvenes; coleccionista Sr. J. Reyes), y en Vicuña, Valle de Elqui, Río Elqui, Prov. Coquimbo (141 ejemplares: 78 machos, 28 hembras y 35 jóvenes; coleccionista Sr. L. Capurro). Los individuos machos fijados (77) de la muestra de La Serena están comprendidos en los límites de variabilidad indicados para la muestra de 30 machos, ejemplares vivos, de La Serena, considerada anteriormente en las gráficas 2, 4 y 12, que se refieren a algunos caracteres (tamaño, índice cefálico, tamaño glándula lumbar). Otros caracteres de los individuos de aquella muestra no presentaron diferencias estadísticas con los caracteres de los individuos de la muestra de Santiago de Chile, y por simplicidad no se indicaron en las otras gráficas. También para estos carac-

(1) N<sup>o</sup> 166 de la Col. herpetol. del C.I.Z., Univ. de Chile.

(2) Agradezco al Dr. R. A. Philippi, del Museo Nacional de Santiago de Chile, por su gran atención en ubicar y permitirme la visión de este raro e inédito documento herpetológico, cuyo estudio es objeto de una comunicación incluida en este mismo volumen.

teres no indicados en las gráficas anteriores no existen diferencias substanciales entre la primera y segunda muestra de La Serena (animales vivos y fijados). La muestra de Vicuña pertenece sin ninguna duda a *Pleurodema bibroni*, naturalmente con límites de variación propios, como siempre ocurre en poblaciones mendelianas que ocupan distintos nichos ecológicos, como en este caso un *habitat* decididamente cordillerano (1.500 metros de altura). Por ejemplo el tamaño del animal y el desarrollo de las glándulas lumbares son un poco mayores aquí en La Serena y es interesante el paralelismo con la población cordillerana de Lo Valdés con respecto a la de Santiago. En La Serena el término medio de longitud del cuerpo en los machos es de 26.23 mm. ("range" 22-30.5), en las hembras de 28.54 mm. ("range" 22-35): valores que se elevan en Vicuña a 27.60 mm. ("range" 22-32) en los machos y a 30.60 ("range" 24-38) en las hembras. En Santiago el término medio de longitud del cuerpo en los machos es de 34.52 mm. ("range" 29-38), en las hembras de 40.87 mm. ("range" 26-48); elevándose en Lo Valdés a 35.54 mm. ("range" 30-40) en los machos, y a 41.85 mm. ("range" 25-51) en las hembras.

Schmidt (1954) expresó sus dudas sobre la validez de *Pleurodema plebeya* ("if this identification be allowed"), redescubriendo esta especie sobre dos ejemplares de Coquimbo (Río Elqui, Vicuña) capturados por la Lund University Chile Expedition en 1949. Todos los caracteres de esta redescubierta, y las medidas dadas, coinciden en realidad con los caracteres y medidas poblacionales de *bibroni* en la Prov. de Coquimbo, cuando se examina la variabilidad en una serie amplia y por ésto considero difícil que pueda mantenerse la validez taxonómica de *Pleurodema plebeya* y *Pl. coquimbensis* (1). Los ejemplares de Vicuña presentan además cruces fértiles con los ejemplares de Santiago, a su vez fértiles con los de Lo Valdés (comunicación personal del Sr. M. Rosenmann, 1957; trabajo no publicado).

Quedan al final : *Pleurodema belli* Ph. de Valdivia y *Pl. pseudophryne* Ph. de las islas Chonos. *Pleurodema belli* (Nº 1147 Col. Mus. Nac. Santiago; ?) fue descrito como un ejemplar grande (66 mm.), melánico hasta en las glándulas lumbares, con verrugas blandas seriadas, vientre y muslos gris sucio, tubérculos subarticulares y palmares poco desarrollados y tímpano situado en una pequeña mancha triangular muy lustrosa. La longitud del muslo (ano-rodilla) era de 24 mm. la de la pierna de 24 mm. y la del tarso de 15 mm. *Pleurodema pseudophryne* fue descrito como un ejemplar de 54 mm., moreno, con faz ventral casi blanca, muy verrugoso ("verrugas elevadas tal como las del *Bufo chilensis*"), presentando una hilera de tres o cuatro verrugas redondas en muslos y piernas, glándulas lumbares semiglobosas, morenas en la parte anterior, negras en la posterior, tubérculos palmares nulos, muslos y piernas gruesos, lengua ancha, ojos muy aproximados, con distancia interocular solo de 1 mm., distancia entre ojos y punta del hocico algo menor que la longitud del ojo. Algunos caracteres de estas dos "especies" de Philippi parecen diferenciarse de los que se vieron en todas las poblaciones de *Pleurodema bibroni* aquí estudiadas.

(1) Tubérculos en la región Tibio-Tarsal, citados como carácter de *Pl. coquimbensis*, se observan también en individuos de otras poblaciones de *Pl. bibroni*, por ej. en la zona cordillerana (Lo Valdés).

En una comparación con *Pl. pseudophryne*, p. e., en la cual hay que tener en cuenta además el factor aislamiento insular, se debería recordar que en mis medidas (308 ejemplares) la distancia interorbitaria nunca resultó inferior a 2 mm. ("range" 2-4 mm; medidas más frecuentes 2.5-3 mm.). En una comparación con *Pleurodema belli* también resultaría que en mis medidas (308 ejemplares) la longitud total del cuerpo nunca alcanzó un valor como el referido por Philippi (66 mm.). Será así oportuno dejar por el momento "sub judice" estas dos últimas "especies" de Philippi, hasta tanto oportunas investigaciones permitan aclarar el problema.

Si bien algunos juicios actuales sobre la utilidad de una referencia al Suplemento de Philippi, sean relativamente severas (1), en el caso de *Pleurodema bibroni* y de las doce especies de Philippi seguramente sinónimas, debemos reconocer que el A. se enfrentó con una especie cuyo polimorfismo es tan elevado, para justificar interpretaciones completamente subjetivas en taxonomos de una época anterior a los conceptos actuales de poblaciones mendelianas, variación geográfica, variación discontinua o continuas, etc. (cfr. Mayr, 1947).

Las gráficas y el análisis morfológico del presente trabajo permiten ahora entender mejor la estructura de esta especie chilena, en su amplia distribución geográfica (entre 27° y 42° lat. S.).

Si por ejemplo se capturaran pocos ejemplares (aún del mismo sexo) durante una expedición zoológica, en Copiapó (Atacama) y en la Cordillera, en los pequeños bofedales de Lo Valdés (región de Santiago), y se estudiaran en un centro de investigación de otro continente, de acuerdo con la probabilidad ofrecida por la estructura de las dos poblaciones, e indicada por las frecuencias porcentuales de las gráficas, el resultado de las observaciones podría, posiblemente, resumirse de la manera siguiente:

En Copiapó: "un *Pleurodema* de tamaño pequeño (25-30 mm.), de cabeza alargada (más probablemente tan largo como ancha), con glándula lumbar reducida (1/8 del largo del cuerpo), con narinas un poco más cerca del ojo que del hocico, con una distancia entre los ojos aproximadamente una mitad del largo del párpado superior, con la articulación tibio-metatarsal que alcanza el ojo; presentando piel lisa lubricosa café oscuro, con manchas definidas y finamente puntillada".

En Lo Valdés: "Un *Pleurodema* de tamaño mediano (35-40 mm.); de cabeza más ancha que larga; con glándula lumbar desarrollada (1/5 del largo del cuerpo), con narinas mucho más cerca del ojo que del hocico, con una distancia entre los ojos una tercera parte del largo del párpado superior, con la articulación tibio-metatarsal que alcanza el tímpano; presentando piel verrugosa, café grisácea, con manchas confusas y una mancha interescapular romboidal blanquecina".

Por existir aparentemente varios caracteres diferenciales, la diagnosis del observador lejano, que no dispone de suficiente material comparativo, podría conducir a la identificación de ambos grupos de ejemplares como categorías sistemáticas propias. Pero un examen crítico de las gráficas

(1) "It is said that the Suplemento was written when the aged Philippi was quite blind, by questioning a Museum "Diener" about the specimens; it seems evident that the publication in question can largely be disregarded"... (Schmidt; 1954).

y observaciones morfo-fisiológicas expresadas anteriormente, autoriza a considerar las diferencias fenotípicas de ambas muestras —disponiendo de material numeroso, de ambas procedencias y de las áreas intermedias— como simple resultado del azar en la obtención del material.

El estudio realizado de las frecuencias porcentuales de los caracteres en poblaciones de *Pleurodema bibroni*, permite las consideraciones siguientes:

1) En algunos caracteres (p. e. longitud del cuerpo, tamaño glándula lumbar, índice cefálico, índice distancia narinas) se pasa de los valores máximos, con frecuencia máxima en una población (“meristic variation”), a los valores mínimos, con frecuencia máxima en otra población, a través de una serie continua de valores intermedios y frecuencias porcentuales intermedias, poblacionales (gráf. 2, 4, 6, 12).

2) Frecuencias poblacionales distintas de la variación de un carácter considerado (“quantitative variation”) siguen en algunos casos un orden geográfico y ecológico evidentes, lo que habla a favor del valor adaptativo probable del carácter, en el cuadro del polimorfismo presentado por la especie (gráf. 2, 4, 12). La variación geográfica paralela del polimorfismo en el tamaño del cuerpo y de la glándula lumbar puede considerarse un verdadero ejemplo de “cline”, según el significado dinámico de la expresión introducida por Huxley (1939).

3) En algunos casos se verifica correlación entre la distribución y probable valor adaptativo de un carácter y la distribución y probable valor adaptativo de otro carácter en una población (siendo expresados por altas frecuencias porcentuales de algunos de sus valores). P. e. parece haber correlación (cfr. la homogeneidad de las muestras) entre longitud del cuerpo, índice cefálico, posición de las narinas, proporciones de las extremidades posteriores y anteriores, en la población de Copiapó. La población de Santiago, más polimorfa, presenta, al contrario, una muestra poco homogénea. Probablemente, aquí como en otros casos, el establecimiento de una estructura poblacional más definida, con tendencia hacia la homogeneidad, está en función del aislamiento geográfico, y en función inversa del número de individuos.

4) Algunos caracteres se presentan con distribución estadística análoga en todas las poblaciones examinadas (p. e., la relación entre longitud de la extremidad posterior y longitud del cuerpo; cfr. gráf. 8).

5) En algunos caracteres el dimorfismo sexual se acentúa, en otros desaparece, en poblaciones distintas y geográficamente separadas (cfr. las gráf. 1, 8b, 9a, 10).

El elevado polimorfismo de las poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni* es interesante porque puede adquirir significado de “evolución infraespecífica”.

Probablemente se identifica con aquellas etapas o fases actuales de un proceso genético, ya puesto en evidencia por Mayr (“transient polymorphism”; op. cit., 1947), que puede llegar hasta la segregación de subespecies geográficas, taxonomicamente bien definidas. Refiero a continuación, integralmente, lo que escribe Mayr, porque sería imposible formular mejor estos conceptos.



Fig. 5 - Muestras de poblaciones de *Pleurodema bibroni* Tschudi (tamaño natural)  
a- Copiapó; b- La Serena; c- Vicuña; d- Santiago; e- Lo Valdés.

"It occurs not infrequently that one of the several forms of a polymorphic species may become the dominant or even the exclusive variant in a particular section of the range of the species. From this phenomenon it is only a small step to the formation of clear —cut and well— segregated subspecies. For example, let us assume that a polymorphic species has the three forms N, W and E. Let us also assume that N is the common form in the northern parts of the range, W in the western and Southwest, and E in the eastern and southeastern. If eventually the unbalanced frequency of N, W, and E should reach the point where these forms occur in the three districts of the species to the exclusion of the other two forms, the taxonomist would consider this species to have three well defined subspecies : N, W, and E".

En ninguna de las poblaciones de *Pleurodema bibroni* hasta ahora estudiadas en Chile me parece se haya alcanzado la etapa terminal del proceso enunciado por Mayr, hasta la exclusión de una forma o el predominio absoluto de otra en un biótomo. Por esta razón no considero oportuno establecer subspecies, a pesar de las grandes diferencias "merísticas" existentes entre algunas de estas poblaciones polimorfas, cuya distribución geográfica pone sin duda en evidencia importantes factores naturales de aislamiento o de selección (desiertos azoicos del Norte, Cordillera, selvas húmedas australes).

Resumido, en la zona del "Norte Chico", desde el Valle de Copiapó hasta el Sur de Coquimbo, se puede hablar de un conjunto de poblaciones (cfr. lo que fue definida "major race", como conjunto de "minor races" o "demes", Dobzhansky, 1955), reconocibles por algunos caracteres comunes que predominan estadísticamente (frecuencias porcentuales), tal como el tamaño pequeño, la reducción de la glándula lumbar, la cabeza alargada con hocico dilatado y carnoso (cfr. fig. 2), los ojos poco aproximados y la pata que alcanza generalmente el ojo con la articulación tibio metatarsal (fig. 5a, b, c).

En las regiones centrales se encuentran poblaciones mendelianas polimorfas, de tamaño más grande, con glándula lumbar más desarrollada, cabeza más corta con hocico generalmente puntiagudo, gran variabilidad de la posición relativa de narinas y ojos, y asimismo de la altura (tímpano, ojo) alcanzada por la articulación tibio metatarsal (fig. 5d y e).

La selva húmeda y los bofedales del Sur hospedan poblaciones de tamaño grande, con glándulas lumbares bien desarrolladas, cabeza alargada y hocico puntiagudo, menor variabilidad en la posición de las narinas y ojos, generalmente alcanzando el ojo con la articulación tibio-metatarsal.

Las variaciones cromáticas y del aspecto de la piel son también notables en todas las poblaciones de estos tres grupos, pero permiten reconocer patrones de coloración, unidos con piel lisa, más frecuentes en los biótomos del Norte (manchas definidas sobre fondo oscuro), y patrones de coloración, con pigmentos anaranjados, amarillentos, y manchas verdosas cobrizas, unidos con piel fuertemente glandulosa, predominando en los ambientes del Sur, particularmente en Aysén. Las observaciones fisiológicas referidas en este trabajo indican también la existencia de caracteres de esta categoría, con significado estadístico poblacional, tales como las secreciones cutá-

neas y su olor, los reflejos frente a estímulo (actitud aposemática), la vibración sexual preventiva, etc.

El análisis más detallado de los caracteres fisiológicos nos llevaría a conclusiones similares a las que se desprenden de los caracteres morfológicos, con análogo valor para la oportunidad o menos de la definición de subespecies.

El polimorfismo de *Pleurodema bibroni*, en esta primera fase de mis investigaciones sobre sus fenotipos, subraya el interés biológico de esta especie, que se presenta como un verdadero "sistema" de comunidades en distintas fases de equilibrio génico ("the most inclusive mendelian population", según la definición de Dobzhansky, 1955).

Estudios ulteriores ampliarán otros aspectos del problema, como en algunos ejemplos clásicos en la literatura de la variación geográfica: *Harmonia axyridis* (Dobzhansky; 1933), *Zygaena ephialtes* (Bovey, 1941), *Demiegretta sacra* (Mayr y Amador; 1941), etc.

### Resumen

Fue examinada la variabilidad de una serie de caracteres morfológicos y fisiológicos en poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni* Tschudi, procedentes de: Copiapó (Atacama), La Serena y Vicuña (Coquimbo), Santiago de Chile, zona cordillerana central (Lo Valdés), y Aysén; añadiendo algunas observaciones sobre muestras de Vallenar (Atacama), Valparaíso, Zapallar, y lagos valdivianos. El estudio de los fenotipos, expresado gráficamente en curvas de frecuencias porcentuales de las distintas clases de medidas e índices, indica el elevado polimorfismo de esta especie, de amplia distribución (entre 27° y 42° lat. Sur) y ocupando biótotos muy distintos.

Las diferencias entre poblaciones para algunos caracteres son en varios casos altamente significativas, de acuerdo a los valores de  $t$  y  $P$ , oportunamente considerados. Esto se explicaría con valores adaptativos distintos de determinados caracteres en distintos habitat. En algunas poblaciones se revelan estadísticamente diferencias entre machos y hembras, debidas a dimorfismo sexual, también altamente significativas.

El tamaño aumenta progresivamente desde el Norte (poblaciones de los valles desérticos de Atacama o de Coquimbo) hacia el Sur (lagos valdivianos, Aysén), y desde las regiones de menor altitud hacia la Cordillera. Análoga distribución geográfica presenta el tamaño de la glándula lumbar en estas poblaciones. El índice cefálico presenta sus valores mínimos en el área central, aumentando respectivamente en las regiones periféricas del Norte y del Sur. Se señalan y analizan otras diferencias poblacionales en la distribución de otros índices, en la forma del hocico, en la coloración, y en algunos caracteres fisiológicos, tal como la secreción y olor cutáneo, la actitud "aposemática", la vibración sexual preventiva y el comportamiento en cautiverio.

Se señalan anomalías de carácter genético probable (mutacionales: sindactilia, braquidactilia) en poblaciones distintas y con frecuencia aparentemente elevada.

El estudio del polimorfismo en *Pleurodema bibroni* permite sustentar

mejor una opinión crítica sobre el valor real de las numerosas especies descritas para Chile por Philippi (1902) que pasarían en su totalidad a sinonimia de esta especie, con carácter de poblaciones más o menos especializadas, de acuerdo con el grado de aislamiento. Se hace provisoriamente una excepción para *Pleurodema pseudophryne* Ph. de las Islas Chonos, y *Pleurodema belli* Ph. de Valdivia, hasta tanto nuevos estudios en las localidades típicas permitan aclarar la validez o no validez de aquellas formas.

### Summary

Population variability and phenotypic distribution of many morphological and physiological characters in *Pleurodema bibroni* Tschudi from Chile, were statistically examined. The observed samples arise from Copiapó (Atacama), La Serena and Vicuña (Elqui Valley: Coquimbo Province), Santiago de Chile, central cordilleran lands (Lo Valdés), Aysén. Specimens from Vallenar (Atacama), Valparaíso, Zapallar and valdivian lakes were compared. The evident polymorphism of this widespread species (from 27° to 42° South. lat.) is pointed out, and expressed by curves of the populational percent frequencies of the characters (frequencies of means and indexes). Differences between geographically separated populations are in some cases very significative, in order to the different adaptative value of the characters. In some cases a statistically significative sex-dimorphism is revealed.

The smaller-sized populations of *Pleurodema bibroni* were found in northern parts of the range (desertic subtropical valleys of Atacama; Coquimbo), the larger-sized populations in the humid, cooler southern districts, and in the cordilleran high lands. The same geographical variation is showed by the size of the lumbar gland in all examines samples.

Cephalic index revealed its smaller values in the central area, but its larger values occur in the peripheric northern and southern districts. Many population differences in various morphological and physiological characters were indicated, as the snout form, the population colour patterns, the cutaneous secretion, the aposematic behaviour and the sex warning vibration. Some probable mutational anomalies (syndactyly, braquidactyly) and its apparently high populational frecuencies were indicated.

An analytical study of geographical variation and polymorphism in *Pleurodema bibroni* will aid a new critical revision of the many formerly described Philippi's *Pleurodema* species (1902). The majority of Philippi's species are merely synonymic forms of *Pleurodema bibroni* Tschudi, the only not yet well defined forms being *Pleurodema pseudophryne* Ph. from Chonos Islands, and *Pleurodema belli* Ph. from Valdivia.

### Referencias bibliográficas

- BERG, C.  
1896-97. Batracios Argentinos, *Anal. Mus. Naz. Buenos Aires*, V. 2º, 2; p. 170.
- BOULENGER, G. A.  
1882. *Cat. Batr. Sal. Brit. Mus.*, p. 230.
- BOVEY, P.  
1941. Contribution á l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes*, *Rev. Suisse Zool.*, 48, p. 1-90.
- CAPURRO, L. F.  
1957. Batracios de los lagos valdivianos, *Inv. Zool. Chil.*, III, 8.

- CEI, J. M.  
 1956. Observaciones genéticas, preliminares en poblaciones de Anfibios Argentinos. **Biológica**, Fasc. XXII : 45-49.  
 1956. Nueva lista sistemática de los Batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología, **Inv. Zool. Chil.**, III, 3-4; p. 53.
- CEI, J. M. & CAPURRO, L. F.  
 1957. La distribución de los patrones de coloración en *Pleurodema bibroni* en relación con la distribución geográfica y el habitat. **Inv. Zool. Chil.**, III, 8.
- CEI, J. M. & ESPINA AGUILERA S.  
 1957. La vibración sexual preventiva en *Pleurodemas* chilenas, **Inv. Zool. Chil.**, III, 8.
- DOBZHANSKY TH.  
 1933. Geographical variation in lady-beetles, **Amer. Nat.**, 67, p. 97-126.  
 1955. Genética y el origen de las especies. **Ibis**, Madrid.  
 1955. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics, Cold Spring Harbor Symposia on Quant. Biol. XX, p. 1-15.
- DUMERIL, A. & BIBRON.  
 1841. **Erpét. Génér.**, VIII, p. 410.
- FERNANDEZ, K.  
 1927. Biología y Reproducción de Batracios argentinos, **Bol. Acad. Nac. Ciencias Córdoba**, XXIX, p. 294.
- GAY, G.  
 1848. **Historia de Chile, Zoología**, Paris, p. 96.
- HUXLEY, J. S.  
 1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy, **Bijdr. Dierk.**, 27; p. 491-520.
- MAYR E.  
 1947. **Systematics and the origin of species**, New York.
- MAYR, E. & AMADON, D.  
 1941. Geographical variation in *Demigretta sacra* (Gm.), **Amer. Mus. Nov.**, 1144, p. 1-11.
- PARKER, H. W.  
 1927. A revision of the frogs of the genera *Pseudopaludicola*, *Physalaemus* and *Pleurodema*, **Ann. Mag. Nat. Hist.**, 9, 20, p. 450-478.
- PHILIPPI, R. A.  
 1902. Suplemento a los Batraquios chilenos descritos en la Historia de Chile de D. C. Gay, Santiago. p. XI, 161.
- ROSTAND J.  
 1949. La génétique des Batraciens, **Rev. Gén. des Sc.**, 56, 11-12; 1-6.  
 1951. Sur la polydactylie des Batraciens anoures, **Bull. Biol. de la France et de la Belg.**, 85, 2, p. 113-136.
- SCHMIDT, K. P.  
 1954. Amphibia Salientia, Rep. Lund Univ. Chile Exp. 1948-49, 13; **Lunds Univ. Arsskrift. N.F.**, 2, 49, 19, p. 3-6.
- TSCHUDI, J. J.  
 1838. Classification der Batrachier, **Mem. Soc. Sc. Nat. Neuchâtel**, 2, p. 1-99.

## INVESTIGACIONES ZOOLOGICAS CHILENAS

Publicación del Centro de Investigaciones Zoológicas de la  
Universidad de Chile

Director: Guillermo Mann F.  
Casilla 10135 - Santiago de Chile

### COMITE DE REDACCION:

*Carlos Silva Figueroa, Zacarías Gómez, Amador Neghme  
Humberto Fuenzalida, Luis Capurro, Nivaldo Bahamonde.*

---

### SE OFRECE Y SE ACEPTA CANJE

Exchange with similar publications is desired.  
On désire l'échange avec les publications congénères.  
Wir bitten um Austausch mit aehnlichen Fachzeitschriften.  
Si desidera il cambio colle pubblicazioni congeneri.  
Deseja-se a permuta com as publicações congéneres.