

**LA BATRACOFAUNA CHILENA: MUESTRA DE
PROCESOS EVOLUTIVOS**

por

J. M. CEI

(Instituto de Biología, Mendoza, Arg.)

En estos últimos años la batracofauna chilena, por los trabajos de especialistas chilenos y de otros países, ha seguido aclarando su composición y significado, aumentando su interés por sus ejemplos notables de procesos evolutivos y de especiación activa. Los elementos característicos de dicha fauna son de dos tipos. Hay algunas formas, de gran "versatilidad" ecológica, de área de distribución muy extensa, con gran variación geográfica, y muy polimórfica, lo que explica el gran número de sinonimias pasadas y el florecer de especies, como en las obras de Philippi (1902). Son representantes de este tipo *Pleurodema bibroni* y *Bufo spinulosus*, dominando todas las biocenosis del país, con varias formas poblacionales, probablemente adaptativas. Otra categoría, de formas más raras y especializadas, comprende elementos de un antiguo "stock" de *Bufonidea* primitivos (según la opinión de Noble, 1934), localizados en determinadas áreas y vinculados al *habitat*. Su variación geográfica —cuando se verifica— es menos importante, ni revelan polimorfismo evidente. Son característicos los *Eupsophus* de la selva austral, la *Hylorina sylvatica*, la *Batrachyla leptopus*, el raro *Telmatobufo bullocki* endermita en la Cordillera Nahuelbuta. Cuando ocupan territorio más extenso, como la *Rhinoderma darwini* y la *Calyptocephalella gayi*, su ecología siempre resulta acondicionada por el *habitat*, acuático o húmedo, y su variación geográfica es escasa o nula. *Telmatobius* en el Norte, y asimismo *Pleurodema marmorata*, representan elementos periféricos, procedentes de otros genocentros altoandinos. El significado biológico de la variación poblacional y de la adaptación en *Telmatobius* han sido particularmente bien ilustrados

en los últimos años por Capurro (1950) y Vellard (1951, 1953, 1954, 1955). También *Pleurodema bufonina* del Sur (Aysén, Magallanes), forma en común con la fauna patagónica argentina, representa un elemento muy especializado, morfo-fisiológicamente, y constituye por sí mismo un problema aparte (especialización del ciclo sexual, bipolaridad fisiológica).

Bufo spinulosus y *Pleurodema bibroni*, ocupando casi la totalidad del territorio chileno, y la mayor parte de los nichos ecológicos utilizables, ofrecen amplio material de estudio para seguir los distintos aspectos del polimorfismo en función de la variación geográfica y de la dinámica de los procesos de especiación, según el análisis general hecho en su conocida obra por Mayr (1942), y análogamente a otros estudios relativamente completos en otras faunas, como los de Blair (1941) sobre *Bufo fowleri* de Estados Unidos. En una serie de observaciones estadísticas he puesto en evidencia el polimorfismo de las poblaciones centrales de *Pleurodema bibroni* y su variación geográfica a lo largo de la latitud, para varios caracteres, a veces con evidente tendencia "clinal", como en el caso del tamaño, desde Atacama hasta Aysén, y del aumento progresivo de las glándulas lumbares. El análisis de sus poblaciones (Cei, 1958) demuestra que en el área extrema, periférica, de su distribución (ríos del desierto atacameño, mallín de Aysén) ocurren las formas más diversas, menos polimorfas, acentuando caracteres extremos o excepcionales (el tipo de la especie procede de la zona central: Concepción). Las poblaciones de Copiapó y de Aysén, por ejemplo, se deberían considerar por lo menos como subespecies, si no fuera por la cadena intermedia de poblaciones que probablemente presentan intercambio génico, y que superponen sus "rangos" para todos los caracteres que hasta ahora se pudieron tomar en consideración. Pero, como he referido en mis trabajos (1958), a pesar de las grandes diferencias "merísticas" existentes entre algunas de las poblaciones de *bibroni*, no parece hasta ahora haberse alcanzado en ninguna de ellas la etapa terminal del proceso indicado por Mayr, cuando habla de "transient polymorfism", hasta la exclusión de una forma o el predominio absoluto de otra en un biotopo. Es evidente pues todo el interés que reviste el estudio del "sistema de comunidades en distintas fases de equilibrio génico" que constituye la especie *Pleurodema bibroni* en Chile por su probable significado de evolución actual infraespecífica.

El caso de *Bufo spinulosus* es paralelo pero con distintos matices; se trata de una especie de distribución todavía más amplia, politépica, fraccionada en formas y entidades pobla-

cinales más definidas, a veces bien distintas, cuyo valor biológico merece ser estudiado con métodos y técnicas aún diferentes de las de la morfología y taxonomía (métodos inmunológicos, características seroproteínicas). Una buena síntesis del fraccionamiento de *spinulosus* en Perú (llega hasta Ecuador) ha sido presentada recientemente por Vellard (1959). *Bufo spinulosus* en Chile parece haber alcanzado otra etapa evolutiva en comparación de los ejemplos ofrecidos por *Pleurodema bibroni*: su polimorfismo intrapoblacional es menor, pero más importante aparece su variación examinando muestras de poblaciones aisladas. Cuatro grupos fundamentales de poblaciones correspondientes a biotopos muy distintos con barreras naturales interpuestas, fueron reconocidos: las muestras de la Puna de Atacama, bien referibles al tipo de Wiegmann, las poblaciones de los ríos atacameños, xánticas, marmoradas, de piel más suave, las poblaciones más polimórficas, de mayor tamaño, desparramadas en toda la zona central hasta el Sur de Concepción, y los pequeños individuos de vientre negruzco reticulado de la selva húmeda valdiviana, que Vellard recuerda en su trabajo reciente (1959) como una especie, *Bufo (spinulosus) rubropunctatus* haciendo revivir una antigua denominación de Guichénot. El análisis estadístico entre los caracteres examinados acentuó siempre el significado de las diferencias encontradas entre las poblaciones de la Puna de Atacama y las otras muestras chilenas. Diferencias con significado estadístico entre las otras poblaciones consideradas existen también para varios caracteres, pero nunca se alcanzó unas condiciones de total aislamiento, a pesar de las barreras geográficas imponentes, porque lo que los autores de habla inglesa llaman con término expresivo "intergradation" siempre resultó ser la regla en poblaciones contiguas, a veces aquí también con tendencias "clinales". Esta es la razón por la cual no he podido hasta ahora elevar a dignidad de subespecies ninguna de las formas chilenas de *spinulosus* observadas.

La comprobación que las poblaciones más peculiares y distintas se acumulan siempre, junto con especies "hermanas" o de filiación filética reciente, en la periferia del área de distribución de una especie, indujo recientemente Brown (1957) a formular una teoría más comprensiva y general denominada de la "especiación centrífuga". Como dice el nombre, el proceso consistiría en la irradiación de las formas derivadas por la acción continua de la variación intrapoblacional en el área central de distribución (subrayamos siempre el polimorfismo de las muestras de las zonas centrales) hacia la periferia du-

rante períodos favorables de expansión e invasión en el curso de la historia de la especie. Durante períodos intermedios de contracción de área debido a condiciones ecológicas desfavorables, se producirían condiciones de aislamiento y fraccionamiento poblacional, aumentando y modificando aún más el efecto de la variación en las olas de invasión periférica. También el número de población en unidades aisladas puede tener cierta consecuencia por su acción sobre el equilibrio génico. Ahora bien, esta teoría aparece en evidente acuerdo con las observaciones y conclusiones expuestas sobre el *status* actual de *Pleurodema bibroni* y de *Bufo spinulosus* de Chile. En la primera las poblaciones más distintas eran las más periféricas, en Copiapó (Atacama) y Aysén. En *spinulosus* grandes diferencias se registraron en efecto en las muestras del extremo Norte, en la alta Puna de Atacama, y en las muestras valdivianas. Como fué también puesto en evidencia por Vellard (1955, 1959) hacia los límites de su área geográfica, *spinulosus* es aún acompañado por especies (siendo simpátridas) muy vecinas o satélites, como *variegatus* y *cophotis*, respectivamente en Perú (Cajamarca) y en Valdivia. Las afinidades entre las muestras de la selva valdiviana y el pequeño *variegatus* son realmente llamativas, como puede a vista demostrar la comparación de algunos individuos. Si la teoría presentada por Brown resultara la base de una explicación de la diferenciación y distribución de estos anfibios neotropicales, deberíamos considerar así formas como *cophotis* y *variegatus* como los estratos más antiguos de las olas de expansión de un primitivo "stock" del grupo *spinulosus*, habiendo desarrollado luego mecanismos de aislamiento durante su ubicación y segregación periférica. Las formas más recientes simpátridas representarían sucesivas migraciones en períodos de nueva expansión invasiva del grupo, y probablemente por su homogeneidad y tan distinta fisionomía están en el camino del aislamiento y de la especiación. Investigaciones ulteriores aportarán nueva luz sobre la validez de esta hipótesis y sobre el valor de las consideraciones expuestas.

BIBLIOGRAFÍA

- BROWN, W. L. Centrifugal Speciation, *The Quart. Rev. of. Biol.*, 32-3, 247, 1957.
- CAPURRO, L. F. Batracios de Tarapaca. *Inv. Zool. Chil.*, 1, 9, 1950.
- CEL, J. M. Polimorfismo y distribución geográfica en poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni*, *Inv. Zool. Chil.* 4, 300, 1958.
- CEL, J. M. Geographical variation of *Bufo spinulosus* in Chile (en prensa).

- MAYR, E. Systematics and Origin of Species, N. Y., 1942.
 NOBLE, G. K. The biology of Amphibia, Dov. Publ. 1954 (1931) Reimpr.
 PHILIPPI, R. A. Suplemento a los Batracios chilenos, Santiago, 1902.
 VELLARD, J. El grupo *Telmatobius* y formas afines. Mem. Mus. Hist. Nat. X Prado, 1, 1951.
 VELLARD, J. El grupo *Telmatobius* y formas afines, Mem. Mus. Hist. Nat. X. Prado, 2, 1953.
 VELLARD, J. Los *Telmatobius* del grupo *Jelskii*, Mem. Mus. Hist. Nat. X. Prado, 4, 1955.
 VELLARD, J. Répartition des Batraciens dans les Andes au Sud de l'Equateur, Trav. de l'Inst. Franc. d'Etudes Andines, 5, 141, 1955.
 VELLARD, J. El género *Bufo*. Mem. Mus. Hist. Nat. X Prado, 8, 1959.

DISCUSIÓN

- R. RINGUELET: Quisiera saber si es que usted no ha estudiado o si ha tenido ocasión de estudiar las poblaciones o las muestras de poblaciones argentinas del bosque austral cordillerano cercano a Chile, por donde anduvieron o cercano a lo que usted ha estudiado, si es que ha tenido ocasión de hacerlo.
- J. M. CEI: He tenido oportunidad de examinar muestras de *Pleurodrema bibroni* y *Pleurodrema bufonina* —aunque la segunda es muy escasa hasta la fecha— de Neuquén y de Río Negro, en la zona de los lagos, sobre todo en San Carlos de Bariloche en que son decididamente parecidas a las muestras de la zona valdiviana. El mismo fenómeno se reproduce con respecto a otro género *Eupsophus* cuyos representantes en la Argentina son muy parecidos —hay muy poca diferencia de índice— con respecto a los valdivianos.
- S. CAPURRO: Creo que estamos todos de acuerdo en que el trabajo del Doctor Cei ha sido una magnífica muestra de lo que es el enfoque dinámico del problema de las especies. Para mí ha sido particularmente grato oírlo porque hay una coincidencia de puntos de vista, de conceptos, que realmente es extraordinaria. Muchos de los datos que él ha dado concuerdan con los que yo he presentado hoy por la mañana, en una comunicación. De manera que creo que esta línea de trabajo constituye una línea muy prometedora en este campo y en esta forma con respecto a la forma de considerar el problema de las especies.