

Las adaptaciones de reptiles y anfibios alto-andinos y sus características genético-evolutivas

J. M. Cei.

Departamento de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Rio Cuarto. Rio Cuarto. Prov. Córdoba, Argentina.

Resumen: Se estudian las adaptaciones a las condiciones de vida en los ambientes alto-andinos de diversas especies de Reptiles y Anfibios. Se estudia sobre todo la evolución de poblaciones aisladas. En algunos casos el proceso de formación de nuevas especies alcanzó las etapas finales de una completa amixia genética. En otros, sucesivas mezclas de genes entre poblaciones anteriormente aisladas determinan situaciones de verdadera incertidumbre taxonómica.

Adaptaciones notables presentan los vertebrados heterotérmos estenóicos para subsistir en las condiciones de vida de las altas montañas. Las íntimas relaciones entre estos animales y el suelo acentúan las influencias de los factores ambientales sobre su ciclo biológico y su pasada y presente distribución. Su estudio proporciona datos particularmente valiosos para el análisis de los mecanismos genéticos que llevan a la formación de especies por aislamiento geográfico. También resulta de mucho interés para la historia del paisaje y del clima regional, especialmente durante los estadios glaciales e interglaciales del Pleistoceno. En el curso de la orogénesis de los Andes, los nuevos relieves cordilleranos fueron gradualmente invadidos por elementos de las antiguas áreas de génesis neotropicales de los macizos en emersión desde el Paleozoico: el brasilño-guianense y el pampeano-patagónico, al norte y al sur del Trópico de Capricornio actual, respectivamente. Se estima que arriba de 2.000 m la inmigración no halla sido anterior a las últimas fases del Plioceno, o al Plesistoceno (Simpson, 1979). A partir de los 2.000 m y teniendo en cuenta el factor latitud, pocos fueron los grupos de reptiles y anfibios que lograron integrarse en los ecosistemas excepcionales de las altitudes más elevadas. Siguiendo la divisoria atlántico-pacífica la mayor cantidad de formas alto-andinas se observa pues en las laderas orientales; es obvio también que hacia el sur los límites alimétricos de distribución vayan progresivamente bajando, por los aspectos geomorfológicos de las más recientes cordilleras australes y por el impacto local de las muy extendidas glaciaciones Cuaternarias.

tes de los altos "páramos", los reptiles se hacen presentes con algunos géneros de Teiidae (*Anadia*, *Pholidobolus*, *Proctoporus*) e Iguanidae (*Stenocercus*); los anfibios con algunos Hylidae (*Gastrotheca*, *Hyla*), Centrolenidae (*Centrolenella*), Bufonidae (*Atelopus*, *Osornophryne*), Dendroba-

tidae (*Colostethus*) y Leptodactylidae (*Eleutherodactylus*, *Phrynopus*). Contadas especies de *Bolitoglossa* constituyen allí raras filtraciones de los urodelos de Centro-América. En el sector andino central suben hasta cotas elevadas unicamente *Stenocercus* y raros *Liolaemus* entre los iguánidos, un teiido (*Proctoporus*) y esporádicamente los ofidios (*Philodryas*, *Tachymenis*, *Leptotyphlops*); *Gastrotheca*, *Pleurodema*, *Phrynopus*, pero aún mas *Bufo*, *Telmatobius* y *Batrachophrynus*, representan los anfibios. En el sector meridional andino se irradia con una enorme variedad de formas el género *Liolaemus*, en evidente expansión evolutiva, junto con otros iguánidos especializados (*Phymaturus*, *Pristidactylus*): a menores altitudes llegan unos pequeños gekkonidos (*Homonota*), accidentalmente ofidios (*Bothrops*, *Pseudotomodon*, *Philodryas*). Entre los anfibios la extrema dispersión austral de *Telmatobius* no pasa de los 35° de latitud; de los 30° la de *Hyla* y de *Gastrotheca*, predominando doquiera *Bufo spinulosus*, hasta más de 4.000 m. En las regiones patagónicas remontan la cordillera algunos leptodactilidos con caracteres primitivos, como *Atelognathus* y *Alsodes*. Los reptiles alto-andinos son generalmente inquilinos de los roquedales, como *Phymaturus*, *Stenocercus*, *Pristidactylus* y ciertos *Liolaemus*, o pueblan las asociaciones de matas herbáceas o arbustos, como otros *Liolaemus* y *Stenocercus*. Gekkonidos y ofidios viven de preferencia bajo las piedras. Los anfibios presentan grandes formas acuáticas propias de las cuencas lacustres, como la del Titicaca o de Junin en Perú (*Telmatobius*, *Batrachophrynus*): formas de arroyos correntosos y pedregosos (*Telmatobius*); y finalmente formas de "vegas" o lagunas de deshielo o surgentes montanos (*Gastrotheca*, *Hyla*, *Pleurodema*, *Telmatobius*, *Alsodes*, etc.).

Necesidades adaptativas ecológicas fundamentales son para los reptiles andinos: el resguardo contra la enorme variación térmica —estacional y diaria— o la acción de las radiaciones y de la excesiva sequedad atmosférica; un adecuado equilibrio del régimen alimenticio, conforme a los recursos y componentes tróficas del ecosistema; una mejor protección de los procesos reproductivos anuales. Aún en el verano las variaciones térmicas diarias en las altas cumbres pueden alcanzar en efecto límites impresionantes. En las sierras de la Rioja, Argentina, a 4.000 m he medido -10°C a las 7 horas de la mañana, con 54 de HR.; a las 13 horas la temperatura llegaba a 26°C en la sombra y a 43°C al sol, con 40 de HR.; Una diferencia de 53° en el espacio de 8 horas es pues la que experimentaría un organismo directamente expuesto allí a las modificaciones calóricas de la superficie del suelo... El abrigo ofrecido por las grietas de las rocas orientadas hacia el norte y habitadas por *Phymaturus* y *Stenocercus* permite soslayar las consecuencias de los rigores ambientales. Particular-

mente las hendiduras de los basaltos, tan frecuentes en las cordilleras, mantienen a una profundidad aproximada de 1,50-2,00 m. una temperatura constante alrededor de 2°C, a partir de una zona de equilibrio (temperatura media anual) que se establece frente a la propagación de la onda fría desde la superficie, máxima en las primeras horas de la mañana. Otro rasgo adaptativo morfológico de los iguánidos de roquedal es la cola de espinas crizadas, que permiten una efectiva adhesión a la superficie interna de las grietas. Puede asimismo citarse la intensa pigmentación melánica de las membranas internas que revisten los órganos uro-genitales, actuando probablemente como filtros de radiaciones energéticas; la acumulación de grasas de reserva; la homocromía en la coloración, etc.. Un régimen alimenticio casi completamente herbívoro, de semillas y botones florales, y sofisticados procesos de viviparidad, también predominan en los reptiles andinos de gran altura, a la vez saxícolas o de pajonal. Eficiente defensa contra las excesivas variaciones térmicas diarias consiguen estos últimos hundiéndose en los períodos más fríos adentro las bases de las matas herbáceas, frecuentemente *Stipa* o *Festuca*, donde más denso se hace el aparato radicular, que por su estado higroscópico determina una zona de "seguridad" relativamente profunda, nunca congelada.

Los anfibios del género *Telmatobius* exhiben quizás uno de los ejemplos más sugestivos de "explosión" evolutiva, luego de la colonización de nuevos territorios, entonces abiertos y vírgenes en todos sus nichos ecológicos. En la herpetofauna neotropical solamente la excepcional diversificación filética de *Anolis* y *Liolaemus* entre los reptiles, de *Eleutherodactylus*, *Hyla* o *Bufo* entre los anfibios, puede parangonarse a la multiplicación de especies y a la extremada variación de los sistemas genéticos que caracterizan, y caracterizaron, la proliferación y dispersión de las poblaciones de *Telmatobius*, desde la penetración de sus precursores ancestrales en valles y cuencas de las cordilleras, siguiendo el empuje orogénico andino. Las entidades taxonómicas hasta ahora reconocidas parecen ser más de sesenta, desde Ecuador a la Argentina, pero la sistemática del grupo todavía está en pañales, y es razonable prever un rápido aumento de dicho número, o drásticas modificaciones de los criterios actualmente utilizados para una repartición intragenérica de sus líneas filéticas. Estos anuros representan un significativo elemento de la herpetofauna alto-andina, si bien su gran potencial adaptativo —a la par del origen probable de sus precursores— aparece singularmente evidenciado por la presencia de varias especies (*Telmatobius barrioi*, *T. ceiorum*, *T. stephani*, etc.) en hábitats de selva húmeda subtropical subandina, en las laderas orientales del relieve de Tucumán y Catamarca, en el noroeste argentino (Laurent, 1970, 1973). El paisaje tan accidentado de las Cordilleras, los nevados,

los ríos, los lagos y lagunas del altiplano, los desiertos fríos, establecieron continuas y variadas barreras topográficas y climáticas durante las migraciones preterritas de aquellos anfibios. Estas se extendieron o represaron, alternativamente, de acuerdo con las vicisitudes geológicas de las diferentes fases glaciales, los desplazamientos de los límites de las nieves perpetuas, los índices de precipitación, el aumento o disminución de las temperaturas anuales, etc.. Un número descomunal de poblaciones aisladas fue el resultado de la superposición de los mencionados factores naturales; la interrupción prolongada de intercambios génicos provocó sin embargo fenómenos repetidos de "especiación" inicial, por ausencia de intercruzamientos. En algunos casos el proceso de formación de nuevas y bien identificadas especies alcanzó las etapas finales de una completa amixia genética, tal como en los *Telmatobius* de la Puna de Antofagasta y Atacama (*T. halli*, *T. atacamensis*), circunscritos en limitados ecosistemas de riachuelos, rodeados por barreras infranqueables de desiertos salobres. En otros, como en las amplias cuencas lacustres del altiplano, en Perú y en Bolivia, o en los valles profundos de las cabeceras amazónicas, fenómenos frecuentes de "introgresión" y sucesivas mezclas de genes entre poblaciones intermedias, etc., determinan situaciones de verdadera incertidumbre taxonómica. Son auténticos rompecabezas para los sistemáticos, ante la imposibilidad de combinaciones satisfactorias de caracteres morfológicos para diagnosis o descripciones aceptables.

Ejemplos significativos de aislamiento topográfico y sucesivas introgresiones, regulación epigenética de caracteres fenotípicos, etc., han sido expuestos recién por Laurent (1977) para las subespecies del conjunto *Telmatobius hauthali* en la región de los Valles Calchaquies, en el noroeste argentino. Una población macrocéfala de gran tamaño (*hauthali laticeps*) se hubiera allí aislado en el Pleistoceno en la antigua cuenca lacustre de Tafí, ahora desaparecida. Actualmente se encuentra en regresión, por reiterada contaminación génica, frente a las poblaciones de talla menor (*hauthali pisanoi*), un tiempo localizadas en las vecinas montañas. Rasgos genéticos similares, todavía escasamente estudiados pero también con gigantismo en las formas propias de grandes cuerpos de agua, pueden ser indicados para los numerosos taxa del altiplano y de los valles costeros del Perú, objeto de los trabajos preliminares de Vellard (1951, 1955, 1960). Son estos los grupos *culeus*, *albiventris*, *marmoratus*, *crawfordi*, *brevipes*, *jelskii arequipensis*, *rimac*, cuya exacta definición sistemática ofrece obstáculos a veces casi insuperables, por la escasa significación de los muchos caracteres métricos fenotípicos utilizados, la integración de poblaciones limítrofes, la variación adaptativa según los biotopos ocupados, etc.. Por otra parte indudables condiciones de aislamiento interespe-

cífico aparecen sustentadas por la simpatria existente en el lago Titicaca entre poblaciones ribereñas de los grupos *culeus* y *Albiventris*, en otras áreas entre formas de los grupos *culeus* y *marmoratus*, *culeus* y *crawfordi*, *culeus* y *arequipensis*, etc.. Al estado actual de nuestros conocimientos dudosa es así la sugerencia de Vellard que únicamente puede reconocerse unas líneas filéticas básicas de *Telmatobius*, dotadas de suma plasticidad genética, las que darían lugar a formas ecológicas locales apenas correspondientes a distintas adaptaciones a diferentes biótotos. Una denominación trinomial de dichas formas ecológicas, como las denominaciones corrientes, no tendría pues otro valor que el de una nomenclatura "operativa" o pragmática: opinión ya manifestada por Parker (1940) estudiando el material de la Percy Sladen Expedition al Lago Titicaca.

La problemática capa evolutiva de los *Telmatobius* fue hasta ahora investigada analizando caracteres morfológicos externos, ocasionalmente osteológicos, como en las escasas especies ecuatorianas cuidadosamente revisadas por Trueb (1979). No se aplicó otra metodología, quizás de mayor significación biológica, tal como la comparación de las características bioquímicas o inmunológicas de las proteínas, la compatibilidad genética, o un más detallado examen de las estructuras cromosómicas del cariotipo. Hay que poner énfasis en las reacciones fenotípicas a menudo convergentes de estos organismos en presencia de los rigurosos factores ambientales de las altas montañas. Su tolerancia al frío es generalmente excepcional. En *Telmatobius hauthali*, por ejemplo, las células germinales, tan sensibles en los heterotérmos, pueden realizar su ciclo gametógeno hasta con temperaturas cercanas a 0°C (Cei, 1949). Observamos ejemplares de especies alto-andinas afines (*Batrachophrynus macrostomus* de la laguna de Junin) permanecer horas incluidos en bloques de hielo, restableciendo en breve tiempo una normal actividad vital. Hay modificaciones de la piel—pliegues vasculares, discos cutáneos— que se repiten en especies de diferentes grupos como respuesta adaptativa a las variaciones del contenido de oxígeno de las aguas, a baja presión atmosférica. Costumbres más acuáticas o más terrestres condicionan el desarrollo de las extremidades, la morfología de la cabeza, narices, ojos, las membranas interdigitales, etc.. Por su estricto control endocrino y constitucional, sólo los caracteres sexuales secundarios resultan relativamente independientes del medio, y adquieren trascendente importancia de caracteres de grupo o filéticos.

En síntesis, debido a sus peculiaridades biológicas, estos anuros sombríos, lucifugos y poco llamativos, ocupan un lugar sobresaliente en los biótotos más diversos de los ecosistemas alto-andinos. Es evidente la importancia de su futura mejor elucidación, puesto que los complicados contactos y disyunciones y los rasgos adaptativos y genéticos de sus poli-

mórfas poblaciones involucran de una manera tan singular la temática de la "especiación" por aislamiento geográfico y al mismo tiempo los fundamentos teóricos de la taxonomía.

Bibliografía

Cei, J. M. 1949. Sobre la biología sexual de un batracio de gran altura de la región andina (*Telmatobius schreiteri* Vellard). Acta zool. Lilloana, Tucumán. 7: 467-488.

origin, differentiation, and present communities. In: The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monogr. 7. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas: 371-459.

Laurent, R. F. 1970. Dos nuevas especies argentinas del género *Telmatobius* (Amphibia, Leptodactylidae). Acta zool. Lilloana, Tucumán 25: 207-226.

Laurent, R. F. 1973. Nuevos datos sobre el género *Telmatobius* en el noroeste argentino con descripción de una nueva especie de la Sierra del Manchao. Acta zool. Lilloana, Tucumán. 30: 163-187.

Laurent, R. F. 1977. Contribución al conocimiento del género *Telmatobius* Wiegmann (4ª Nota). Acta zool. Lilloana, 22 (10): 189-206.

Parker, H. W. 1940. The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. Amphibia. Trans. Linn. Soc. London. 1(2): 203-216.

Simpson, R. B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. In: The South American Herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. 7. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas: 157-188.

Trueb, L. 1979. Leptodactylid frogs of the genus *Telmatobius* in Ecuador with the description of a new species. Copeia (4): 714-733.

Vellard, J. 1951. Estudios sobre Batracios andinos. I-El grupo *Telmatobius* y formas afines. Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado, Lima. 1: 3-89.

Vellard, J. 1955. Estudios sobre Batracios andinos. III-Los *Telmatobius* del grupo *jelskii*. Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado. 4: 1-28.

Vellard, J. 1960. Estudios sobre Batracios andinos. VI-Notas complementarias sobre *Telmatobius*. Mem. Mus. Hist. Nat. J. Prado. 10: 1-20.