

MAPA PRELIMINAR DE LA DISTRIBUCION CONTINENTAL  
DE LAS "SIBLING SPECIES" DEL GRUPO OCELLATUS  
(GENERO LEPTODACTYLUS) \* \*\*

J. M. CEI

Instituto de Biología, Facultad Ciencias Médicas, Universidad Nacional de  
Cuyo, Mendoza. Argentina.

R E S U M E N

Se resumen brevemente los caracteres fisiológicos y morfológicos que han permitido reconocer como especies crípticas a *Leptodactylus ocellatus* (forma del Litoral, Costa Atlántica, Uruguay y Centro Sur de Argentina) y *Leptodactylus chaquensis* (forma de las regiones áridas del Chaco). Estas formas se comprendían anteriormente en el taxón lineano *Leptodactylus ocellatus*. Se refieren observaciones histológicas comparativas sobre la actividad cíclica gametogénica del testículo, la que permite reconocer y separar las poblaciones con aparente autorregulación hormonal, de la zona árida, o *L. chaquensis*, de las poblaciones de ciclo espermatogénico continuo, influido sólo por factores ambientales, propias de los ambientes silvestres o de pradera húmeda, mesopotámicos, litorales, pampásicos y de los planaltos brasileños (*L. ocellatus*).

La existencia de especies crípticas o "sibling especies" es sin lugar a duda uno de los obstáculos mayores para la definición del taxon lineano "especie", pero representa al mismo tiempo un elemento biológico de gran valor para analizar algunos de los estadios dinámicos más importantes en los procesos genéticos de "especiación".

Estas entidades poblacionales, difícilmente reconocibles a una primera aproximación morfológica, se identifican, ya en los casos más clásicos, como el de *Drosophila pseudoobscura* del Oeste de Norte América, fundamentalmente por algunos de sus caracteres fisiológicos, ecológicos o citogenéticos.

---

\* Presentado en las II Sesiones Científicas de Biología, Córdoba, 25-27 de octubre de 1962.

\*\* Trabajo realizado con ayuda parcial del Consejo Nacional Investigaciones Científicas y Técnicas de Buenos Aires (Proyecto L - 1173).

Luego un estudio detenido y prolijo, y el empleo de más delicados tratamientos estadísticos, llegan a reconocer también caracteres morfológicos diferenciales y constantes, desapercibidos o imposibles a evidenciar por la sistemática tipológica.

El detallado estudio de Dobzhansky y Epling en 1944, dedicado a *Drosophila pseudoobscura* y a su forma criptica *persimilis*, ha aclarado de la manera más satisfactoria los aspectos dialécticos más interesantes del problema y representa un verdadero modelo de su enfoque y discusión, la que puede evidentemente aplicarse a casos análogos, presentados por otros grupos animales y en diferentes condiciones ecológicas.

Desde 1948, ocupándonos del estudio comparativo del ciclo sexual, en particular gonádico, en los batracios, tuve la posibilidad de encontrar e ir paulatinamente aclarando una llamativa diferenciación fisiológica en una de las especies más comunes de nuestra fauna, la Rana criolla, o *Leptodactylus ocellatus*. Estudiando las poblaciones de Tucumán y las de Corrientes, se puso en evidencia que la actividad gametógena en las gonadas masculinas de las primeras se desarrollaba según un ritmo anual bien definido. A un período otoño-invernal de proliferación reducida o abortiva, sigue en ellas un brote maturativo sincrónico sumamente intenso desde la mitad de setiembre hasta fin de octubre produciéndose una gran cantidad de espermios, luego estableciéndose una fase de paulatino declino en la evolución de las células germinales, seguida en fin por un largo período de inactividad del epitelio germinativo, entre diciembre y marzo. En aquellos meses los testículos aparecen como enormes bolsas de espermios, a veces todavía ordenados en matas prendidas en las células sertolianas, a veces desprendidos en los túbulos, fuertemente dilatados. Pero en las poblaciones de Corrientes aparecieron dos entidades démicas bien reconocibles por la contrastante estructura y funcionalidad anual del testículo, una de ellas presentando un ciclo análogo al de las poblaciones de Tucumán, con un largo período tardo-primaveral y estival de inactividad proliferativa de las células goniales, la otra al contrario manifestando una actividad espermatogénica inalterada, regular y constante, prácticamente en toda época del año. La forma y tamaño del testículo, alargado y sin variaciones estacionales apreciables en esta última, muy reducido en invierno pero enorme y elipsoidal

durante el verano en la primera, representaba ya macroscópicamente un evidente carácter diferencial entre aquellos *Leptodactylus*, peculiares de la región correntina.

Teniendo en cuenta que también algunos rasgos somáticos (patrones de pigmentación) se acompañaban a tan llamativas diferencias en el ritmo endocrino gonadotropo, en un primer momento se consideró oportuno hablar sólo de formas fisiológicas, probablemente debidas a factores genéticos, coexistentes en algunos lugares, separadas en otros, quizás por sus distintos valores adaptativos. El análisis taxo-genético iniciado en 1942 por Moore sobre *Rana pipiens* de Estados Unidos, y completado en 1955-57 por Volpe, demuestra efectivamente toda la importancia de los factores alélicos mendelianos para determinar particulares estructuras poblacionales, cuya composición puede ser debida a la interacción de dichos factores y a su presencia al estado homo-heterocigoto. Así en Minnesota, South Dakota, Wisconsin, al lado de la común *Rana pipiens*, puede encontrarse la forma (antiguamente especie) *kandiyohi*, más finamente manchada, o la *burnsi*, sin manchas dorsales, las que no son otra cosa sino mutantes dominantes de la misma *pipiens*, en continuo intercambio génico con aquella forma e interse. Así en repetidas experiencias de Volpe y Anderson, se observaron todas las posibles combinaciones y se comprobó como, por ejemplo, cruzando *kandiyohi* x *kandiyohi* o *burnsi* x *burnsi*, se volvía siempre a obtener también las comunes *pipiens* en las proporciones del 25 %, lo que establece una "ratio" típica de alelos mendelianos.

Pero, en el caso de nuestros *Leptodactylus*, desde 1948 hasta ahora, se han ido acumulando numerosos datos que permiten considerar a las dos formas originariamente señaladas en Corrientes, como entidades biológicas de rango probablemente más elevado que el de simples mutantes cromáticos surgidos al azar en una determinada área geográfica ocupada por la forma más conocida, o adaptativamente más estable. Ante todo, como en el clásico caso de las *Drosófilas* de Dobzhansky y Epling, *pseudoobscura* y *persimilis*, varios otros caracteres morfológicos se han ido añadiendo a los primeros débiles caracteres pigmentarios observados por nosotros (reticulación ventral y en los muslos, en la forma de gametogénesis continua, vientre blanquecino y superficie dorsal del muslo verdosa, en la forma de gametogénesis discontinua). Se han registrado diferencias estadísticas en el

número de dientes maxilares, diferencias en el tamaño particularmente del sexo masculino, distintas proporciones en los parámetros de la morfología craneana, diferencias cíclicas en las variaciones anuales de los huesos largos de las extremidades anteriores, que acaban de ser estudiadas por Cohen, diferencias características y constantes en la disposición del pliegue y mancha oscura supratimpánica. Como en las "sibling species" de *Drosophila* se descubrieron luego varios otros caracteres crípticos de valor ecológico y fisiológico: una menor o mayor resistencia de las células germinales en evolución gametógena a temperaturas de 35° C, diferencias poblacionales sistémicas en las reacciones cuantitativas entre fracciones globulínicas del plasma estudiadas por vía electroforética, diferencias análogas siempre por test electroforético en papel entre fracciones hemoglobínicas, distinto contenido en aminos biógenas en la piel, distinta toxicidad de la misma.

La distribución geográfica, seguida por varios años, con estudios sobre el terreno y examinando materiales de colecciones museológicas, también proporcionó un "pattern" bien definido. Una extensa área continental correspondiente a la biota chaqueña, con fuerte diferenciación estacional y régimen de gran aridez, se relevó dominio exclusivo de la forma con enorme desarrollo estival de la gonada masculina, acompañado por inactividad proliferativa del epitelio germinal. El centro-sur de Argentina, desde Córdoba a Bahía Blanca, la costa atlántica y la meseta misionera resultaron exclusivo dominio de la forma de gametogénesis continua. Una franja en las orillas del Paraná, desde Santa Fe a Ituzaingó, y la Mesopotamia, se demostraron áreas de sinpatría, coexistiendo en muchos lugares las dos formas, en proporciones distintas, variables según los ecotipos.

Aparentemente hay aislamiento en las áreas en que se hallan sinpátridas ambas formas, que desde 1950 consideré oportuno reconocer taxonómicamente, denominando *Leptodactylus chaqueensis* la que presenta ciclo discontinuo, y dejando el nombre antiguo *Leptodactylus ocellatus* (Linné) a la rana de ciclo continuo del Sur argentino y litoral. Es lamentable no haber podido hasta ahora repetir cruzamientos de laboratorio por las casi insuperables dificultades técnicas, debidas a la etología de estos batracios. Así que no conocemos todavía exactamente el valor de un probable me-

canismo de aislamiento especialmente en las fases embrionarias, de gran importancia biológica. Tampoco se han realizado hasta ahora estudios sobre un eventual mecanismo de aislamiento por el canto, cuyo papel se ha subrayado en los últimos años por las excelentes contribuciones de Bogert, Blair, Fouquette y otros. Es evidente que este interesante caso de especiación presenta todavía muchos aspectos desconocidos y merece ulteriores ensayos e investigaciones, seguramente fructíferas en un inmediato futuro. Sin duda en las áreas donde se halan exclusivamente *Leptodactylus chaquensis* no se encuentran, ni en proporciones mínimas, individuos de la otra forma, y viceversa lo mismo se verifica para *ocellatus*. Esto difiere del caso *pipiens* - *burnsi* - *Kandiyohi*, donde la sola *pipiens* cubre grandes áreas geográficas, pero *burnsi* - *Kandiyohi*, donde existen, siempre se acompañan a la forma *pipiens*.

En este último año tuve la posibilidad de recorrer gran parte de los estados de Brasil y Uruguay, poblados también por el conjunto de *Leptodactylus ocellatus*, que al parecer llega hasta los "llanos" orientales de Venezuela y los territorios centrales amazónicos, reemplazándolo más al Oeste, en Venezuela, en Colombia, en la Amazonia peruana, una especie afin, *Leptodactylus bolivianus*.

Gracias a la cortesía de los centros museológicos de aquellos países, cuyas colecciones fueron detenidamente examinadas, y en base a observaciones personales, puedo ahora reunir más datos sobre la distribución geográfica de las especies crípticas aquí consideradas, a los datos anteriormente recolectados para Argentina y Paraguay, e intentar de presentar un mapa general preliminar de la distribución continental de *Leptodactylus ocellatus* y *chaquensis*. Como se ve por el mapa (Fig. 1), *chaquensis* aparece como una especie de habitat decididamente xerófilo. Predomina en todo el Chaco árido, sigue por los campos y catingas, y se extiende hasta las regiones costeras de Ceará y Pernambuco, por el desértico valle del Río San Francisco. Distribución análoga se ha ido evidenciando en investigaciones recientes para otras formas especializadas de anuros, como *Bufo paracnemis* en el conjunto de *marinus*, o *Bufo granulosisus major* en el conjunto de *granulosus*.

*Leptodactylus ocellatus* resulta elemento dominante en las tierras elevadas costeras atlánticas, en los planaltos de

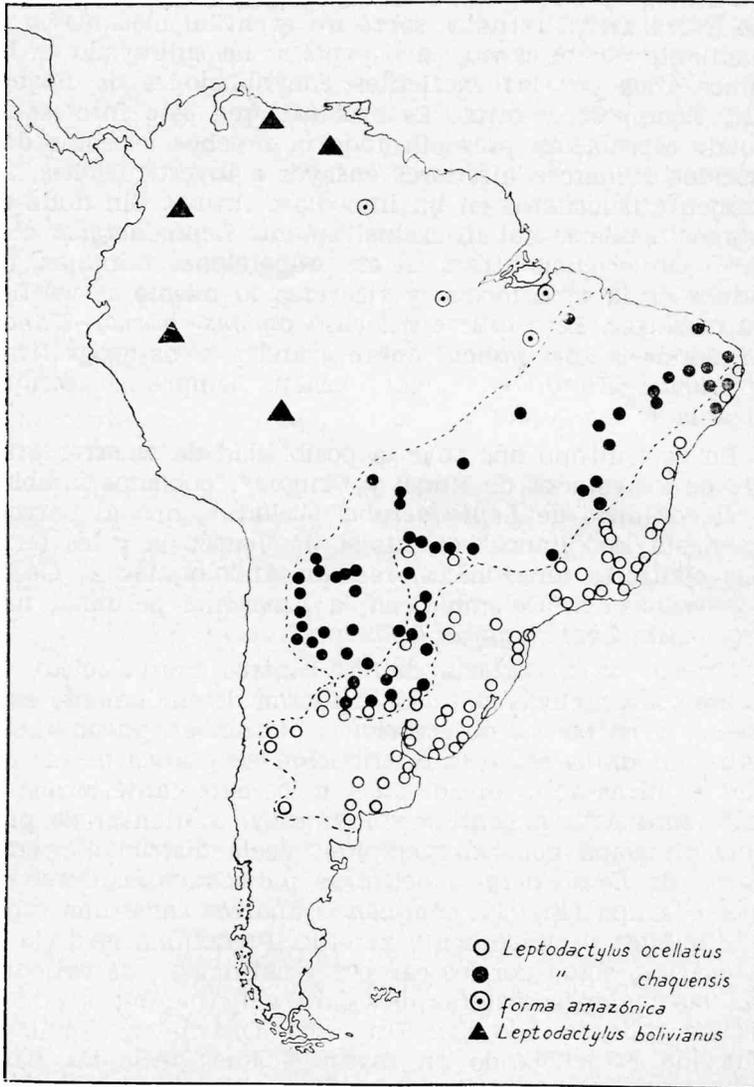


FIGURA 1. — Distribución geográfica de *Leptodactylus* del grupo *ocellatus*.

Serra Geral, en Uruguay y en las pampas, todos distritos con índice de humedad relativamente elevado. Hacen excepción los ambientes serranos centro-argentinos y los del Oeste cuyano, donde la especie parece subsistir en condiciones de limitado equilibrio ecológico, colonizando solamente determinados nichos (arroyos serranos, lagunas permanentes). Una franca zona de "overlapping" puede reconocerse en la cuenca del bajo Paraná-Paraguay, y en Mesopotamia, de donde esporádicas poblaciones cruzan el Río Uruguay, en el Departamento de Artigas, Uruguay, luego en el Norte de Brasil, entre Natal y Bahía.

El estudio histológico preliminar de las gónadas masculinas en muestras individuales prelevadas en poblaciones de tan enorme extensión geográfica, me ha constantemente revelado actividad gametógena regular y continua en toda época para *ocellatus*, pero en las gonadas de *chaquensis*, entre agosto y febrero-marzo, con mayor o menor variación de acuerdo con la procedencia, se puede comprobar sobre todo la presencia de relevante cantidad de espermios, desprendidos o no según la actividad reproductiva en curso. El epitelio germinativo ofrece en ellas solamente un cuadro terminal de la espermatogénesis, cuando se trata de ejemplares primaverales, o más simplemente un total detenimiento de la proliferación de las células goniales, como en los ejemplares originariamente descritos por mí en las poblaciones de Tucumán, en 1948-49, y ahora completamente confirmados por Cohen (1961-62).

Sobre el significado evolutivo y el valor adaptativo de estos caracteres fisiológicos en nuestras especies crípticas, por el momento poco nos es dado conocer. *Leptodactylus chaquensis* en su distribución acentúa una decidida fisonomía de elemento xerófilo, y podría por ende suponerse un posible valor adaptativo de su peculiar ciclo endocrino-sexual, que determina la producción y reserva de una enorme cantidad de esperma al comienzo del limitado período anual de lluvias, el único aprovechable para la reproducción y desove de gran parte de su territorio. Por otro lado, el escaso material amazónico a mi disposición (algunas muestras de Belén do Pará, Monte Alegre do Pará, Río Branco y Maranhã) me ha revelado caracteres somáticos que acercan aquellas poblaciones a *Leptodactylus chaquensis*, y también el estudio histológico preliminar de la gonada masculina parece indicar la

terminación de la actividad gametógena ya a partir del mes de agosto, con relevantes masas de espermios en los túbulos. Aún en ejemplares de diciembre en Río Branco, y de febrero en Marañhao puede encontrarse un estadio de hipoactividad proliferativa gonial y gran número de espermios, en algunos casos no desprendidos, lo que confirmaría la existencia de una larga fase anual de escasa o nula actividad gametógena, y de un ritmo cíclico gonadotropo endógeno en poblaciones distribuidas en regiones trópico-ecuatoriales cuyas características climáticas (climas calientes húmedos, en gran parte de influencia monsonica) aparecen muy distintas de las que son propias de la ancha banda xerófila de los bosques espinosos chaqueños y de las catingas, desde Santiago del Estero a Pernambuco. Estos últimos hallazgos, que espero extender en un próximo futuro, demuestran la complejidad del problema, cuyos aspectos genéticos y evolutivos solamente pueden ser abarcados por aproximaciones progresivas.

#### S U M M A R Y

A preliminary map of the continental distribution of the sibling species (*Leptodactylus chaquensis*, *Leptodactylus ocellatus*) formerly included in the linnean species *Leptodactylus ocellatus*, is here presented. Physiological and morphological characters supporting their taxonomic validity show some adaptive trends in accordance with the ecological and climatic environmental factors. Some critical considerations are reported on the adaptive value of the discontinuous sex cycle of *Leptodactylus chaquensis*, inhabitant of the arid chacoan belt.

Se agradece a la valiosa colaboración de los Colegas Dra. Bertha Lutz del Museo Nacional de Río de Janeiro (Brasil), Dr. M. A. Klappenbach del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, y R. Vaz Ferreira del Dep. Zoología, Universidad de la República, Montevideo (Uruguay).

#### B I B L I O G R A F Í A

1. ANDERSON, S. C.; VOLPE, E. P.: Science, 1958, 127, 1048. — 2. BLAIR, W. F.: Texas J. Sci., 1956, 8, 87. — 3. BLAIR, W. F.: Amer. Nat., 1958, 92, 27. — 4. BOCERT, CH. M.: Animal Sounds and Communications, A.I.B.S., 7, 1960, 137. — 5. CEI, J. M.: Acta Zool. Lilloana, 1948, 6, 283. — 6. CEI, J. M.: Acta Zool. Lilloana, 1949, 7, 113. — 7. CEI, J. M.: Acta Zool. Lilloana, 1950, 9, 395. — 8. CEI, J. M.: Biológica, 1956, 22, 45. — 9. COHEN, R.: II. Ses. Cient. Biol., Córdoba, 25-27 octubre de 1962, Res. Com., 28. — 10. DOBZHANSKY, T.; EPLING, C. C.: Carnegie Inst. Public., Washington, 1944, 554. — 11. FOUQUETTE, M. J.: Texas J. Sci., 1960, 12, 201. — 12. MOORE, J. A.: Genetics, 1942, 27, 406. — 13. VOLPE, E. P.: Systematics Zoology, 1955, 4, 75. — 14. VOLPE, E. P.: Amer. Nat., 1957, 91, 355.