

# Los anfibios del bosque temperado del sur de Chile: una aproximación sobre su origen

Amphibians of the Chilean southern temperate forest:  
a proposal about its origin

J.R. FORMAS

Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile,  
Casilla 567, VALDIVIA

(Recibido para su publicación el 23 de noviembre de 1977)

FORMAS, J.R. Los anfibios del bosque temperado del sur de Chile: una aproximación sobre su origen. (Amphibians of the Chilean southern temperate forest: a proposal about its origin. Arch. Biol. Med. Exper. 12:191-196, 1979.

On the basis of systematic, phylogenetic, paleontological, geological and distributional data an hypothesis about the origin of the amphibians of temperate forests of Southern Chile is attempted. Three faunistic stocks of frogs are here recognized which had a probably different history.

## AMPHIBIANS ZOOGEOGRAPHY TEMPERATE FOREST

La batracofauna de los bosques temperados del sur de Chile es rica en endemismos (1, 2, 3). Como taxón endémico se considera a aquel que es exclusivo de estos biotopos boscosos. Existen diferentes niveles de diferenciación taxonómica entre los batracios endémicos del bosque austral: a) diferenciación a nivel familiar, dentro de la cual están las ranas de la familia Rhinodermatidae (*Rhinoderma*); b) diferenciación a nivel de tribu (Calyptocephalellini), en la que se incluyen los géneros *Caudiverbera* y *Telmatobufo*; c) diferenciación a nivel genérico, dentro de la cual se encuentran *Eupsophus*, *Batrachyla*, *Hylorina* e *Insuetophrynus*, y d) diferenciación a nivel específico, pudiéndose incluir aquí a *Alsodes monticola*, *Bufo rubropunctatus* y *Bufo variegatus*.

Además de su carácter endémico, la batracofauna austral destaca por tener muy pocas especies en relación con los bosques tropicales de Sudamérica. Aquí hay leptodactílidos de los géneros *Caudiverbera* (monotípico), *Telmatobufo* (dos especies), *Insuetophrynus* (monotípi-

co), *Batrachyla* (tres especies), *Hylorina* (monotípico), *Alsodes* (una especie), *Eupsophus* (tres especies) y *Pleurodema* (una especie). También hay bufónidos del género *Bufo* (tres especies) y rhinodermátidos del género *Rhinoderma* (dos especies).

La marcada pobreza de taxa a nivel específico y sus notables endemismos, ya sea a nivel familiar o genérico, estimulan a interpretar la historia y el origen de esta reducida batracofauna. Aquí se intenta dar una aproximación sobre el origen de los sapos y ranas del sur de Chile, basándose especialmente en las nuevas interpretaciones sistemáticas de los leptodactílidos (4, 5), los fósiles de anuros encontrados en la Patagonia y la historia del extremo sur del continente sudamericano.

Los bosques temperados del sur de Chile se extienden entre el paralelo 37 y el extremo austral de Sudamérica (6). En esta área ocupan los tres rasgos fisiográficos característicos del país: la cordillera de los Andes, la cordillera de la Costa y el Valle Central. El bosque valdiviano,

ubicado entre los paralelos 38 y 43, representa el máximo desarrollo de los biotopos boscosos australes. Estas formaciones vegetacionales son húmedas, densas y siempre verdes. Aquí es posible encontrar lianas (*Hydrangea*), epífitos (*Luzuriaga*, *Sarmentia*), helechos (*Lophosoria*), líquenes (*Usnea*) y grandes árboles, entre los cuales destacan las especies de *Nothofagus* (Fagaceae) (7).

En la extensión del bosque austral, los anfibios muestran un patrón latitudinal de distribución muy característico. Entre los paralelos 37 y 48 existe la mayor densidad de especies, las cuales van disminuyendo gradualmente hacia el extremo sur. Es posible que la disminución gradual de la temperatura en dirección nort-sur sea el factor responsable de este patrón distribucional. En la tabla 1 se muestra la correlación existente entre la gradiente de disminución de la temperatura hacia el sur (8) y el decremento en el número de especies.

Altitudinalmente los sapos y ranas alcanzan hasta los 1000 m; sin embargo, unas pocas especies (*Bufo variegatus*, *Bufo chilensis* y *Pleurodema thaul*) pueden sobrepasar los 2000 m. Es posible también que en este caso la temperatura

sea el factor que influya en este patrón distribucional.

A pesar de que el bosque temperado es rico en vegetación, no existen ranas arbóreas y circunstancialmente se ha observado a *Hylorina sylvatica* y *Batrachyla leptopus* (9) sobre ramas y troncos de árboles ricos en epífitos. La mayoría de las especies viven en el suelo, ya sea debajo de troncos de árboles o en la hojarasca; sin embargo, algunas de ellas están condicionadas a ambientes acuáticos. *Caudiverbera caudiverbera* está adaptada a aguas de tipo lénticos (2) pero *Insuetophrynus acarpicus* y las especies de *Telmatobufo* (*venustus* y *australis*) viven en cuerpos de agua de tipo lótico que se encuentran tanto dentro del bosque como en su periferia (10).

Los anuros presentan fuertes adaptaciones al ambiente boscoso temperado del sur de Chile, las cuales se manifiestan especialmente en la reproducción. Algunas especies ponen sus huevos en el terreno húmedo (*Batrachyla taeniata*) (11) o entre la vegetación húmeda (*Rhinoderma darwinii* y *Rhinoderma rufum*) (12). *Eupsophus roseus* ovoposita en cavidades llenas de agua, ya sea debajo de las piedras o en cuevas, que existen en las regiones ecotonales del bosque (13). Posturas en condiciones de semisumergimiento son realizadas por *Batrachyla leptopus* (14), *Batrachyla antartandica* (15) e *Hylorina sylvatica* (16). Estas tres especies ponen sus huevos en cuerpos de agua de tamaño muy reducido, a la orilla del bosque y entre la vegetación litoral (*Juncus*). La más notable adaptación reproductiva la presenta *Rhinoderma darwinii*, especie que mantiene los embriones y larvas en la bolsa gular del macho, hasta que se completa totalmente la metamorfosis (17, 18, 19, 20).

En la mayoría de los casos las larvas de los anuros son de tipo generalizado; sin embargo, algunas especies tienen renacuajos adaptados a ambientes acuáticos especializados. *Caudiverbera caudiverbera* tiene un renacuajo de tipo nectónico (2) y *Rhinoderma darwinii* muestra una larva fuertemente adaptada a vivir en la bolsa gular del macho (19). Un tipo muy interesante de adaptación a aguas torrentosas se encuentra en la larva de *Telmatobufo australis*, la cual posee una boca en forma de ventosa que le permite adherirse a las piedras del fondo del arroyo (10).

TABLA I  
Temperaturas promedio anuales (8) y número de especies de batracios en diferentes puntos del sur de Chile.

Lugar	Temp. °C	Nº de especies
37°08'S 73°35'W	13.3	13
38°02'S 73°12'W	12.6	10
39°48'S 77°14'W	11.9	11
40°35'S 73°09'W	12.5	14
41°28'S 72°57'W	11.2	12
43°10'S 73°43'W	10.6	10
45°24'S 72°42'W	9.0	9
49°08'S 74°25'W	7.2	5
51°42'S 72°31'W	6.8	2

La historia de la endémica y reducida batracofauna de los bosques temperados del sur de Chile puede remontarse hasta el Terciario Inferior de la Patagonia. Es así que *Caudiverbera* aparece en los estratos del Eoceno, Oligoceno y Mioceno y *Eupsophus* en el Oligoceno (21). Previo al total levantamiento de la cordillera de los Andes, en el Mioceno, el bosque temperado austral tuvo un ámbito mayor de dispersión (22), el cual fue probablemente restringido por el levantamiento del macizo andino que impidió la pasada hacia el oriente de los vientos fríos y húmedos del Pacífico (23). Las condiciones de aridez que empezaron a imperar en la Patagonia, trajeron como consecuencia el desaparecimiento de la batracofauna austral asociada al bosque temperado existente en el Terciario Inferior del extremo sur de Sudamérica y lo restringieron a los sectores sur-occidentales de la cordillera de los Andes.

El Pleistoceno del extremo sur de Sudamérica se caracteriza por tres o cuatro períodos glaciares que cubrieron todo el sur de Chile, a partir del paralelo 41 (24). El Valle Central, al norte de este punto, fue fuertemente influenciado por la acción de los glaciares, los cuales alcanzaron hasta la latitud de Santiago (25). Toda el área ubicada al occidente de la cordillera de la Costa quedó libre de la acción de los hielos (26) y es posible que estas pendientes montañosas hayan sido refugios para la batracofauna presente en los biotopos boscosos australes. Por otro lado, la acción de los hielos hizo emigrar el bosque en dirección norteña (27) con un consecuente acompañamiento de su fauna de anuros. La presencia de *Batrachyla taeniata* en los bosques relictuales de la zona central (28) parece sustentar este punto. La acción de los glaciares no afectó en forma similar a la fauna de batracios, ya que algunos de sus elementos son típicos habitantes adaptados al bosque, a los arroyos de montaña y a los cuerpos de agua léntica ubicados en la periferia del biotopo boscoso. Los sapos y ranas que vivían en el bosque (debajo de troncos, piedras o entre la hojarasca) o en los cuerpos de agua lótica (arroyos de montaña) fueron presuntos habitantes de los refugios boscosos costeros, pero los que estaban adaptados a aguas lénticas tienen que haber emigrado fuera del límite norte de la expansión glaciario que cubrió el Valle Central. La presencia de *Caudiverbera*

*caudiverbera*, batracio de probable origen austral (21) y adaptado a aguas lénticas, al norte del paralelo 31 (2) parece confirmar la emigración norteña de elementos del sur durante los períodos de expansión de los hielos. Su posterior desaparecimiento permitió que las especies emigradas reocuparan sus antiguos rangos de distribución.

Vellard (1) indica que los anuros de los bosques temperados del sur de Chile son relictos de faunas del Terciario, las cuales han podido sobrevivir en el extremo sur del continente separadas del resto de Sudamérica, aisladas por fuertes barreras ecológicas. La pobreza de taxa existente en los bosques australes, ausencia de típicos elementos neotropicales (Hylidae, Microhylidae, *Leptodactylus* y *Eleutherodactylus*), ha sido previamente señalada por Vellard (1) y Cei (2). Por otro lado, Vuilleumier (3) indica en relación a este punto, que no se debe olvidar que los bosques temperados del sur de Chile no están ubicados en las regiones tropicales, en las cuales existe la mayor diversidad de anuros.

Vuilleumier (3) considera que los anfibios del sur de Chile podrían ser incluidos en cuatro grupos faunísticos, los cuales en opinión de este autor tendrían historias distintas: a) grupo de leptodactílidos autóctonos que no se han diversificado (*Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Rhinoderma*); b) leptodactílidos autóctonos que secundariamente emigraron al norte de Sudamérica (*Eupsophus*); c) leptodactílidos endémicos del bosque temperado, pero que han derivado de leptodactílidos que están ampliamente distribuidos en el continente y que tienen más especies fuera del bosque austral que dentro de él (*Pleurodema*, *Bufo*). Lynch (4) no está de acuerdo con la proposición de Vuilleumier, ya que según este autor sus conclusiones están basadas en falsas interpretaciones de otros autores.

Las interpretaciones biogeográficas, especialmente las que tienen relación con el origen de la fauna, podrían involucrar un buen conocimiento de los fósiles, de la sistemática, de las relaciones filogenéticas y la distribución de los taxa considerados. Referente a estos puntos solamente tenemos conocimiento de la presencia de *Caudiverbera* y *Eupsophus* en el Terciario Inferior de la Patagonia; la sistemática de los leptodactílidos, el taxón más involucrado en el

área, ha sido recientemente sometido a fuertes revisiones por Lynch (4, 5) y la filogenia de muchas de estas ranas está esbozada levemente. Estos antecedentes nos llevan a plantear un origen para la batracofauna basado en tres elementos faunísticos que al parecer tuvieron una historia distinta.

El primer elemento está compuesto por leptodactílidos (*Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Batrachyla*, *Hylorina*, *Eupsophus*, *Insuetophrynus* y *Alsodes*) y rhinodermátidos (*Rhinoderma*). Todo este grupo es endémico del bosque austral y en algunos casos tiene una historia que se remonta hasta el Terciario Inferior de la Patagonia (*Caudiverbera* y *Eupsophus*). *Caudiverbera* y *Telmatobufo* han sido incluidos en la misma tribu (Calyptocephalellini) (5) y desde el punto de vista cariológico muestran un cariotipo que permite relacionar a ambos géneros (29). *Hylorina* y *Eupsophus* comparten la misma forma de los cóndilos occipitales (tipo II) (4). *Eupsophus*, *Alsodes* e *Insuetophrynus* fueron agrupados en la tribu Telmatobiini de la subfamilia Telmatobiinae (5). Se considera a *Alsodes* como originario de los bosques templados sudamericanos ya que las formas cariológicas más primitivas ( $2n = 26$ ) (30) corresponde a los bosques australes (*Alsodes monticola*, *Alsodes gargola*) y las más derivadas, desde el punto de vista cariológico ( $2n = 22$ ) (31) están presentes en los bosques esclerófilos de Chile central (*Alsodes nodosus*). La inclusión de *Rhinoderma*, género de enigmáticas relaciones filogenéticas (32), en este grupo faunístico, se debe principalmente a la estrictez de su distribución dentro de los límites del bosque y a las marcadas adaptaciones a este biotopo (cuidado de las crías dentro de la bolsa gular del macho).

Muchos de los géneros incluidos en esta agrupación faunística, se refugiaron en los bosques que quedaron en la cordillera de la Costa durante las glaciaciones pleistocénicas. Allí pudieron resistir los taxa adaptados a los ambientes boscosos (*Hylorina*, *Batrachyla*, *Alsodes*, *Rhinoderma*) y los que viven, ovopositan o poseen larvas adaptadas a ambientes de tipo lótico (*Insuetophrynus*, *Eupsophus* y *Telmatobufo*). Por otro lado, algunos de los miembros de esta agrupación faunística emigraron hacia el norte durante la invasión de los glaciares en el Valle Central (*Batrachyla* y *Caudiverbera*).

El segundo elemento faunístico está constituido solamente por el género *Pleurodema*, el cual tiene amplia distribución en Sudamérica. Este taxón ha sido relacionado por Lynch (4) y Duellman y Veloso (33) con el género *Eupsophus*. Si *Pleurodema* tiene una relación como la propuesta, es posible entonces que el género se haya originado en el extremo austral de Sudamérica y secundariamente haya emigrado al resto del continente.

En el tercer grupo faunístico, el cual nos parece el más inexacto, se incluye solamente a los sapos del género *Bufo*. Si *Bufo variegatus* está relacionado con las formas holárticas del grupo *calamita* (34) es posible que su origen en el área austral sea secundaria. Schaeffer (21) describió a *Neoprocoela edentata* en depósitos del Oligoceno Inferior de Chubut (Argentina). Esta es una forma de problemática ubicación familiar ya que ha sido considerada dentro de la familia Leptodactylidae (4) y Bufonidae. Si *Neoprocoela* es un miembro del género *Bufo* como lo indica Tihen (35), la presencia de los sapos de este género en el bosque templado austral parecería ser de origen muy antiguo.

#### SUMMARY

The Anuran fauna of the temperate forests (*Nothofagus*) of Southern Chile has nine genera and most of them are endemic in this area. Remarkable adaptations to this environment are found during the developmental periods of *Rhinoderma* (parenteral care) and *Telmatobufo australis* (stream-type tadpoles).

On the basis of systematic, phylogenetic, paleontological, geological and distributional data on hypothesis about the origin of this frogs is attempted. This Anuran fauna is here considered as composed of three groups. In the first stock are included the leptodactylid genera *Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Batrachyla*, *Hylorina*, *Eupsophus*, *Insuetophrynus* and *Alsodes* and the rhinodermatid genus *Rhinoderma*. All the genera here considered are endemic of the temperate forests and some of them (*Caudiverbera* and *Eupsophus*) have been found as fossils in the Patagonian Lower Tertiary. *Pleurodema* genus belongs to the second stock which was probably originated in the temperate forests and secondarily emigrated to the rest of the

Southamerican continent. The genus *Bufo* which has uncertain origin is considered as the third stock.

#### REFERENCIAS

1. VELLARD, J., Trav. Inst. Franc/ais Est. Andines, Lima, 5:141, 1957.
2. CEI, J.M., Batracios de Chile, p. 128, Univ. de Chile, Santiago, 1962.
3. VUILLEUMIER, F., Nature, 219:82, 1968.
4. LYNCH, J., Mis. Publ. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, 53:1, 1971.
5. LYNCH, J., Occ. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas, 75:1, 1978.
6. HUECK, K., Die Walder Sudamerikas. p. 422, Stuttgart-Gustav Fisher, 1966.
7. OBERDORFER, E., Pflanzensoziologische Studien in Chile, ein Vergleich mit Europa, p. 208, Weinheim Verlag von J. Kramer, 1960.
8. HAJEK, E., DI CASTRI, F., Bioclimatografía de Chile, p. 107, Univ. Catolica, Santiago de Chile, 1975.
9. BUSSE, K., Inv. Zool. Chil., 15:5, 1971.
10. FORMAS, J.R., J. Herp. 6:1, 1972.
11. CEI, J.M., CAPURRO, L.F., Inv. Zool. Chile., 4:150, 1958.
12. FORMAS, J.R., PUGIN, E., JORQUERA, B., Physis, 34: 147, 1975.
13. FORMAS, J.R., PUGIN, E., J. Herp. 12:243, 1978.
14. FORMAS, J.R., J. Herp. 10:221, 1976.
15. BARRIO, A., Physis, 27:101, 1967.
16. BARRIO, A., Ibid 27:153, 1967.
17. WILHELM, O., Bol. Soc. Biol. Concepcion 1-2:166, 1927.
18. WILHELM, O., Rev. Chil. Hist. Nat., 36:166, 1932.
19. JORQUERA, B., PUGIN, E., GOICOECHEA, O., Arch. Med. Veterinaria 4:1, 1972.
20. JORQUERA, B., Bol. Soc. Biol. Concepcion, 48:127, 1974.
21. SCHAEFFER, B., Bull. Amer. Nat. Hist., 93:47, 1949.
22. COUPER, R.A., Proc. Roy. Soc. London, 152:491, 1960.
23. SOLBRIG, O. I., GOODALL, D.W., Evolution of desert biota. Univ. Texas Press, Austin. p. 7, 1976.
24. SIMPSON, V., Science, 173:771, 1971.
25. BRUGGEN, J., Fundamentos de la Geología de Chile. Inst. Geografico Militar, Santiago de Chile. p. 374, 1950.
26. ILLIES, J., Publ. Oc. Universidad Austral, Fac. Ciencias Nat. y Mat. p. 50, 1970.
27. AUER, V., Proc. Roy. Soc. London, 152:507, 1960.
28. CEI, J.M., Inv. Zool. Chil., 8:7, 1962.
29. FORMAS, J.R., ESPINOSA, N., Herpetologica. 37: 429, 1975.
30. BARRIO, A., RINALDI DE CHERI, Physis 30:673, 1971.
31. KURAMOTO, M., Bull. Fukuoka, Univ. Education 27:133, 1972.
32. FORMAS, J.R., Experientia 32:1000, 1976.
33. DUELLMAN, W., VELOSO, A., Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 64:1, 1977.
34. GALLARDO, J., Physis, 64:93, 1962.
35. TIHEN, J.A., Amer. Midl. Nat., 67:157, 1962.

Lynch (5) ha descrito recientemente el genero *Atelognathus*, el cual ha sido incluido por este autor en la tribu Telmatobiini de la subfamilia Telmatobiinae. Este taxon posee seis especies, de las cuales cinco (*nitoi*, *patagonicus*, *praeba-salticus*, *reverberii* y *solitarius*) se distribuyen en el Centro y Sur de Argentina y una (*grandisonae*) se encuentra en el extremo Sur de Chile. *Atelognathus* se incluye en el segundo grupo faunastico descrito y se considera originario del Sur de Chile y secundariamente emigro a la Patagonia de Argentina.

