



<http://www.biodiversitylibrary.org>

**The South American herpetofauna : its origin, evolution, and dispersal /
William E. Duellman, editor.**

Lawrence, Kan. :Museum of Natural History, University of Kansas,1979.
<http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/3207>

Item: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/21252>

Page(s): Page 341, Fig. 1, Page 342, Fig. 2, Page 343, Page 344, Page 345, Page 346, Page 347, Page 348, Fig. 3, Page 349, Figs. 4-5, Page 350, Figs. 6-7, Page 351, Figs. 8-9, Page 352, Figs. 10-11, Page 353, Figs. 12-13, Page 354, Page 355, Figs. 14-15, Page 356, Fig. 16, Page 357, Page 358, Fig. 17, Page 359, Page 360, Page 361, Page 362, Page 363, Page 364, Page 365, Page 366, Page 367, Page 368, Page 369, Page [370], Page 371, Page 372, Page 373, Page 374, Figs. 1-2, Page 375, Figs. 3-4, Page 376, Figs. 5-6, Page 377, Figs. 7-8, Page 378, Figs. 9-10, Page 379, Page 380, Fig. 11, Page 381, Page 382, Fig. 12, Page 383, Fig. 13, Page 384, Fig. 14, Page 385, Fig. 15, Page 386, Page 387, Page 388, Page 389, Fig. 16, Page 390, Fig. 17, Page 391, Figs. 18-19, Page 392, Figs. 20-21, Page 393, Fig. 22, Page 394, Fig. 23, Page 395, Page 396, Fig. 24, Page 397, Fig. 25, Page 398, Fig. 26, Page 399, Page 400, Fig. 27, Page 401, Fig. 28, Page 402, Fig. 29, Page 403, Fig. 30, Page 404, Figs. 31-32, Page 405, Page 406, Page 407, Page 408, Page 409, Page 410, Page 411, Fig. 33, Page 412, Page 413, Page 414, Fig. 34, Page 415, Fig. 35, Page 416, Page 417, Page 418, Fig. 36, Page 419, Page 420, Fig. 37, Page 421, Fig. 38, Page 422, Fig. 39, Page 423, Page 424, Fig. 40, Page 425, Fig. 41, Page 426, Page 427, Page 428, Fig. 42, Page 429, Fig. 43, Page 430, Page 431, Page 432, Figs. 44-45, Page 433, Page 434, Page 435, Page 436, Page 437, Page 438, Page 439

Contributed by: Harvard University, MCZ, Ernst Mayr Library

Sponsored by: Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

This page intentionally left blank.

14. La Herpetofauna de los Bosques Temperados de Sudamérica

J. Ramón Formas

*Instituto de Zoología
Universidad Austral de Chile
Casilla 567
Valdivia, Chile*

Los bosques temperados de Sudamérica, ubicados en el extremo sur de Chile y partes adyacentes de Argentina, se caracterizan por tener pocas taxa de anfibios (Vellard, 1957; Cei, 1962a; Darlington, 1965; Vuilleumier, 1968) y reptiles (Hellmich, 1934, 1937; Donoso-Barros, 1960). Estos ambientes boscosos temperados, aislados en el norte por la estepa semiárida de *Acacia caven* y por este por la estepa fría patagónica, presentan once géneros de anuros, dos de saurios (*Liolaemus* y *Pristidactylus*) y dos de serpientes (*Alsophis* y *Tachymenis*). Entre los anuros se encuentran muchos endemismos (*Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Hylorina*, *Eupsophus*, *Batrachyla*, *Insuetophrynus* y *Rhinoderma*) y solamente *Alsodes*, *Atelognathus*, *Pleurodema* y *Bufo* exceden los límites del bosque. Existe aquí una familia monotípica (Rhinodermatidae) y tres géneros con una sola especie (*Caudiverbera*, *Hylorina* e *Insuetophrynus*). La mayoría de los géneros de anfibios poseen dos o tres especies (*Telmatobufo*, *Batrachyla*) y solamente los saurios del género *Liolaemus* son las que presentan la mayor diversificación (cinco especies) en el área.

Algunas de las especies existentes en el bosque temperado austral muestran notables adaptaciones a este biotopo, las cuales se observan especialmente durante la reproducción y el desarrollo. Entre los anuros, destacan el cuidado parenteral de *Rhinoderma*, las posturas en terreno vegetal húmedo de las especies de *Batrachyla* y los renacuajos de los arroyos de montaña de *Telmatobufo australis*. La viviparidad aparece como la adaptación reproductiva más frecuente entre los reptiles (*Liolaemus cyanogaster*, *L. pictus* y *Tachymenis chilensis*).

Desde el punto de vista histórico, algunos anuros (*Caudiverbera* y *Eupsophus*) tienen una antigüedad que se remonta hasta el Terciario (Shaeffer, 1949).

Los endemismos, la pobreza de especies, la escasa diversificación de los géneros, las adaptaciones reproductivas y la antigüedad de algunos taxa, han sugerido diversas interpretaciones sobre el origen de los batracios en el bosque temperado sudamericano. Darlington (1965) considera a esta batracofauna como empobrecida y derivada de otras de amplia distribución en Sudamérica. Vellard (1957), Cei (1962a) y Vuilleumier (1968) proponen que la fauna de batracios australes está compuesta por géneros endémicos de probable origen Terciario y otros secundariamente emigrados a la región. Para los reptiles, Donoso-Barros (1966) postula géneros de origen septentrional (*Liolaemus*) y relictos de las selvas del Terciario (*Pristidactylus*).

En base a los antecedentes ecológicos e históricos de la región y de la sistemática, ecología y distribución de la herpetofauna se propone una hipótesis acerca del origen de los anfibios y reptiles que habitan los bosques temperados de Sudamérica.

CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA

Los bosques temperados de Sudamérica se ubican especialmente al suroeste de la Cordillera de los Andes ocupando una franja de territorio chileno comprendida entre los 37° y 55°S de latitud sur (Cerceau-Larrival, 1968). Entre los paralelos 35 y 37, el bosque se desplaza levemente hacia el oriente penetrando en Argentina. Desde el punto de vista ecológico, estos biotopos boscosos están ais-

lados del resto del continente sudamericano por estepas áridas o semiáridas. En el Valle Central chileno, al norte del paralelo 37, existe una estepa de marcadas condiciones xerofíticas en la cual predominan los matorrales de *Acacia caven* (Papilionaceae) (Mann, 1960). Este ambiente semiárido es una zona de transición entre los desiertos costeros de Sudamérica y los bosques temperados australes. Por el oriente, los biotopos boscosos limitan con la estepa fría de la Patagonia. Allí predominan las asociaciones de gramineas (*Stipa*, *Poa*), compuestas (*Chuqui-raga*, *Colliguaja*) y matorrales con plantas del género *Trevoa* (Rhamnaceae) (Solbrig, 1976). En la figura 14:1 se muestra la ubicación del bosque temperado en el continente sudamericano y los biotopos que lo circundan.

En el sur de Chile existen tres caracteres fisiográficos: la Cordillera de los Andes, la Cordillera de la Costa y el Valle Central. Estos dos últimos caracteres se aprecian marcadamente hasta el paralelo 41; desde allí al sur tienden a desaparecer siendo reemplazados por una intrincada geografía compuesta de islas, archipiélagos, penínsulas y fiordos (Región de los Canales). En la figura 14:2 se indican las características fisiográficas del área cubierta por los bosques australes temperados en el sur de Chile.

El factor más relevante de los Andes de esta región, es el vulcanismo extrusivo del Cuaternario (Brüggen, 1950) y las alturas aquí predominantes son los volcanes. Estos nunca bajan de los 2000 m y en algunos casos sobrepasan los 3000 m. Al sur del paralelo 37, límite norte de los bosques temperados, la altura de la Cordillera de los Andes decrece en relación con los sectores del centro y norte de Chile. Es así que en esas áreas, alcanza alturas promedios de 5000 m mientras que en el sur nunca sube de los 3000 m. Entre los paralelos 37 y 42 la actividad volcánica cuaternaria originó rocas ígneas tales como basaltos, andesitas y andesitas basálticas. También se pueden encontrar allí rocas sedimentarias correspondientes al Terciario y Cretácico continental, Jurásico Triásico y Paleozoico (Fuenzalida, 1965a; Muñoz Cristi, 1973). Al sur del paralelo 42 predominan

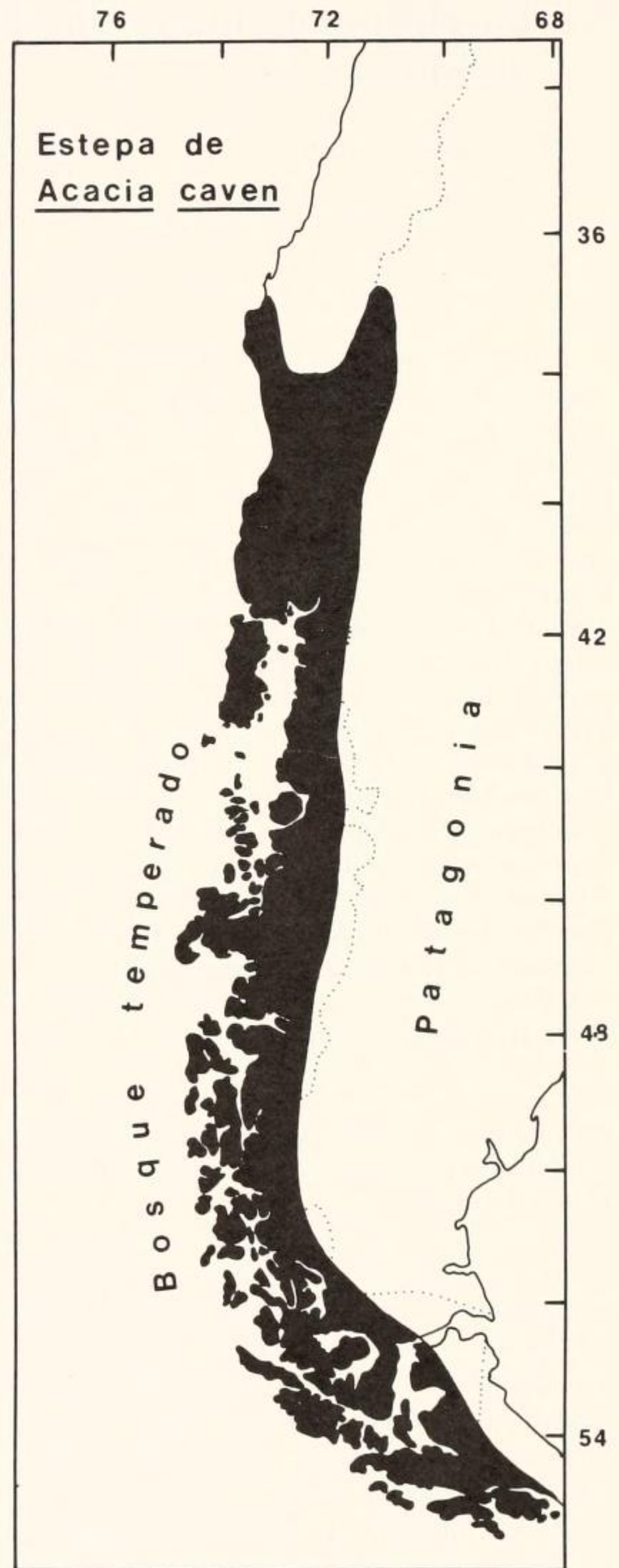


FIG. 14:1. Ubicación del bosque temperado (negro) y biotopos que lo circundan.

Map of the temperate austral forests (black) and neighboring biotopes.

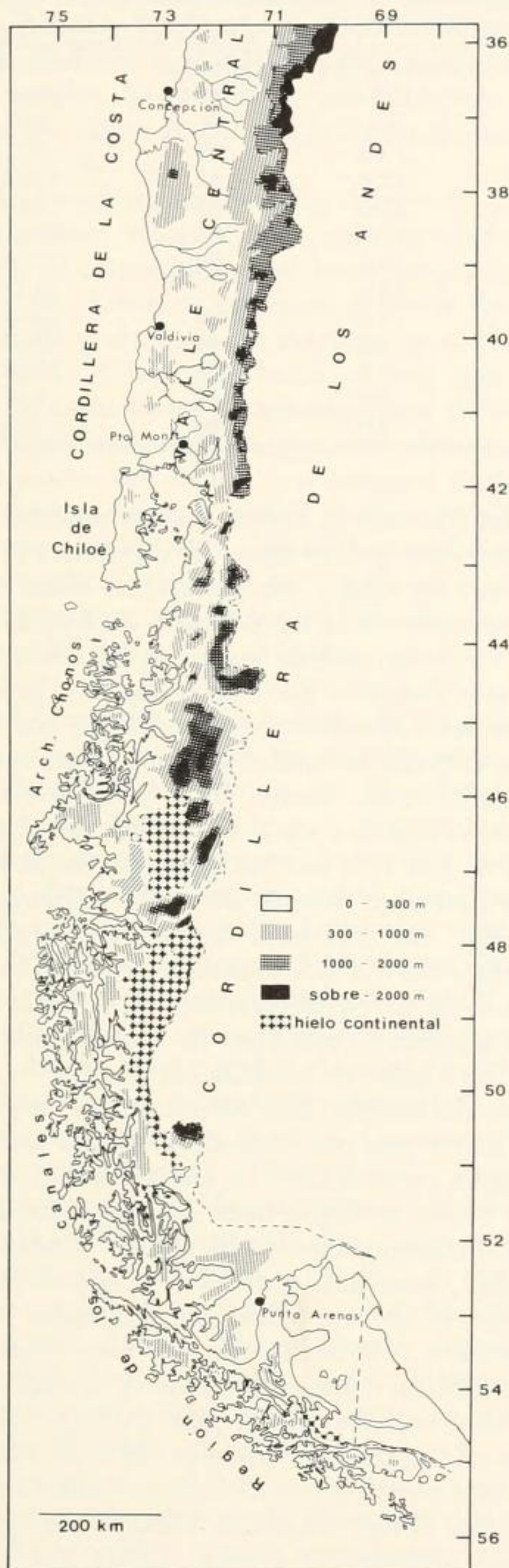


FIG. 14:2. Caracteres fisiográficos del área cubierta por los bosques australes de Sudamérica.

Physiography of the area covered by the austral forest of South America.

granitos, dioritas y granodioritas las cuales se originaron a través del vulcanismo intrusivo (Ruiz et al., 1965). La acción de los hielos ha sido un factor muy importante en el modelado del macizo andino de esta región. Hoy existen gran cantidad de glaciares, los cuales en la mayoría de los casos no salen de la Cordillera de los Andes, pero al sur de los 45°S algunos llegan hasta el nivel del mar (San Rafael; $46^{\circ}40'\text{S}$) (Lliboutry, 1956). Fuera de los glaciares existen dos grandes masas de hielo continental depositadas en la Cordillera de los Andes de las provincias de Aysén y Magallanes. La primera de ellas se ubica en los 47°S y la segunda de mayor longitud cubre una distancia comprendida entre los $48^{\circ}10'$ y los $52^{\circ}30'\text{S}$ (Lliboutry, 1956).

El Valle Central, ubicado entre la Cordillera de los Andes y la Cordillera de la Costa, es un rasgo fisiográfico del centro y sur de Chile. Esta larga depresión ubicada entre los 37° y 42°S tiene origen tectónico y se formó durante el Plioceno (Brüggen, 1950). La superficie de este gran valle longitudinal, que no alcanza más de 250 m de altura y 90 kms de ancho promedio, ha sido rellenada por depósitos de origen glacial, fluvial y lacustre (Brüggen, 1950; Fuenzalida, 1965a). El Valle Central llega por el sur hasta el paralelo 41, allí se hunde en el mar para aparecer nuevamente en todo el sector occidental de la Isla de Chiloé. Hacia el sur de esta isla, desaparece definitivamente bajo el océano en la región del Archipiélago de los Chonos.

La Cordillera de la Costa es un carácter fisiográfico que se encuentra solamente en el territorio de Chile. En la región de los bosques temperados, este macizo costero tiende a presentarse fragmentado no alcanzando alturas superiores a los 1500 m (Cordillera de Nahuelbuta). Al sur de la ciudad de Valdivia (40°S) la cordillera costera se levanta sobre los 1000 m y constituye allí la llamada Cordillera Pelada que envía sus cordones hasta la ciudad de Maullín ($41^{\circ}30'\text{S}$). Desde allí hacia el sur desaparece bajo el Canal de Chacao para reaparecer en la Isla de Chiloé. El macizo costero desaparece al sur de esta gran isla, pero sus últimos restos

TABLA 14:1.—Temperatura Media, Humedad Relativa y Precipitaciones de Diferentes Puntos del sur de Chile (según Hajek y Di Castri, 1975).

Lugar	Ubicación	Temperatura Media °C	Humedad Relativa %	Precipitaciones mm
Punta Lavapie	37°08'S-37°35'W	13.3	82	803.9
Contulmo	38°02'S-73°12'W	12.6	82	1896.0
Valdivia	39°48'S-73°14'W	11.9	83	2348.7
Pto. Montt	41°28'S-72°57'W	11.2	85	2341.8
Castro	42°29'S-73°48'W	11.6	82	1598.5
Melinka	43°54'S-73°46'W	10.0	—	3137.7
Pto. Aysén	45°24'S-72°42'W	9.0	86	2940.0
San Pedro	47°43'S-74°55'W	8.2	91	4266.3
Pto. Edén	49°08'S-74°25'W	7.2	84	2343.1
San Isidro	53°47'S-70°58'W	5.9	81	848.5
Navarino	55°10'S-67°30'W	5.9	84	540.8

se aprecian con claridad en la península de Taitao (46°30'S). Las rocas metamórficas constituyen parte importante de la Cordillera de la Costa y es así que se encuentran mica-citas, cuarcitas y filitas (Múnoz Cristi, 1973).

Toda la región de los bosques temperados está atravesada por ríos medianos de carácter exorreico, que se originan en el derretimiento de las nieves de los Andes (Bío-Bío, Toltén, Imperial) o tienen un régimen mixto (nieve y lluvia). Dentro de este último tipo se encuentran las hoyas de los ríos Valdivia, Bueno y Maullín, que incluyen en su recorrido la entrada y salida por grandes sistemas lacustres (Fuenzalida, 1965b).

Fuera de los ríos, existe un gran sistema de lagos entre los paralelos 39 y 41. La mayoría de ellos son de tipo oligotrófico (Thomasson, 1963) y en muchos casos ocupan cuencas excavadas por los glaciares (Arenas, 1972). Este autor cita la presencia de morrenas terminales en los sectores occidentales de los lagos Calafquén, Riñihue y Panguipulli. Cinturones morrénicos han sido descritos para el lago Llanquihue (Brüggen, 1950) y Ranco (Mercer y Laugenie, 1973). El mayor de los lagos de esta región es el Llanquihue (Provincia de Llanquihue) con 351 km² de superficie y uno de los menores es el Caburga (Provincia de Cautín) con 53 km² (ENDESA, 1972). Algunos de estos cuerpos de agua son muy profundos y Arenas (1972) detectó 320 metros para el lago Riñihue (Provincia de Valdivia).

El clima de la región cubierta por los bosques temperados se caracteriza por ser frío

y húmedo. En la Tabla 14:1 se muestran las características climáticas de diferentes puntos del sur de Chile. En general se observa un decremento de la temperatura en dirección al sur y un aumento de las precipitaciones en el mismo sentido. La región de los bosques australes sudamericanos es azotada por fuertes tormentas las cuales son muy frecuentes en invierno. Los vientos fríos y húmedos del oeste, originados en el anticiclón del Pacífico (35°S; 100°W), son los causantes de la lluvia y la humedad del sur de Chile (Fuenzalida, 1965c). La influencia de algunos caracteres fisiográficos locales especialmente la Cordillera de la Costa, determinan en el Valle Central algunas condiciones de mediterraneidad. Por otro lado, no se debe olvidar que ningún lugar del sur de Chile se encuentra muy lejos del mar y que por lo tanto el océano tiene influencia en el clima. Di Castri (1968) indica que el sur de Chile tiene un clima con influencia mediterránea y marítima. Fuenzalida (1965c) usando el sistema de Köppen (1948) divide el sur de Chile en diferentes zonas climáticas templadas. En el Valle Central se presenta un clima templado de verano seco y corta estación de sequía (Csb₂), que se extiende entre los paralelos 35 y 39. Al sur de este punto, y en el mismo Valle Central, hay un clima templado húmedo de verano fresco y tendencia a seco (Cfsb) que se extiende hasta el paralelo 42. Toda la zona costera comprendida entre Concepción y la Isla de Chiloé se caracteriza por tener un clima templado húmedo de verano fresco (Cfb). Estas condiciones climáticas se ex-

tienden a Chiloé continental, archipiélago de los Chonos y Península de Taitao. Al sur del golfo de Penas (47°S) y en toda la región de los canales, hasta el paralelo 53, existe una zona de clima templado húmedo de verano fresco o frío (Cfc).

Los bosques temperados del sur de Chile, que cubren toda el área anteriormente descrita, se caracterizan por tener rasgos higromórficos. Estos se acentúan a partir del paralelo 38 y alcanzan un máximo desarrollo en los 45°S. Desde allí hacia el sur, hay una marcada tendencia al xeromorfismo debido a las bajas temperaturas y a los vientos predominantes del oeste. Los bosques australes son densos, siempre verdes y alcanzan alturas que superan los 40 m. En él, hay varios estratos vegetacionales con un tupido sotobosque y un piso rico en vegetación. En este bosque es posible encontrar arbustos con hojas anchas, ya sea de tipo magnolia (*Drimys*) o laurel (*Laurelia*). Los troncos de los grandes árboles están cubiertos de enredaderas, musgos, helechos y líquenes. La abundancia de vegetación determina que la obscuridad sea un carácter predominante dentro del bosque.

La flora del bosque austral tiene varias especies endémicas entre las cuales destacan los árboles del género *Nothofagus* (Fagaceae). Es frecuente también encontrar taxa monotípicos, ya sea a nivel familiar o genérico. Entre los primeros destaca la familia Aextoxicaceae (*Aextoxicum punctatus*) y entre los segundos los géneros *Guevina* (Proteaceae), *Tepualia* (Mirtaceae), *Fitzroya* (Cupressaceae) y *Myzodendrum* (Myzodendraceae). Florísticamente los bosques temperados de Sudamérica tienen un origen doble: austral y tropical (Reiche, 1937; Menéndez, 1969). Como típicos elementos australes destacan *Nothofagus*, *Fitzroya* y *Araucaria* y como componentes tropicales *Drimys*, *Fuchsia* y *Chusquea*.

A pesar que el bosque austral sudamericano muestra cierto grado de uniformidad, es posible encontrar ciertas variaciones locales. Entre ellas, la más notable es el llamado "Bosque Valdiviano," el cual representa la región más característica de los bosques australes. Aquí se da una breve descripción de él en base a los trabajos de Reiche (1934),

Pisano (1956), Oberdorfer (1960), Fuenzalida (1965d) y Quintanilla (1974).

El bosque valdiviano comienza en la Cordillera de los Andes a partir del paralelo 39, en la Cordillera de la Costa en el paralelo 40 y en el Valle Central en el paralelo 41. El límite sur no está claramente definido, pero se le puede situar entre los paralelos 43 y 44. En este bosque la humedad relativa es muy alta (84%) y la temperatura promedio anual es de 10.5°C. El verano es medianamente cálido y las lluvias tienen una distribución homogénea a través de todo el año. La pluviosidad anual fluctúa entre los 2000 y 2500 mm. La abundancia de precipitaciones, la existencia de suelos bien drenados con una capa freática profunda, la gran humedad y la alta temperatura en verano, permiten el desarrollo de un bosque rico en especies. Los troncos de los árboles están cubiertos por líquenes (*Usnea*), musgos epífitos, enredaderas (*Sarmentia* y *Luzuriaga*) y lianas (*Hydrangea* y *Cissus*). Aquí existe un sotobosque denso en el cual hay bambúes (*Chusquea quila*), arbustos (*Lomatia*, *Fuchsia*) y helechos (*Blechnum*, *Lophosoria*). El piso del bosque es rico en líquenes y helechos (*Dryopteris*, *Adiantum*). Tres son los árboles más característicos del bosque valdiviano: *Nothofagus dombeyi*, *Eucryphia cordifolia* y *Aextoxicum punctatus*. Otras especies importantes son aquí las coníferas, entre las cuales se pueden citar a *Fitzroya*, *Saxogotea*, *Podocarpus* y *Pilgerodendron*. *Fitzroya cupressoides* es el más alto de los árboles chilenos y alcanza alturas sobre los 55 m. Su diámetro puede alcanzar a los 5 m y se la han calculado edades sobre los 2000 años. Entre las especies secundarias se encuentran *Laurelia serrata*, *Drimys winteri*, *Weismania trichosperma* y *Persea lingue*.

Al norte del bosque valdiviano existe un bosque caducifolio en el cual destacan como especies más relevantes *Nothofagus obliqua* y *Guevina avellano*. En la cordillera de Nahuelbuta (Cordillera de la Costa) y en los Andes, entre los paralelos 37 y 40, se desarrollan bosques de *Araucaria araucana*. Estas formaciones boscosas, ubicadas entre los 1300 y 2000 m, presentan también *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica*.

Al sur del bosque valdiviano hay una selva

norpatagónica que se extiende hasta el paralelo 48. Allí destacan como árboles más importantes *Podocarpus salignus* y *Pilgerodendron uviferum*. Al oeste de estas formaciones boscosas hay pantanos, los cuales se ubican especialmente en las islas. Aquí hay *Pernettya* (Ericaceae), *Gleichnia* (Pteridofita), pero también *Nothofagus betuloides* y *Nothofagus antarctica*.

HISTORIA DEL ÁREA

El Terciario sudamericano se caracteriza especialmente por el levantamiento de la Cordillera de los Andes. En el Cretácico Superior se hicieron sentir, en el oeste del continente, los primeros movimientos orogénicos del llamado ciclo Andino (Harrington, 1962) que originaron las diversas partes de la Cordillera de los Andes. Durante el Eoceno, se aprecia un aceleramiento de los procesos orogénicos que alcanzan gran desarrollo en el Mioceno; seguidos en el Plioceno de movimientos que dieron origen a la forma actual del macizo andino (Harrington, 1962; Haffer, 1970).

Al término del Terciario Inferior (Eoceno), y posiblemente en el Oligoceno, el territorio de Chile fue un área inestable. Durante el Oligoceno se produjeron procesos de deformación y plegamiento en varias regiones del país, al final de las cuales el territorio adquirió las características de una región estable, en el que aparecieron sistemas de montañas de poco relieve (Fuenzalida, 1965a). Durante el Mioceno hubo una gran transgresión marina que cubrió extensas áreas del sur de Chile (Cecioni, 1970). A fines del Plioceno o comienzos de la época siguiente, Pleistoceno, el territorio chileno fue profundamente modificado por un fuerte tectonismo. Este trajo como consecuencia el levantamiento de la Cordillera de los Andes, de la Cordillera de la Costa y la formación del Valle Central (Brüggen, 1950; Fuenzalida, 1965a). Durante el Pleistoceno, ocurrieron en el extremo sur de Sudamérica fuertes procesos glaciares (Vuilleumier, 1971). La invasión de estas masas de hielo trajo como consecuencia fuertes modificaciones en el clima y en la fisiografía. Las islas, archipiélagos y

fiordos de la región de los canales, se formaron en gran medida por la acción del hielo glacial (Brüggen, 1950; Fuenzalida, 1965a).

Los bosques australes sudamericanos, con sus elementos típicos (*Nothofagus*, *Araucaria* y *Laurelia*), han existido desde el Terciario (Jeannelle, 1967; Cerceau-Larrival, 1968) y se acepta que tuvieron una distribución gondwánica (Couper, 1960). En el extremo sur de Sudamérica alcanzaron un rango de extensión mucho más amplio que el que tienen hoy, llegando hasta la actual Patagonia (Menéndez, 1969). Durante el Eoceno muchos de los elementos de la flora tropical penetraron hacia el sur y aparecen en los estratos fosilíferos de Río Turbio, Argentina, mezclados con elementos australes (Menéndez, 1969). Aquí las capas más inferiores muestran elementos típicamente sureños (*Nothofagus*) los cuales son reemplazados en los estratos superiores por elementos tropicales (*Persea*, *Psidun*). La coexistencia de una flora austral con una flora tropical se explica debido a que estos últimos elementos ocupaban las partes bajas (valles) y los australes las partes superiores de las montañas (Brüggen, 1950; Menéndez, 1969). Durante el Mioceno y Oligoceno la flora tropical retrocedió hacia el norte y simultáneamente se produjo un avance de la flora austral en la misma dirección, hasta los límites actuales del bosque temperado (Solbrig, 1976; Menéndez, 1969).

La extinción de los bosques australes en la actual Patagonia se debe, en gran medida, al efecto que causó la Cordillera de los Andes al impedir la pasada de los vientos fríos y húmedos del oeste. Durante el Paleoceno y el Eoceno el macizo andino estaba poco levantado y los vientos del Pacífico llegaban hasta los sectores orientales del extremo sudamericano. Durante el Oligoceno la barrera de los Andes llegó a ser un obstáculo para ellos, los cuales se vieron definitivamente frenados en el Mioceno. Al no haber lluvias ni humedad en el sector oriental del macizo andino, las formaciones boscosas desaparecieron, dando origen a la estepa semiárida patagónica (Solbrig, 1976). Fuera de los cambios del relieve y la vegetación ocurrieron variaciones simultáneas en las condiciones climáticas que afectaron el extremo austral de Sud-

américa. Durante el Paleoceno el clima del continente fue más cálido que hoy (Solbrig, 1976) y después del Eoceno se aprecia un gradual enfriamiento y desecación (Axelrod y Bailey, 1969; Wolfe, 1971) el cual culmina en el Pleistoceno durante las etapas glaciares.

Fuera de los cambios anteriormente referidos, es posible que la transgresión marina del Mioceno y las glaciaciones del Pleistoceno hayan afectado la distribución de la herpetofauna austral. La entrada miocénica del mar, afectó el sur de Chile entre los paralelos 37 y 41 (Brüggen, 1950; Cecioni, 1970; Illies, 1970; Auboin et al., 1973). Los estratos producidos por esta invasión del mar se encuentran en la región de Santiago (Navidad) y hacia el sur, en las áreas de Concepción (Ranquil); Temuco (Pilmahue); Osorno (Cheuqueno) y Chiloé. Según Brüggen (1950), en estos estratos hay areniscas arcillosas de grano fino y color gris claro que se distinguen por tener una abundancia de fósiles marinos. Illies (1970) indica que la transgresión marina tuvo baja profundidad y que como consecuencia de ella se produjeron una gran cantidad de islas y bahías que semejan los archipiélagos e islas de la costa del extremo sur occidental de Sudamérica.

Durante el Pleistoceno el hielo ocupó en el sur de Chile una amplia extensión cubriendo el área comprendida entre los 41° y 55°S (Vuilleumier, 1971). Sin embargo Brüggen (1948) para explicar la expansión del bosque de *Nothofagus*, al sur de paralelo 41, en la época post-glacial, propone que durante los períodos glaciares quedaron refugios boscosos en los faldeos de la costa del Pacífico sobre los glaciares. Condiciones parecidas a las supuestas por Brüggen se encuentran hoy en el glaciar de San Rafael. Aquí se sucedieron tres o cuatro glaciaciones (Brüggen, 1948; 1950; Auer, 1960; Vuilleumier, 1971, Simpson; este volumen) que penetraron en el Valle Central hasta la latitud de la ciudad de Santiago (Brüggen, 1950). Este autor ha descrito sistemas de morrenas terminales cerca del Río Maipo, al sur de Santiago (33°30'S), al norte de Curicó (35°S) y en la vecindad de Puerto Montt (40°30'S).

La presencia de morrenas en el Valle Central y en el sector oriental de la Cordillera

de la Costa hacen presumir que las pendientes occidentales de este macizo costero no tuvieron influencia glacial. Heusser (1966) e Illies (1970) indican que la Cordillera de la Costa permaneció fuera de la acción de estas masas de hielo.

COMPOSICIÓN DE LA HERPETOFAUNA

La herpetofauna de los bosques australes está compuesta de 28 especies, 20 de las cuales (71.4%) son anuros, seis son saurios (21.4%) y dos serpientes (7.1%). Los anuros (sapos y ranas) pertenecen a tres familia distintas: Bufonidae, Leptodactylidae y Rhinodermatidae. Las serpientes pertenecen a la familia Colubridae y los saurios se ubican en la familia Iguanidae. En la Tabla 14:2 se muestra la composición herpetofaunística de los bosques temperados de Sudamérica.

DISTRIBUCIÓN DE LA HERPETOFAUNA

La herpetofauna de los bosques temperados sudamericanos presenta patrones de distribución característicos. Al norte del paralelo 44 existe la mayor concentración de géneros de anfibios y reptiles, los cuales a partir de esta latitud comienzan a disminuir gradualmente hacia el sur. La figura 14:3 muestra los patrones de distribución genérica de los anfibios y reptiles del bosque austral.

En la región costera del área comprendida entre los 39°30'S y los 40°20'S existe la mayor concentración de géneros de anuros. La zona con menor concentración de anfibios es la que se encuentra al sur del paralelo 50; llegando hasta allí solamente los anuros del género *Bufo*.

Algunos de las especies de anfibios presentes en el bosque tienen amplia distribución en él. Dentro de esta categoría se pueden incluir a *Rhinoderma darwinii*, *Batrachyla leptopus*, *Batrachyla taeniata*, *Eupsophus roseus*, *Eupsophus vittatus*, *Caudiverbera caudiverbera* y *Pleurodema thaul*. Otras especies ocupan rangos medianos (*Hylorina sylvatica*, *Alsodes monticola*, *Bufo variegatus*, *Bufo rubro-*

TABLA 14:2.—Composición de la Herpetofauna del Bosque Templado de Sudamérica.

Familia	Generos	Especie y Subespecie	
Leptodactylidae	<i>Alsodes</i>	<i>monticola</i>	
	<i>Atelognathus</i>	<i>grandisonae</i>	
	<i>Batrachyla</i>		<i>antartandica</i>
			<i>leptopus</i>
		<i>taeniata</i>	
	<i>Caudiverbera</i>	<i>caudiverbera</i>	
	<i>Eupsophus</i>		<i>roseus</i>
			<i>vanzolinii</i>
		<i>vittatus</i> (= <i>E. vertebralis</i>)	
		<i>migueli</i>	
		<i>acarpicus</i>	
		<i>thaul</i>	
		<i>australis</i>	
	<i>venustus</i> (= <i>T. bullocki</i>)		
Rhinodermatidae	<i>Rhinoderma</i>	<i>darwinii</i>	
Bufonidae	<i>Bufo</i>	<i>rufum</i>	
		<i>chilensis</i>	
Iguanidae	<i>Liolaemus</i>	<i>rubropunctatus</i>	
		<i>variegatus</i>	
		<i>chilensis</i>	
		<i>cyanogaster cyanogaster</i>	
		<i>cyanogaster brattstroemi</i>	
		<i>monticola villaricensis</i>	
		<i>pictus pictus</i>	
		<i>pictus chiloensis</i>	
		<i>pictus major</i>	
		<i>pictus talcanensis</i>	
		<i>tenuis tenuis</i>	
		<i>tenuis punctatissimus</i>	
		<i>torquatus</i> (= <i>Cupriganus</i>)	
Colubridae	<i>Pristidactylus</i>	<i>chamissonis</i>	
	<i>Alsophis</i>	<i>chilensis</i> (= <i>T. peruviana</i>)	
	<i>Tachymenis</i>		

punctatus, *Batrachyla antartandica*, *Rhinoderma rufum* y *Bufo chilensis*) y unas pocas están restringidas a ámbitos muy pequeños (*Atelognathus grandisonae*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Telmatobufo australis*, *Telmatobufo venustus*, *Eupsophus vanzolinii* y *Eupsophus migueli*). Las figuras 14:4–10 muestran los rangos de distribución de todas las especies de anuros presentes en el bosque templado.

Áreas de simpatria han sido encontradas para algunas especies de batracios. *Rhinoderma darwinii* y *Rhinoderma rufum* superponen su distribución en Chiguayante (Provincia de Concepción) (Formas et al., 1975). Silva et al. (1968) encontraron poblaciones simpátricas de *Bufo variegatus* y *Bufo rubropunctatus* en la Cordillera de los Andes de la Provincia de Llanquihue. *Batrachyla leptopus* y *Batrachyla antartandica* tienen poblaciones que se superponen en el cerro Mirador (Cordillera Pelada, Provincia de Valdivia), Puerto Blest y Lago Frías (Nahuel Huapi,

Argentina) y en El Correntoso (Puerto Montt, Chile) (Barrio, 1967a). *Batrachyla taeniata* y *Batrachyla leptopus* viven en condiciones de simpatria en los alrededores de la ciudad de Valdivia. *Eupsophus vittatus* y *Eupsophus roseus* son simpátricas en un área muy amplia que cubre todo el rango de distribución de *Eupsophus vittatus*.

Las figuras 14:11–15 muestran los rangos distribucionales de los reptiles del bosque templado de Sudamérica. *Pristidactylus torquatus* alcanza alturas que fluctúan entre los 50 m (Catamutún, Provincia de Valdivia) y los 1400 m (Cordillera de Nahuelbuta). *Liolaemus monticola villaricensis* tiene rangos de distribución altitudinal que fluctúa entre los 1000 m y los 1400 m (Hellmich, 1950). *Liolaemus chilensis* ha sido colectada en alturas que varían entre los 100 m y 1200 m (Hellmich, 1950). *Liolaemus pictus* se ubica entre los 100 m y 800 m; mientras que *Liolaemus cyanogaster* lo hace entre los 10 m y

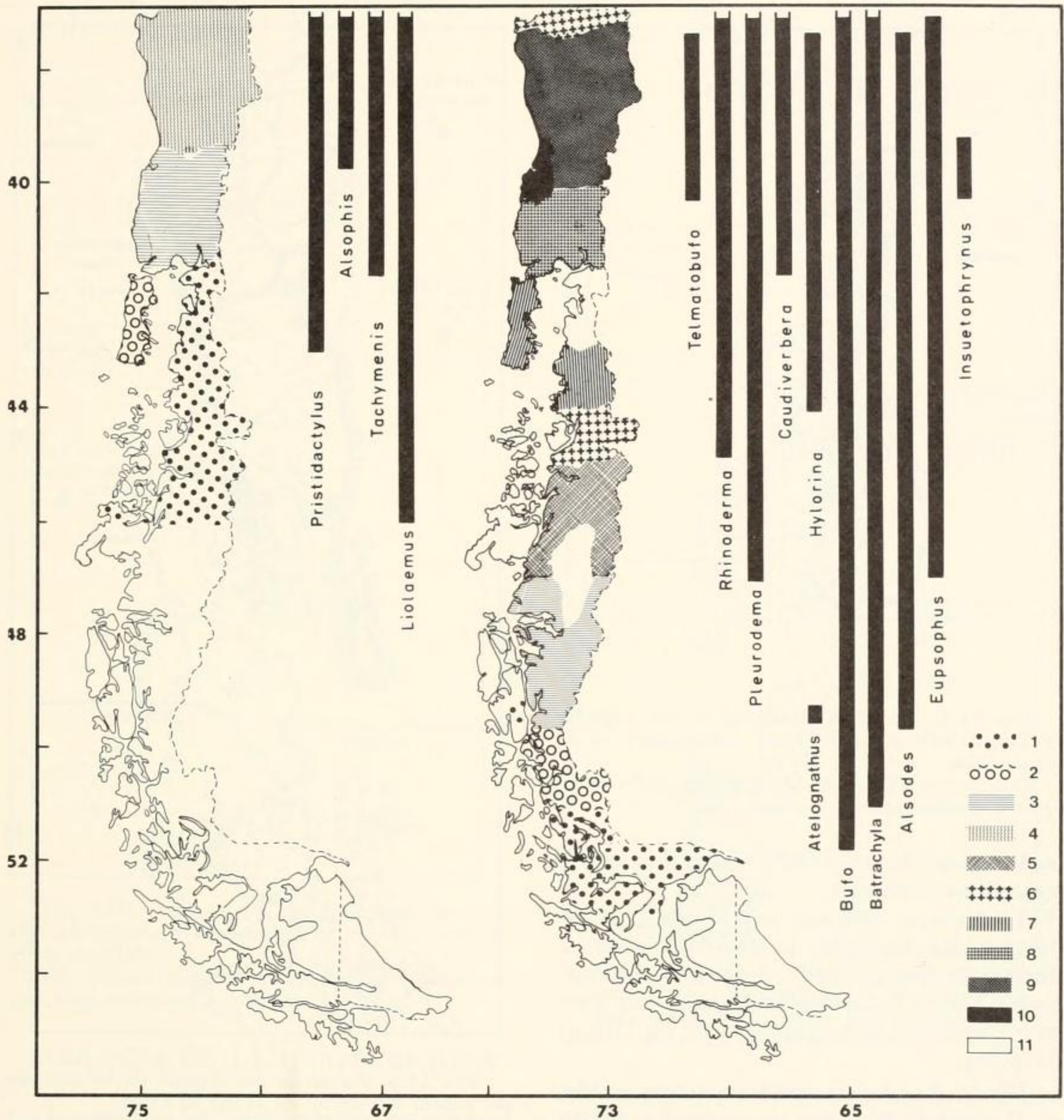


FIG. 14:3. Patrones de distribución latitudinal de los géneros de anfibios y reptiles. Las áreas en blanco (11) corresponden a hielo continental o regiones carentes de anfibios o reptiles. Los números indican la densidad genérica.

Latitudinal patterns of distribution of the genera of amphibians and reptiles. The white areas (11) represent ice-covered areas or areas free of amphibians or reptiles. The numbers indicate the generic density.

350 m. Ambas especies son simpátricas en una amplia área. *Liolaemus pictus* presenta tres subespecies (*L. p. chilensis*, *L. p. major* y *L. p. talcanensis*) que se distribuyen en el archipiélago de Chiloé (Donoso-Barros, 1966; Urbina y Zúñiga, 1977). *Liolaemus cyano-*

gaster tiene una subespecie (*L. c. brattstroemi*) que se distribuye en la Isla Grande de Chiloé (Donoso-Barros, 1966). *Liolaemus tenuis* ocupa alturas que van desde el nivel del mar hasta los 1000 m y en la región costera es reemplazada por una subespecie, la

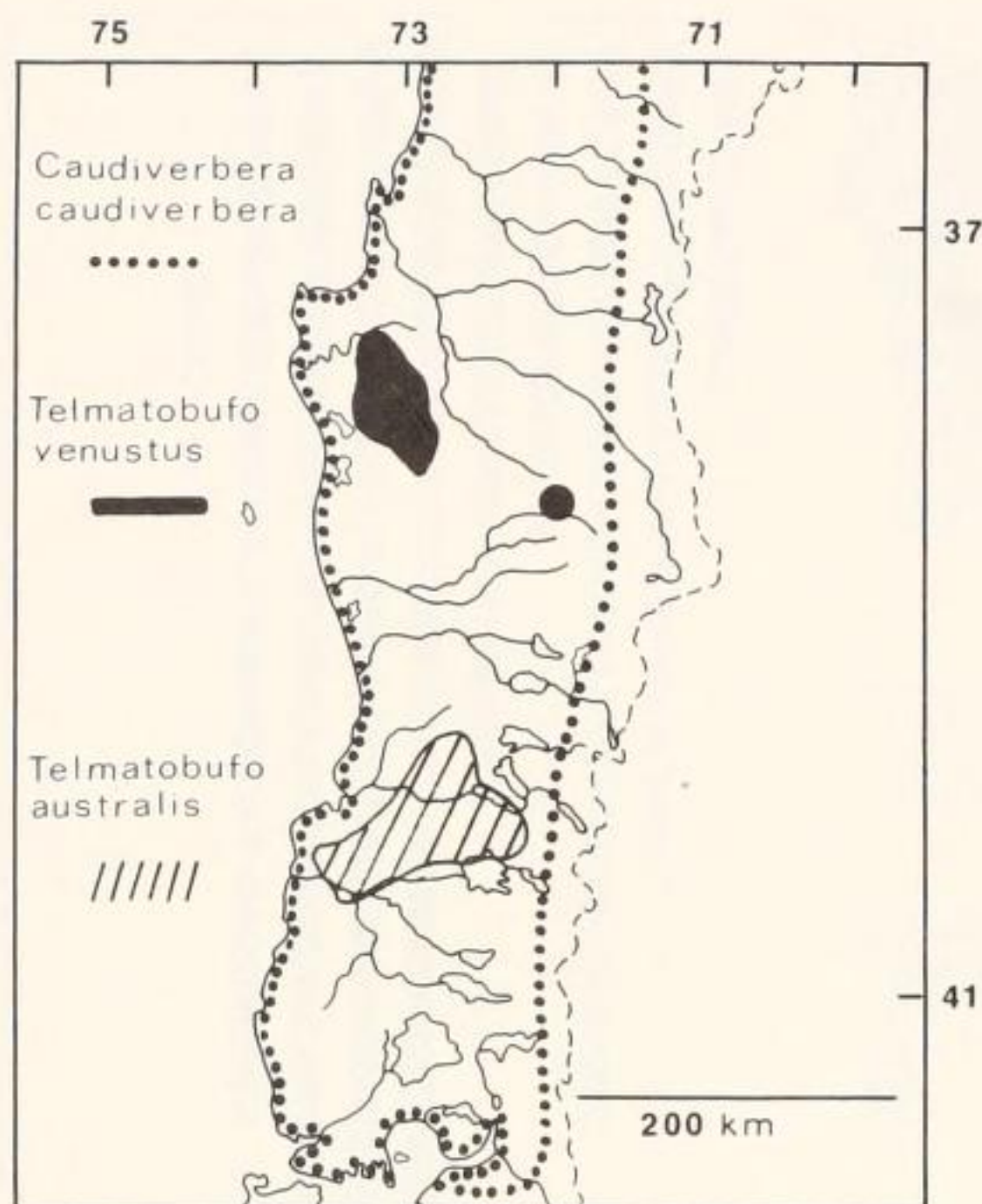


FIG. 14:4. Patrón distribucional de las especies de *Telmatobufo* y *Caudiverbera caudiverbera* en el sur de Chile.

Distribution pattern of *Telmatobufo* and *Caudiverbera caudiverbera* in southern Chile.

cual Donoso-Barros (1966) llama *Liolaemus tenuis punctatissimus*.

Tachymenis chilensis está desde el nivel del mar hasta los valles de la Cordillera de los Andes (Hellmich, 1937). *Alsophis chamissonis* ocupa el Valle Central y puede ascender en la Cordillera de los Andes hasta los 1500 m de altura.

Desde el comienzo del bosque temperado, en el paralelo 37, están presentes los cuatro géneros de reptiles existentes en el área, los cuales llegan juntos hasta el paralelo 40. Los saurios del género *Liolaemus* son las que alcanzan el límite más austral de distribución, ya que en esta área penetran hasta el paralelo 45. Es posible que la gradiente de disminución térmica que existe en dirección norte-sur, la cual se muestra en la Tabla 14:1, sea la responsable de este patrón distribucional que afecta tanto a anfibios como a reptiles.

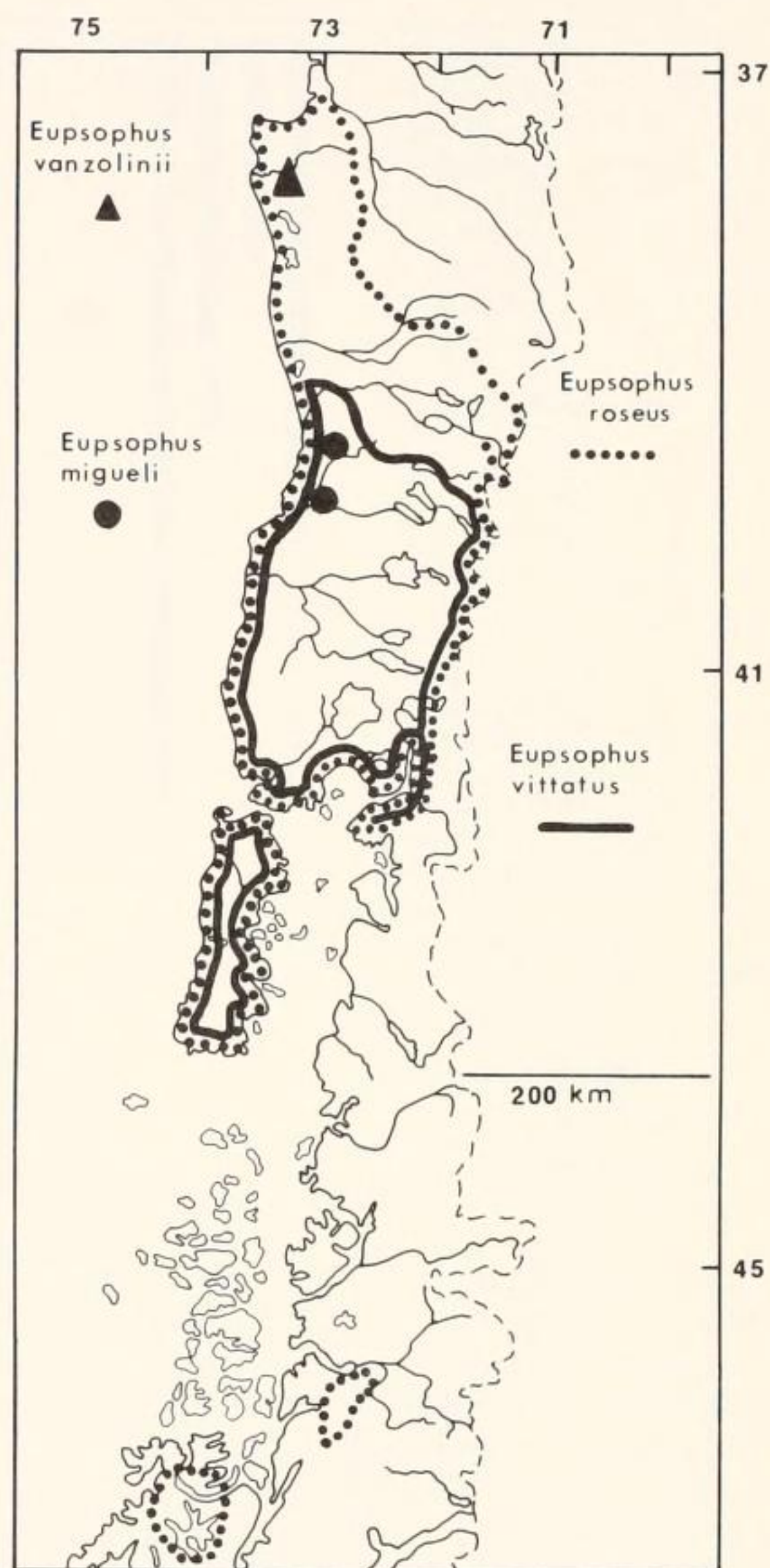


FIG. 14:5. Patrón de distribución de las especies del género *Eupsophus* en el sur de Chile.

Distribution pattern of the species of *Eupsophus* in southern Chile.

Altitudinalmente los anfibios llegan hasta los 1000 m; sin embargo *Pleurodema thaul*, *Bufo variegatus* y *Bufo chilensis* pueden alcanzar hasta los 2000 m. Es posible también que la temperatura sea un factor limitante en la distribución altitudinal de los anfibios. La figura 14:16 muestra el patrón de distribución altitudinal de los anfibios del bosque temperado.

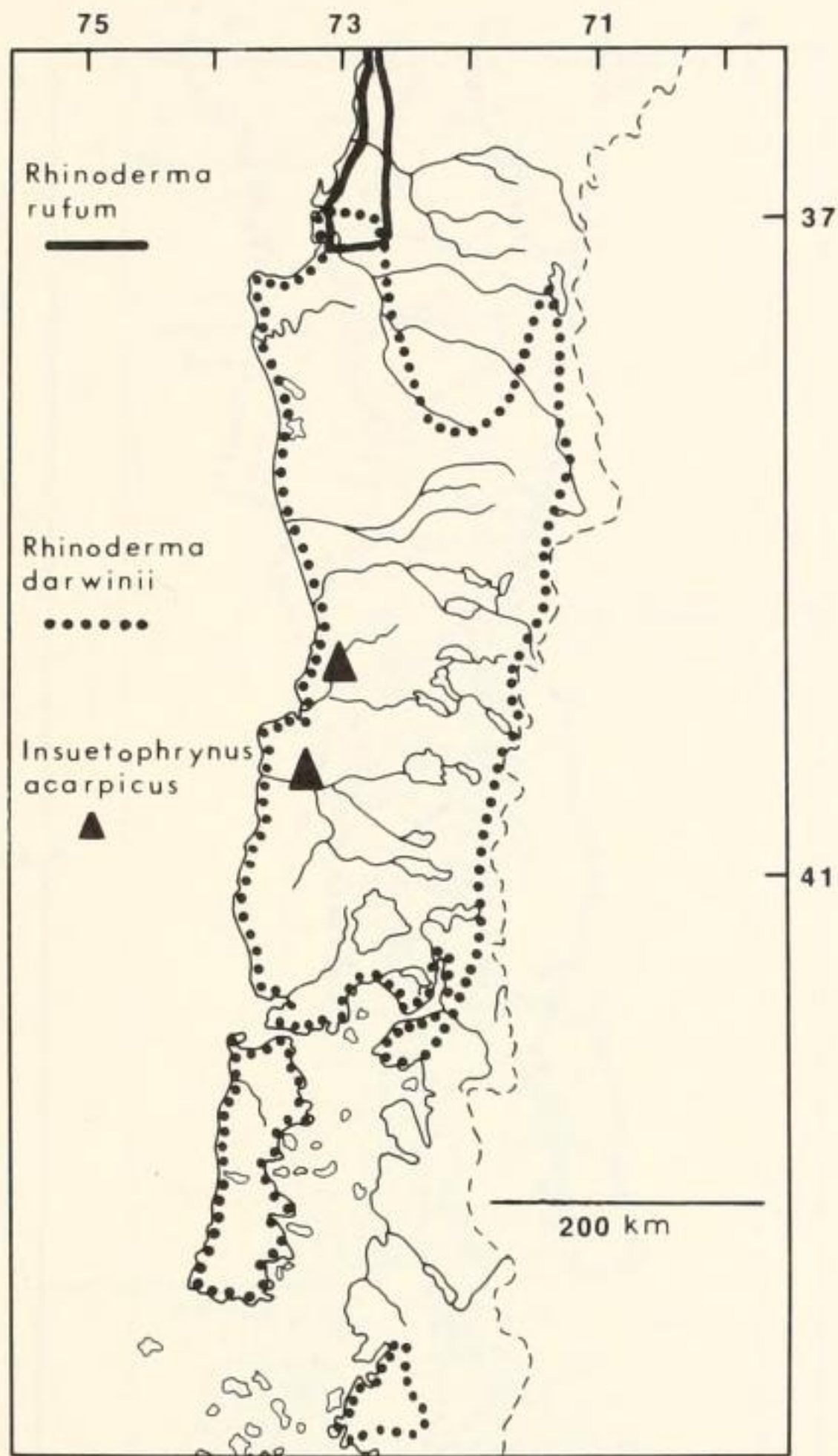


FIG. 14:6. Patrones de distribución de las especies de los géneros *Rhinoderma* y *Insuetophrynus* en el sur de Chile.

Distribution patterns of species of *Rhinoderma* and *Insuetophrynus* in southern Chile.

ECOLOGÍA DE LA HERPETOFAUNA

La mayoría de las especies de anuros vive en el piso del bosque, ya sea entre la vegetación (*Rhinoderma*, *Batrachyla*), la hojarasca (*Eupsophus*) y bajo troncos en descomposición o piedras (*Bufo*, *Alsodes*). *Telmatobufo* e *Insuetophrynus* está asociados a ambientes acuáticos de tipo lótico mientras *Caudiverbera* está en cuerpos de agua de tipo léntico. A pesar de la abundante vegetación que existe en el bosque austral no hay especies arbóreas; sin embargo en forma ocasional se han encontrado a algunos individuos de *Hy-*

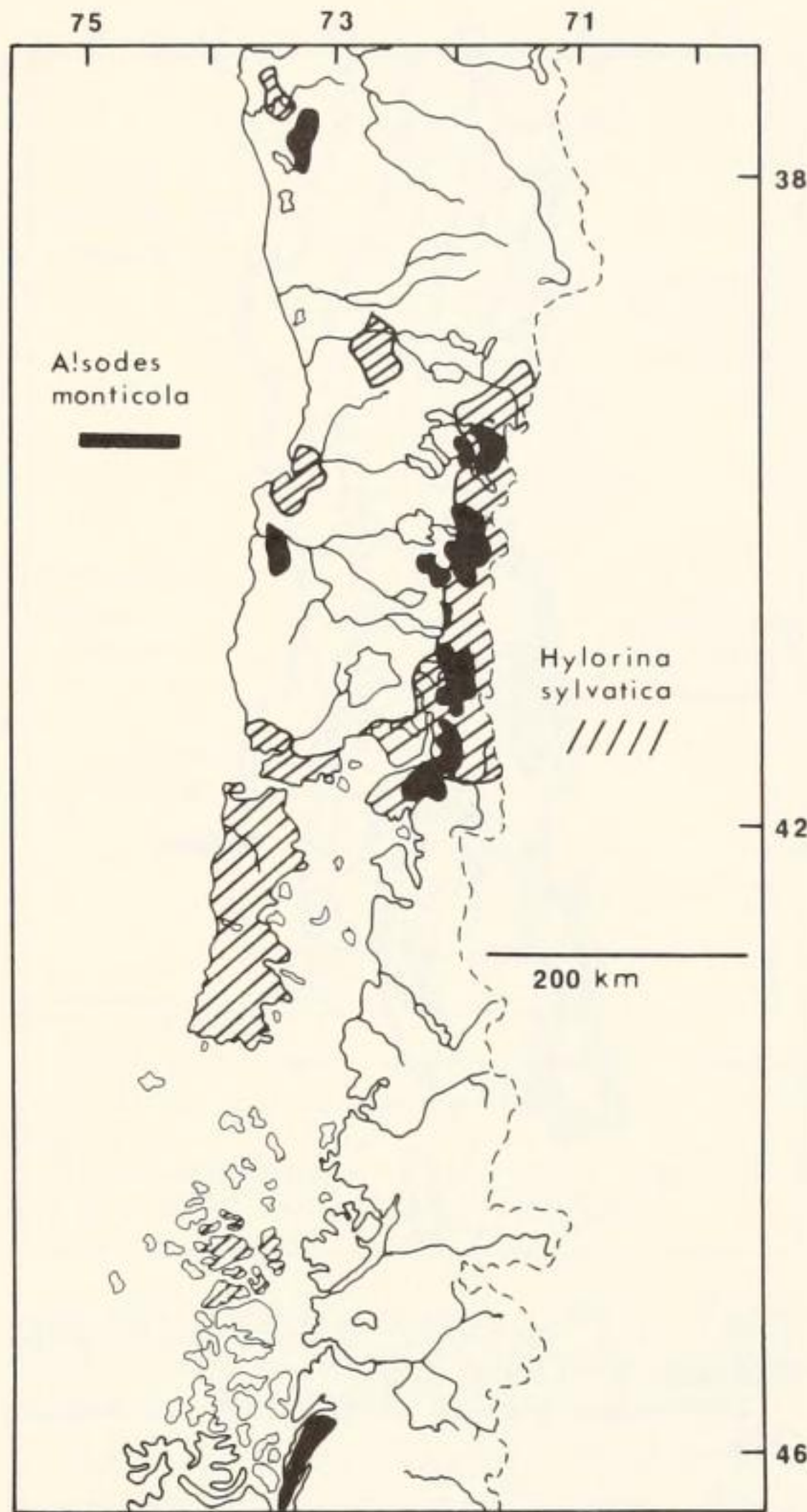


FIG. 14:7. Patrones de distribución de *Hylorina sylvatica* y *Alsodes monticola* en el sur de Chile.

Distribution patterns of *Hylorina sylvatica* and *Alsodes monticola* in southern Chile.

lorina sylvatica y *Batrachyla leptopus* (Busse, 1971) sobre ramas o troncos. *Pleurodema thaul* vive bajo troncos o piedras y también en lugares con fuerte intervención humana.

La mayoría de los saurios del género *Liolaemus* tiene hábitos trepadores y se encuentran especialmente en los arbustos del sotobosque (*Liolaemus pictus*, *Liolaemus cyanogaster*, *Liolaemus chilensis* y *Liolaemus tenuis*). *Liolaemus monticola villaricensis* vive preferentemente en las rocas y campos de lava de la Cordillera de los Andes (Hellmich, 1934). *Pristidactylus torquatus* es según

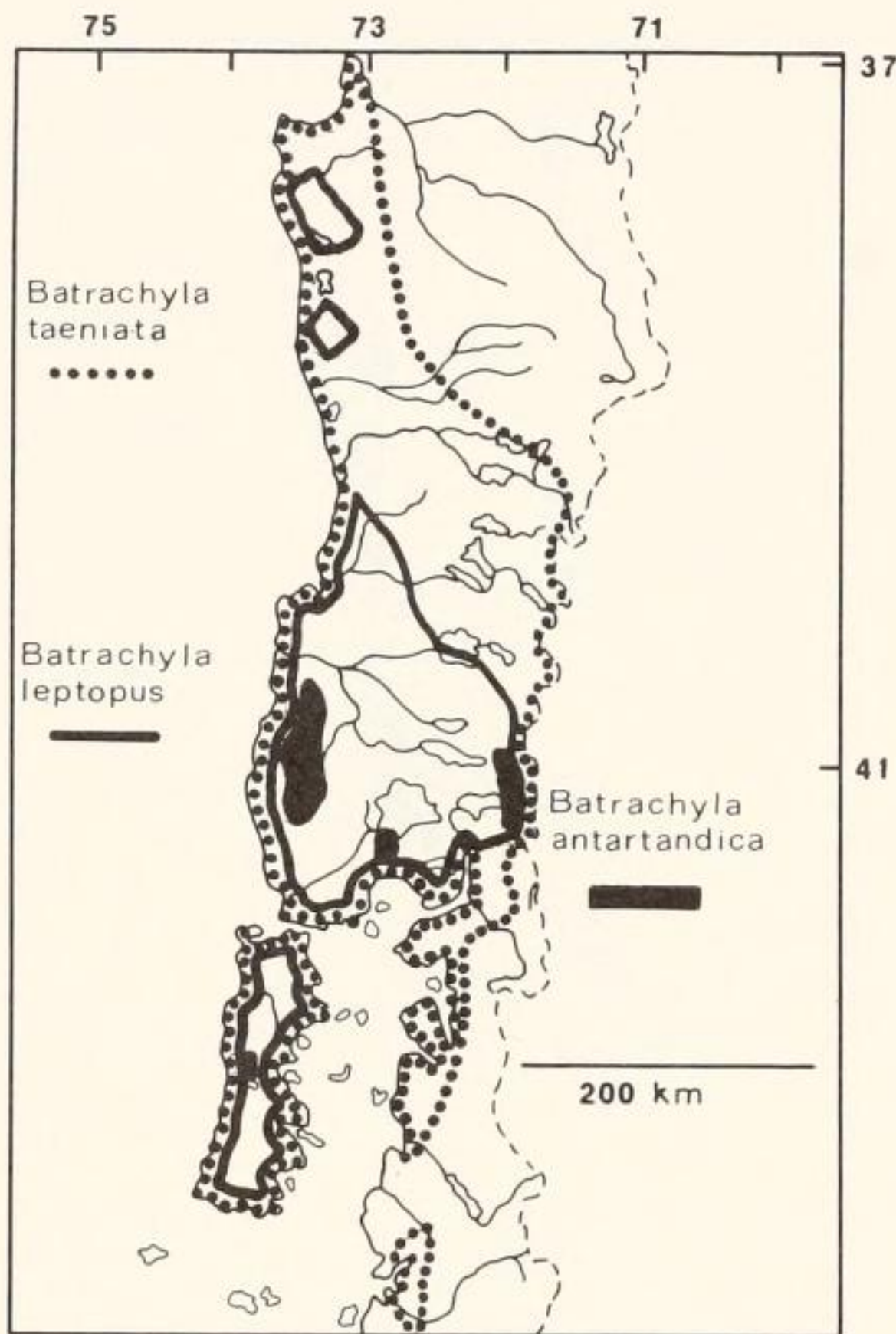


FIG. 14:8. Patrones de distribución del género *Batrachyla* en el sur de Chile.

Distribution patterns of *Batrachyla* in southern Chile.

Donoso-Barros (1966) un lagarto que trepa en los troncos de los árboles del género *Nothofagus*. *Alsophis chamissonis* y *Tachymenis chilensis* son dos serpientes que viven en los lugares más secos del bosque; sin embargo la última especie puede también ser encontrada en lugares con mucha humedad.

No existen antecedentes suficientes para trazar un cuadro detallado sobre la alimentación de la herpetofauna del bosque austral. Los pocos datos disponibles permiten decir solamente que no hay animales altamente especializados en la alimentación.

Rhinoderma darwinii se alimenta de insectos (Schneider, 1930) lo mismo que *Telmatobufo venustus* (Schmidt, 1952). Rybertt y Daniel (1976) determinaron que *Eupsophus vittatus* y *Eupsophus roseus* se alimen-

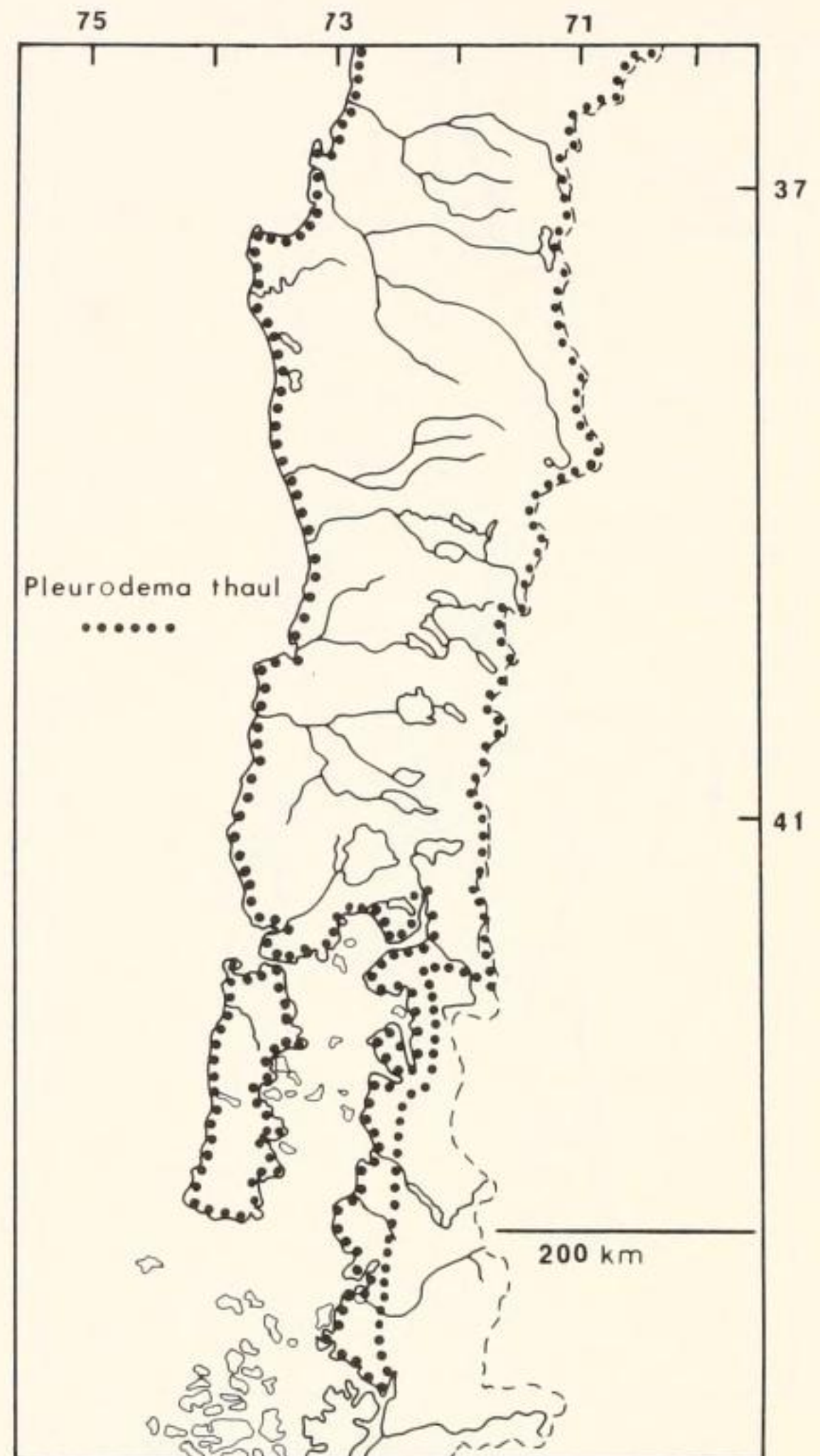


FIG. 14:9. Rango de distribución de *Pleurodema thaul* en el sur de Chile.

Range of distribution of *Pleurodema thaul* in southern Chile.

tan de insectos, larvas, ácaros, caracoles, escorpiones, pseudoescorpiones y oligoquetos. *Caudiverbera caudiverbera* come especialmente peces, batracios, larvas de insectos, crustáceos (*Aegla*) y hasta pájaros y pequeños mamíferos (Lira, 1946; Cei, 1962a).

La mayoría de los lagartos que habitan el bosque temperado tiene hábitos insectívoros, pero en *Liolaemus monticola villaricensis* se han detectado hábitos de herbivoría (Donoso-Barros, 1966). *Alsophis chamissonis* se alimenta especialmente de lagartijas de género *Liolaemus* y roedores (*Octodon degus* y *Mus*

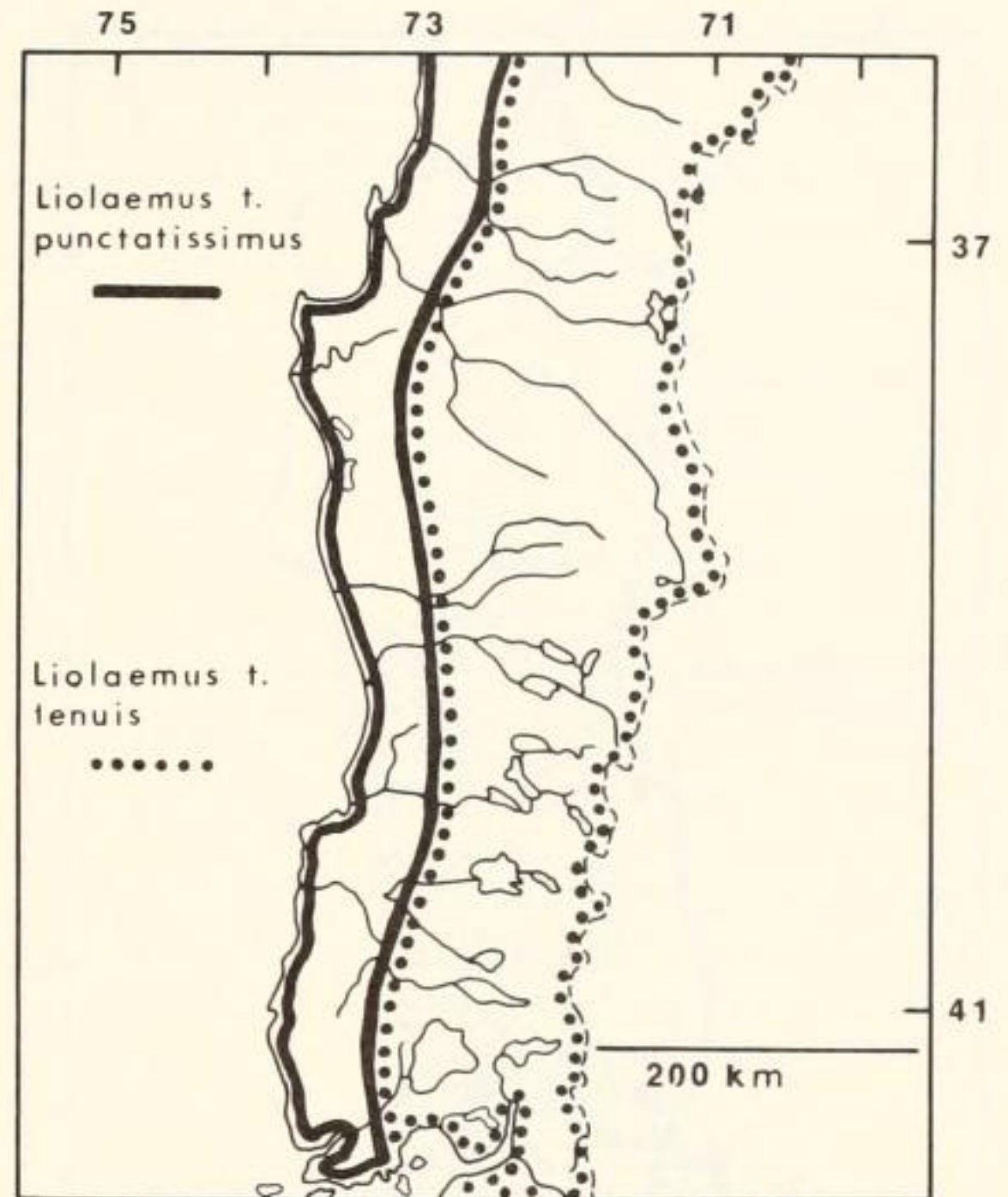
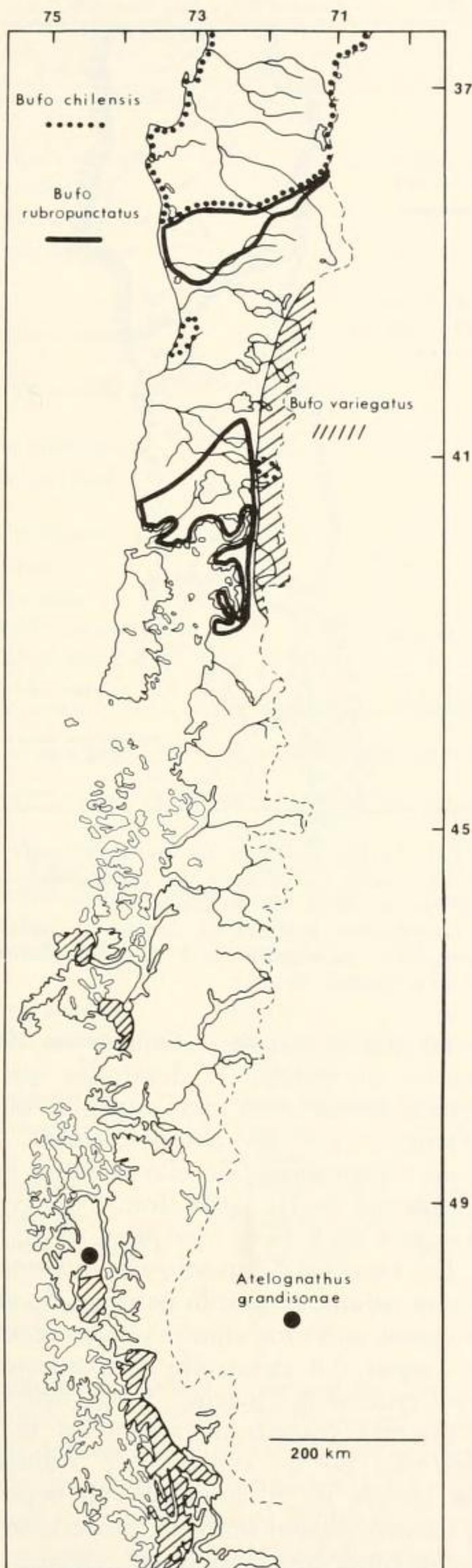


FIG. 14:11. Patrón distribucional de *Liolaemus tenuis tenuis* y *L. t. punctatissimus* en el sur de Chile.

Distribution pattern of *Liolaemus tenuis tenuis* and *L. t. punctatissimus* in southern Chile.

musculus) (Donoso-Barros, 1966). *Tachymenis chilensis* también consume grandes cantidades de saurios (*Liolaemus*).

La época de reproducción de anuros del bosque es relativamente conocida. En la Tabla 14:3 se indica la época del año en la cual los machos cantan y muestran callosidades sexuales. Los anfibios de estos biotopos ponen sus huevos ya sea en la tierra, en condiciones de semi-sumergimiento o directamente en el agua. En la Tabla 14:4 se muestra el lugar de ovipostura de cada especie, la forma del "cluster," el número de huevos y su diámetro.

En los últimos años ha habido un fuerte

FIG. 14:10. Patrones distribucionales de las especies del género *Bufo* y *Atelognathus grandisonae* en el sur de Chile.

Distribution patterns of the species of *Bufo* and *Atelognathus grandisonae* in southern Chile. (observación personal)

⁵ See footnote 4, p. 389.

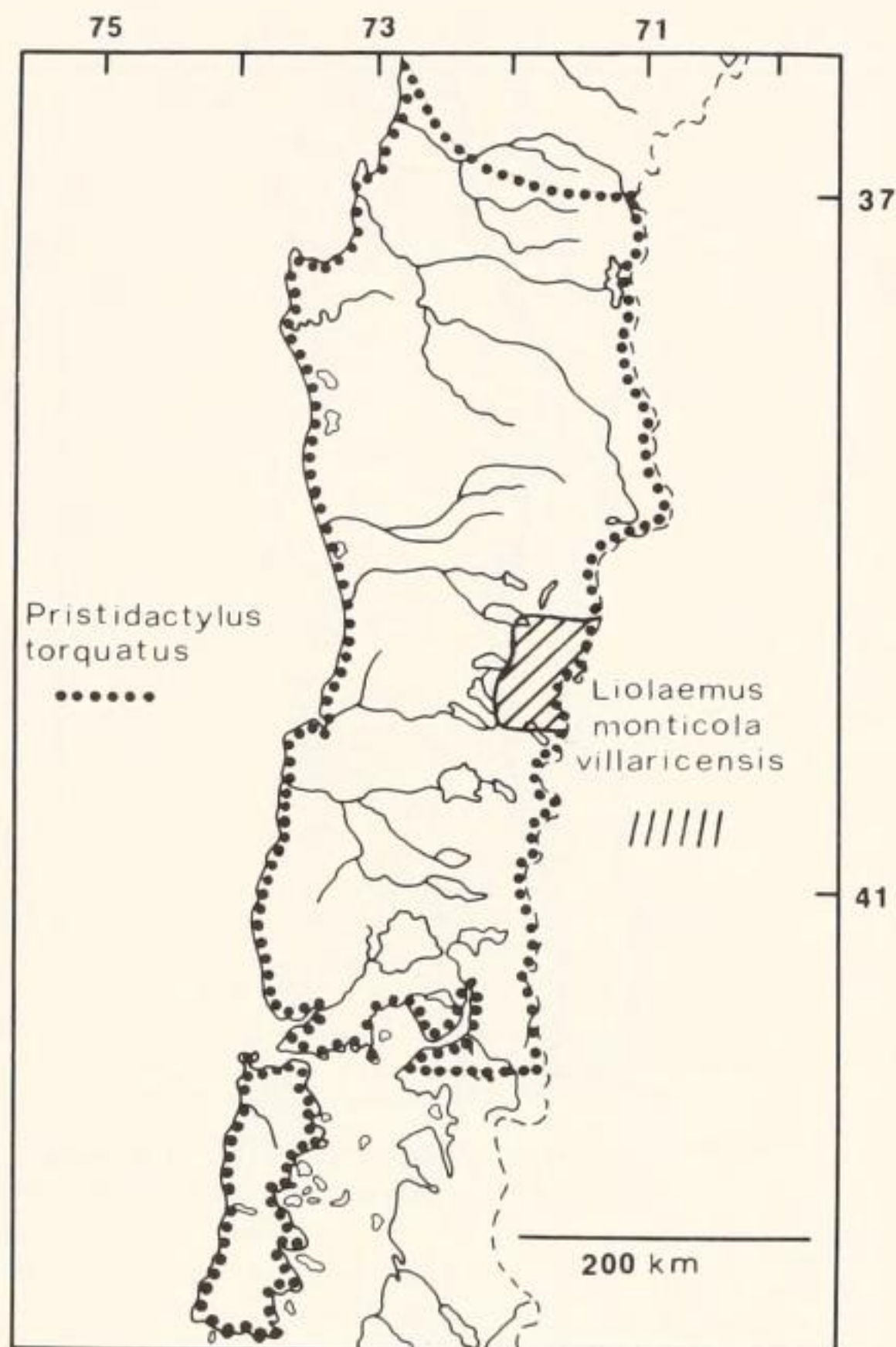


FIG. 14:12. Patrones de distribución de *Pristidactylus torquatus* y *Liolaemus monticola villaricensis* en el sur de Chile.

Distribution patterns of *Pristidactylus torquatus* and *Liolaemus monticola villaricensis* in southern Chile.

aumento en el conocimiento del desarrollo embrionario y larvario de sapos y ranas del bosque. En la Tabla 14:5 aparece la duración del período embrionario y larvario de algunos batracios del sur de Chile. La mayoría de las especies de anuros presentan larvas del tipo generalizado de Orton (1953); sin embargo existen también otros tipos larvarios adaptados a ambientes especiales. *Telmatobufo australis* posee un renacuajo adaptado a vivir en aguas frías y torrentosas, su boca tiene forma de ventosa y por medio de ella se adhiere a las piedras (Formas, 1972). La larva de *Caudiverbera caudiverbera* vive en grandes cuerpos de aguas abiertas y su cuerpo está adaptado a estos ambientes nectónicos. Su forma es redondeada, las aletas son altas y la punta

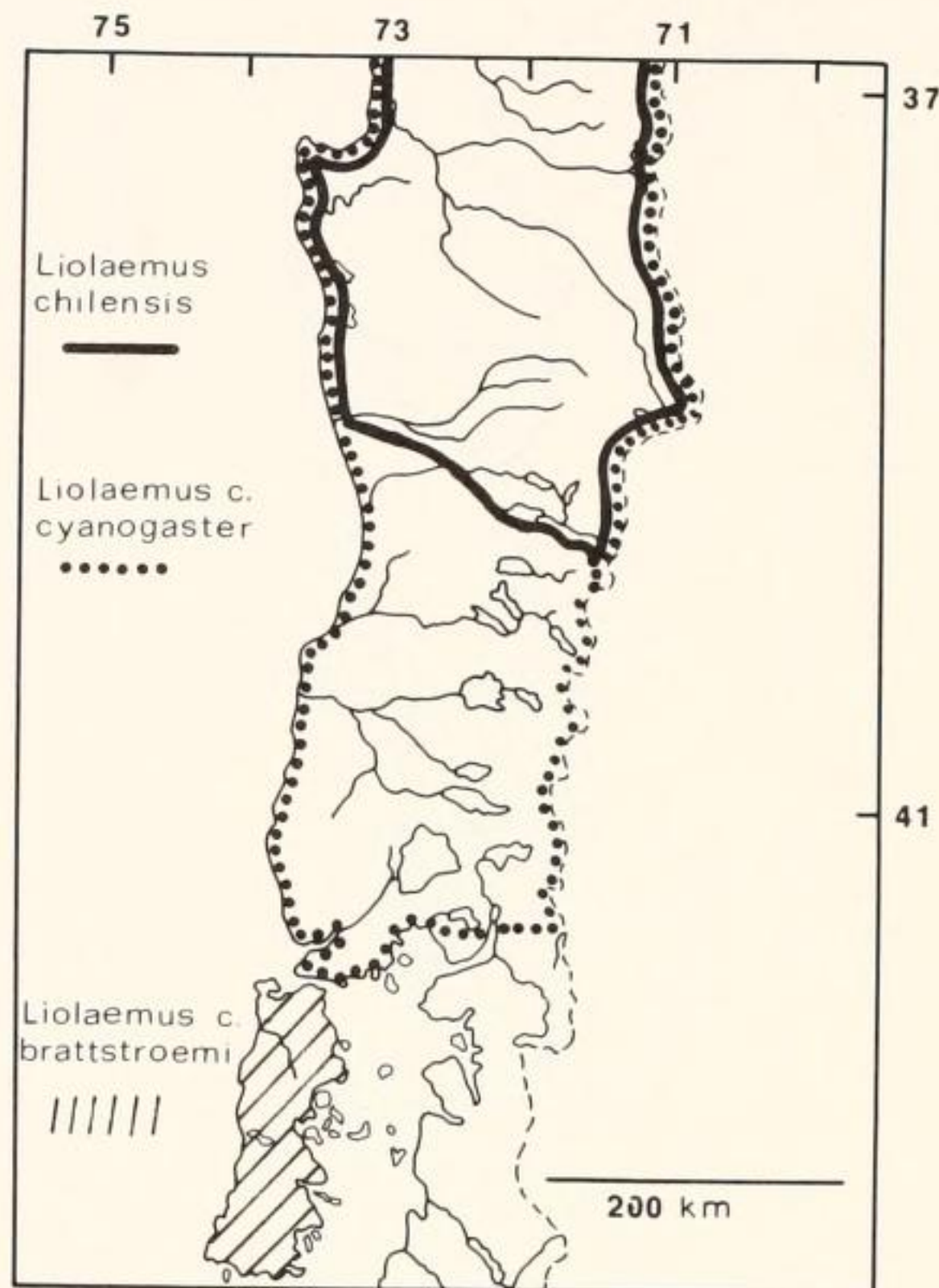


FIG. 14:13. Patrones de distribución de *Liolaemus chilensis*, *L. cyanogaster cyanogaster* y *L. c. brattstroemi* en el sur de Chile.

Distribution patterns of *Liolaemus chilensis*, *L. cyanogaster cyanogaster* and *L. c. brattstroemi* in southern Chile.

de la cola es afilada. *Rhinoderma darwinii* muestra un patrón de desarrollo que tiene fuertes desviaciones del esquema corriente presentado por los anuros (Noble, 1931). Como consecuencia de ello la larva muestra reducciones en las aletas, forma del cuerpo y estructura de la boca (Jorquera, et al., 1972).

Las especies del género *Rhinoderma* (*darwinii* y *rufum*) muestran patrones de desarrollo únicos entre los anuros ya que algunas de las etapas del desarrollo transcurren en la bolsa gular del macho. En la figura 14:17 se muestra comparativamente los ciclos de desarrollo de las especies de *Rhinoderma*. Los huevos de *R. darwinii* son depositados en terreno vegetal húmedo; posteriormente el macho toma con la boca los jóvenes embriones y los introduce en la bolsa bucal dentro de la cual se realiza el resto del desarrollo

TABLA 14:3.—Meses del Año Durante los cuales los Machos de las Especies Listadas Cantan y Muestran Callosidades Sexuales (O = canto, X = callosidades sexuales, A = ambos).

Especies	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Autores
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	X	--	--	--	--	--	--	A	A	A	--	--	(Cei, 1962a; Duellman, com. pers.)
<i>Telmatobufo venustus</i>	--	--	--	--	--	--	--	X	--	--	--	--	(Péfaur, 1971)
<i>Eupsophus roseus</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	A	A	--	--	(Formas y Pugin, 1978)
<i>Eupsophus vittatus</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	A	A	(Formas, observación personal)
<i>Batrachyla leptopus</i>	X	A	A	A	--	--	--	--	--	--	--	--	(Barrio, 1967a; Busse, 1971; Formas, 1976; Duellman, com. pers.)
<i>Batrachyla taeniata</i>	--	A	A	A	--	--	--	--	--	--	--	--	(Busse, 1971; Formas, observación personal)
<i>Batrachyla antartandica</i>	A	A	O	--	--	--	--	--	--	--	--	O	(Barrio, 1967a; Formas y Pugin, 1971; Formas, 1976)
<i>Hylorina sylvatica</i>	A	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	(Barrio, 1967b)
<i>Pleurodema thaul</i>	X	--	--	--	--	--	--	A	A	A	A	--	(Cei, 1962a; Duellman, com. pers.)
<i>Alsodes monticola</i>	X	X	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	(Formas, observación personal)
<i>Bufo chilensis</i>	--	--	--	--	--	--	--	X	X	X	--	--	(Cei, 1962a)
<i>Bufo variegatus</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	X	--	(Formas y Pugin, 1978)
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	X	X	X	--	--	--	--	--	--	--	--	--	(Barrio, 1970)
<i>Rhinoderma darwinii</i>	--	--	--	--	--	--	--	--	O	O	O	O	(Cei, 1962a)
<i>Rhinoderma rufum</i>	--	--	--	--	--	--	O	--	--	--	--	--	(Formas et al., 1975)

TABLA 14:4.—Lugar de Ovipostura, Forma del Cluster, Número y Diámetro de los Huevos de los Anuros Listados.

Especies	Lugar de ovipostura	Forma del cluster	Número de huevos	Diámetro de huevos (mm)	Autores
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	Aguas lénti-	Globular	1000-10000	2.7-3.1	(Jorquera e Izquierdo, 1964; Cabrera, 1977)
<i>Batrachyla leptopus</i>	Orilla del agua-en tierra	Racimo	93	3.0-8.3	(Formas, 1976)
<i>Batrachyla taeniata</i>	En tierra	Racimo	167-399	1.6-1.8	(Capurro, 1958; Formas, 1976)
<i>Batrachyla antartandica</i>	Musgo húmedo-orilla agua	Racimo	28-56	3.0-4.0	(Formas y Pugin, 1971)
<i>Hylorina sylvatica</i>	Orilla del agua	Globular	480	2.0	(Barrió, 1967b)
<i>Pleurodema thaul</i>	Vegetación acuática	Globular	-----	1.4	(Cei, 1962a; Izquierdo y Pereda, 1964)
<i>Bufo chilensis</i>	Orilla del agua	Acintada	-----	2.0-2.5	(Cei, 1962a)
<i>Bufo variegatus</i>	Orilla del agua	Acintada	350-450	2.1-2.5	(Formas y Pugin, 1978)
<i>Rhinoderma darwinii</i>	Vegetación húmeda	Racimo	30-40	4.0	(Wilhelm, 1927; 1932; Jorquera et al., 1972)
<i>Rhinoderma rufum</i>	Vegetación	Racimo	12-24	2.5	(Formas et al., 1975)

embrionario y todo el desarrollo larvario (Wilhelm, 1927; 1932). *Rhinoderma rufum* también deposita los huevos en terreno vegetal húmedo, el macho introduce los jóvenes embriones en la bolsa bucal dentro de la cual se hace el resto del período embrionario y las primeras etapas larvianas. Posteriormente el macho expulsa al agua a los jóvenes rena-

cuajos; los cuales se metamorfosean en este medio (Formas et al., 1975).

HISTORIA DE LA HERPETOFAUNA

La historia de la herpetofauna de los bosques australes de Sudamérica puede ser inferida a partir de algunos fósiles presentes en

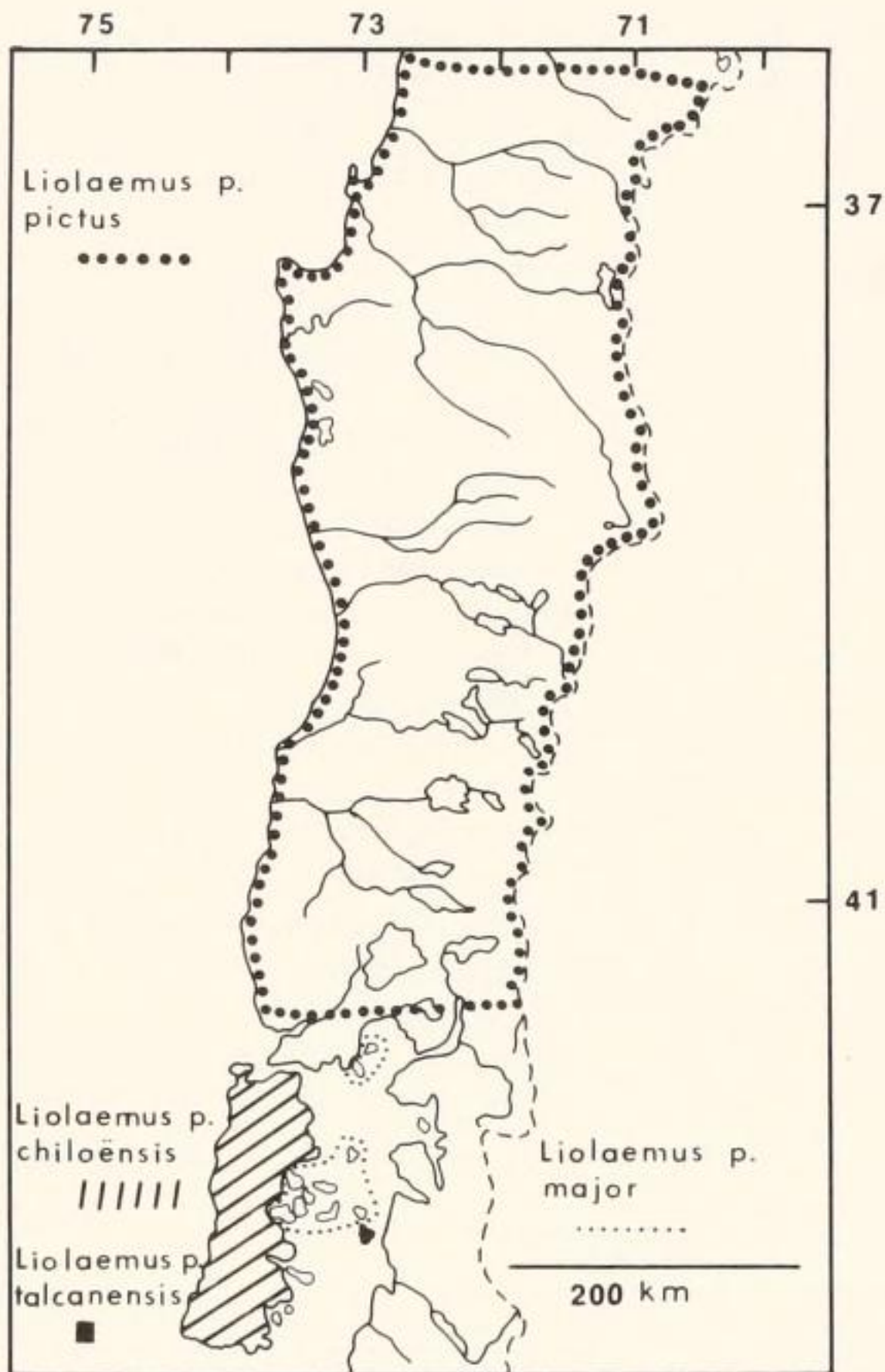


FIG. 14:14. Patrones de distribución de *Liolaemus pictus pictus*, *L. p. chiloensis*, *L. p. major* y *L. p. talcanensis* en el sur de Chile.

Distribution patterns of *Liolaemus pictus pictus*, *L. p. chiloensis*, *L. p. major* and *L. p. talcanensis* in southern Chile.

la Patagonia, de las relaciones de los diferentes taxa y de los patrones actuales de distribución.

Caudiverbera (Schaeffer, 1949) y algunas formas relacionadas, tales como *Gigantobatrachus* (Casamiquela, 1963) y *Eophractus* (Schaeffer, 1949) han sido reportadas en el Terciario Inferior de la Patagonia. Hecht (1963) indica que *Eophractus* (Eoceno inferior) y *Gigantobatrachus* (Mioceno superior) son parte de una simple línea filética del género *Caudiverbera*; sin embargo Lynch (1971) considera a *Eophractus* y *Gigantobatrachus* como sinónimos de *Caudiverbera*. Para este género el autor anteriormente citado reconoce dos especies: *Caudiverbera casa-*

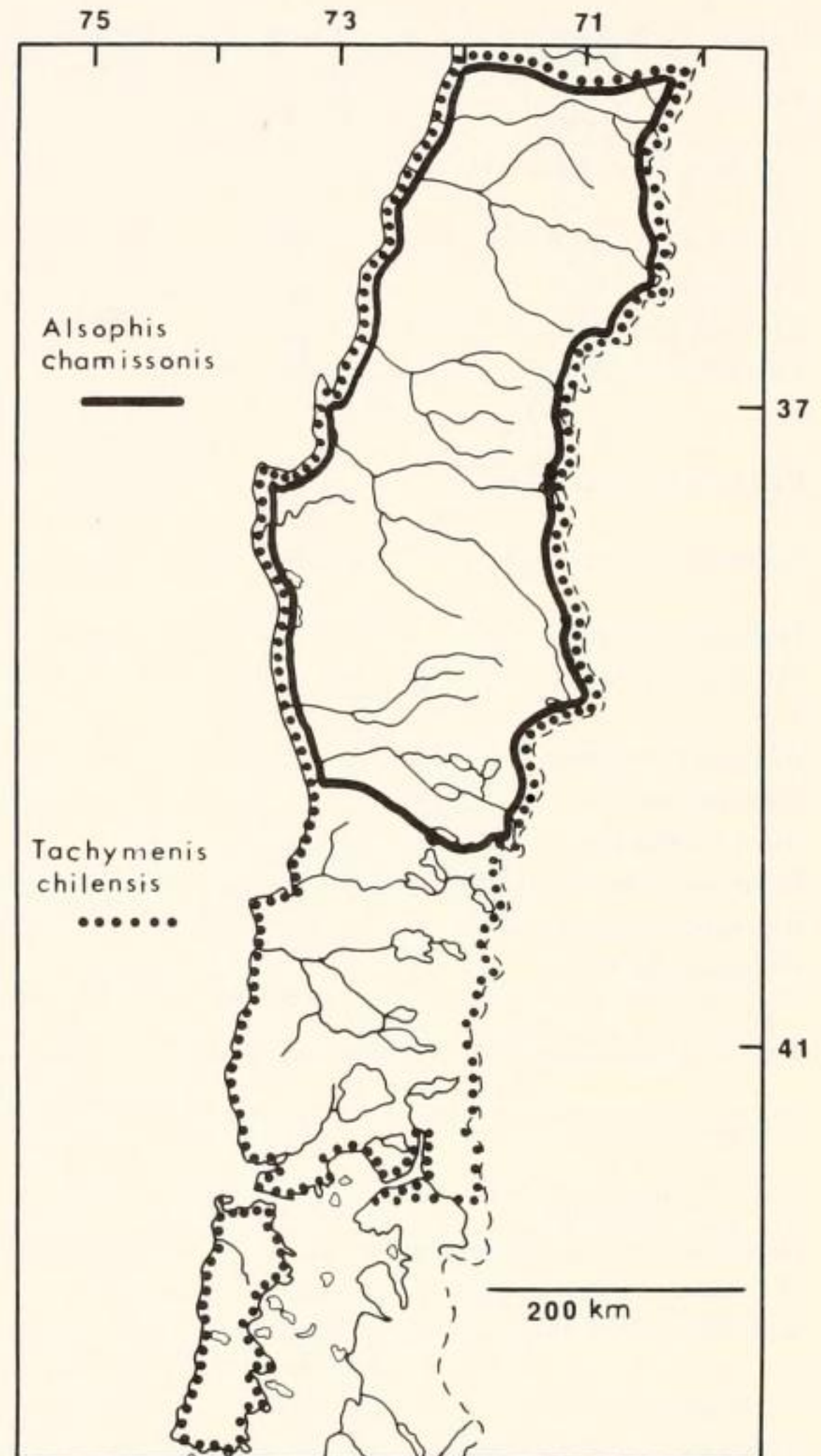


FIG. 14:15. Rango de distribución de *Alsophis chamissonis* y *Tachymenis chilensis* en el sur de Chile.

Range of distribution of *Alsophis chamissonis* and *Tachymenis chilensis* in southern Chile.

mayorensis (Eoceno) y *Caudiverbera caudiverbera* la cual se encuentra hoy en los bosques del sur de Chile y en los estratos del Oligoceno y Mioceno de la Patagonia.

Dentro de las ranas de la familia Leptodactylidae, *Caudiverbera* parece ser un género muy divergente y en base a sus caracteres osteológicos Reig (1960) propuso una nueva subfamilia (Calyptocephalellinae). Cei (1970) analiza desde el punto de vista serológico las relaciones de este género y propone una probable separación de él a par-

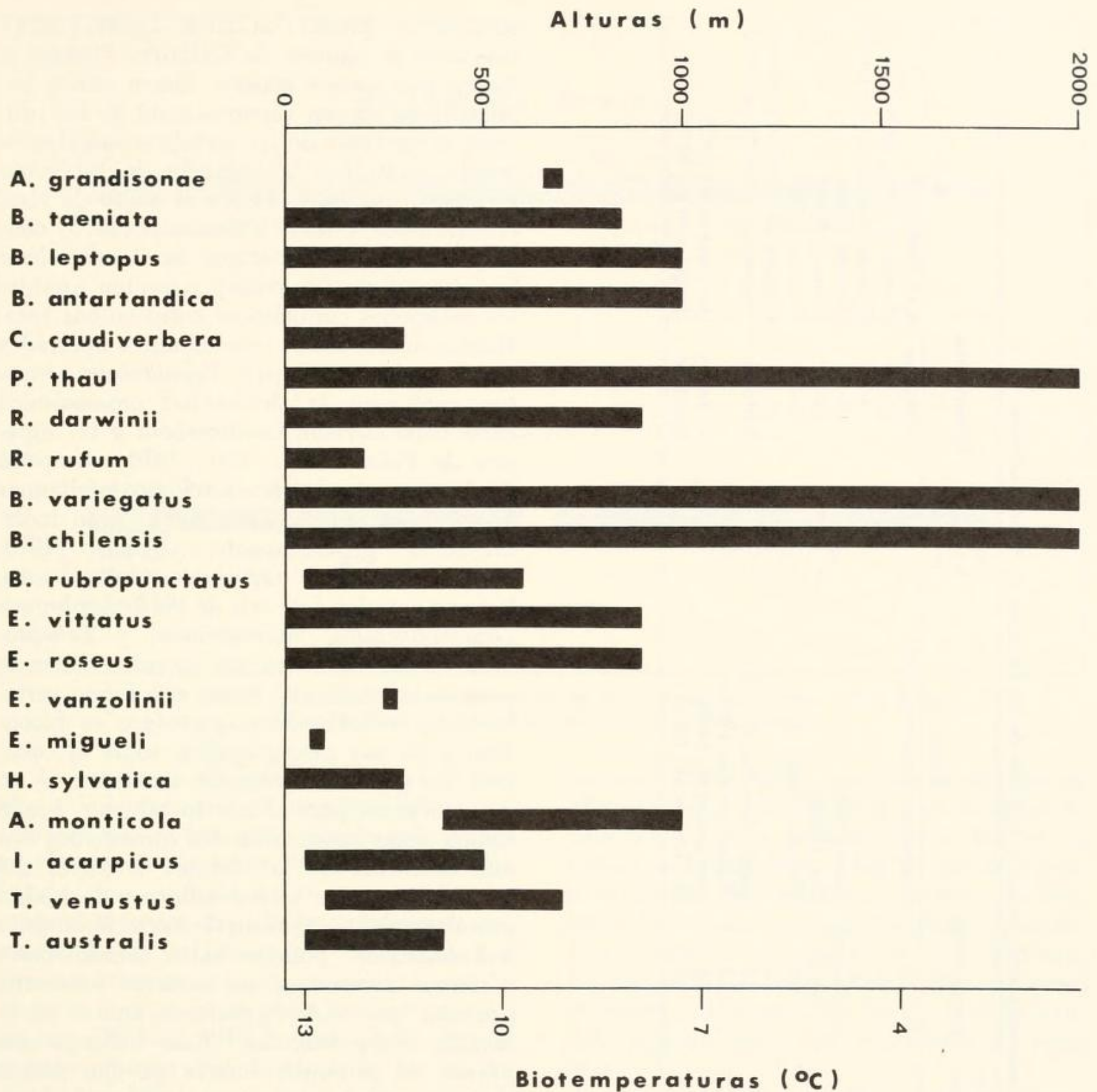


FIG. 14:16. *Distribución altitudinal de los anuros del bosque austral.*
Altitudinal distribution of anurans in the austral forest.

tir de un tronco prototelmatobino o protoleptodactilino. Por otra parte, este autor señala que *Caudiverbera* representa una línea evolutiva aparte y su rango de tribu monotípica parecería aceptable. Lynch (1978) crea la tribu Calyptocephalellini y en ella incluye a *Caudiverbera* y *Telmatobufo*. Heyer (1975) hace un análisis cladístico de los leptodactílicos basándose en caracteres derivados. En tres cladogramas presentados por este autor, *Caudiverbera* aparece más cerca de los escuer-

zos de la familia Ceratophrynidae que de los anuros de la subfamilia Telmatobiinae (Leptodactylidae). La ubicación de *Telmatobufo* y *Caudiverbera* en una tribu común se basa en gran medida en las afinidades que estos dos géneros presentan. Schmidt (1952) sugiere que *Telmatobufo* estaría muy relacionado con *Telmatobius*, un género con el cual este autor estaba muy familiarizado. Gallardo (1962a) considera que *Telmatobufo* y *Caudiverbera* estarían muy relacionados, pero no

TABLA 14:5.—Duración del Período de Desarrollo Embrionario y Larvario de las Especies de Anuros Listadas.

Especies	Desarrollo embrionario		Período larvario		Autor
	(días)	Temperatura °C	(meses)	Temperatura °C	
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	20	18	24	Ambiente 13-20	(Ceí, 1962a) (Formas y Pugin, 1978)
<i>Eupsophus roseus</i>	---	---	1	15	(Formas, observación personal)
<i>Eupsophus vittatus</i>	---	---	1	15	(Formas, 1976)
<i>Batrachyla leptopus</i>	11	Ambiente	7	15-20	(Formas, 1976)
<i>Batrachyla taeniata</i>	20	18-19	7	12-18	(Formas, 1976)
<i>Batrachyla antartandica</i>	10	18	7	12-19	(Formas, 1976)
<i>Hylorina sylvatica</i>	---	---	12	12-18	(Formas, observación personal)
<i>Pleurodema thaul</i>	8	18	3	Ambiente	(Formas, observación personal)
<i>Bufo chilensis</i>	10.4	18	---	---	(Jorquera et al., 1972)
<i>Rhinoderma darwini</i>	20	18	1.4	Ambiente	(Jorquera et al., 1974)
<i>Rhinoderma rufum</i>	21	18	4	Ambiente	(Jorquera et al., 1974)

sustenta su opinión con datos. Lynch (1971) comparte la opinión de Gallardo (1962a) e indica que ambos géneros tienen varios caracteres en común (acortamiento de los procesos transversos de las vértebras sacrales, la pupila vertical y la ausencia de tubérculo metatarsal interno). Desde el punto de vista cromosómico, Formas y Espinoza (1975) concluyeron que los cariotipos de *Caudiverbera* y *Telmatobufo (australis)* permiten establecer relaciones cariológicas entre ambos taxa. Nuevos antecedentes cromosómicos aportados por Venegas (1975) para *Telmatobufo venustus*, confirman la similitud cromosómica entre *Caudiverbera caudiverbera* y las especies de *Telmatobufo*. Ceí (1970) demostró desde un punto de vista serológico preliminar que *Telmatobufo* y *Telmatobius* eran indistinguibles genéricamente. Lynch (1976; 1978) encontró una importante similitud entre la parte anterior del coxis de *Batrachophrynus (brachydactylus, macrostomus)* y *Telmatobufo (venustus)*. Las dos especies tienen la parte anterior de este hueso con forma vertebral. La articulación sacrocoxígea es bicondilar y no hay precigoapófisis sobre el coxis, pero se presentan procesos trasversos y un gran foramen para el nervio espinal. Según Lynch, estas estructuras son consistentes con una delección de la vértebra a través del sacro. Si esto es cierto, entonces se podría postular que los ancestros de *Batrachophrynus* y *Telmatobufo* podrían haber tenido nueve vértebras presacrales, un carácter solamente presente hoy en los primitivos anuros de la familia *Leiopelmatidae*. Este hallazgo nos parece de particular interés ya que podría ser un punto de apoyo para sostener la hipótesis de Savage (1973) quien plantea que las ranas de la familia *Leptodactylidae* se habrían originado en los bosques temperados de Sudamérica, a partir de un ancestro leiopelmato-leptodactiloídeo en el Jurásico temprano. La presencia de *Vieraella herbstii* en el Jurásico de Santa Cruz, Argentina y de *Notobatrachus degiustoi* en el Jurásico de la Patagonia Argentina, parecen también reforzar la hipótesis de Savage (1973) ya que ambas formas fósiles han sido relacionadas por Estes y Reig (1973) con las primitivas ranas de la familia *Leiopelmatidae*.

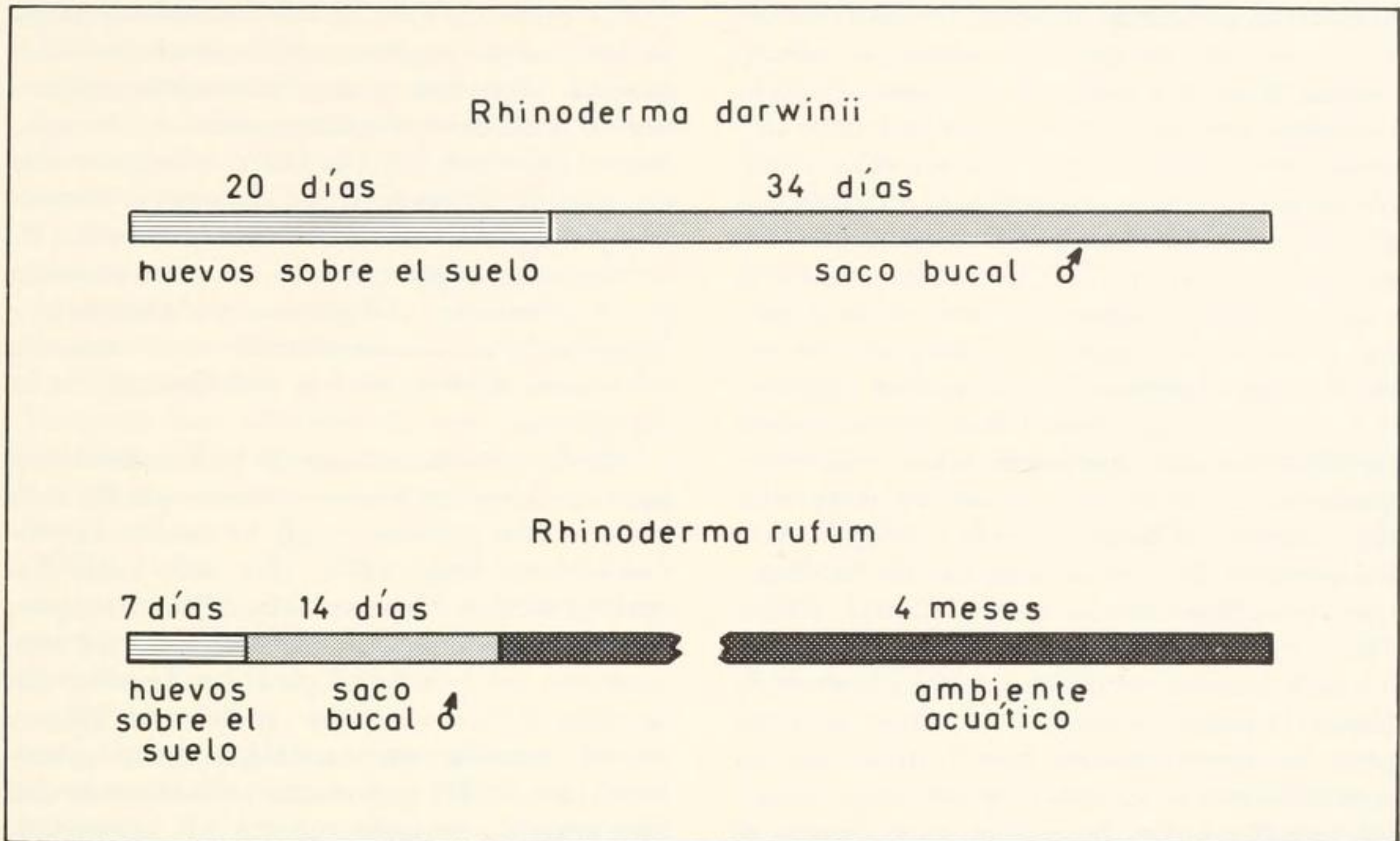


FIG. 14:17. Modalidades de desarrollo de las dos especies del género *Rhinoderma*.
Modes of development in the two species of *Rhinoderma*.

La presencia de *Caudiverbera* en el Terciario de la Patagonia sugiere que estas ranas tuvieron una distribución pasada más amplia en el extremo sur del continente. Esta distribución fue probablemente restringida durante el Mioceno, cuando las condiciones que mantenían la existencia del bosque austral (vientos del oeste) desaparecieron en los sectores orientales de la Cordillera de los Andes (Solbrig, 1976). En Chile, la Ingresión Marina del Mioceno y las glaciaciones del Pleistoceno deben haber afectado profundamente la distribución de *Caudiverbera* y *Telmatobufo*. Estos cambios actuaron posiblemente de manera distinta sobre las especies de estos géneros ya que ambos ocupan ambientes acuáticos diferentes. La entrada del mar entre los paralelos 37 y 41 ocupó todos los ambientes lénticos y por lo tanto las poblaciones de *Caudiverbera* allí existentes desaparecieron. Sin embargo, más allá de los límites de la Ingresión Marina deben haber permanecido poblaciones aisladas de *Caudiverbera*, las cuales después de la retirada del mar reocuparon su distribución

original. Illies (1970) postuló que durante el Mioceno hubo hacia el oeste gran cantidad de islas semejantes a las que existen hoy en la región de los canales. Estas masas de tierra, posiblemente de carácter montañoso, podrían haber albergado especies adaptadas a ambientes acuáticos de tipo lótico. Por lo tanto, las especies de *Telmatobufo* que muestran profundas adaptaciones a los arroyos de montaña podrían haber sido habitantes de estas islas.

Las glaciaciones del Pleistoceno cubrieron toda el área que está al sur del paralelo 41 (Vuilleumier, 1971) y el Valle Central hasta la latitud de Santiago (Brüggen, 1950). Sin embargo, al sur del paralelo 41, la expansión glacial parece no haber cubierto totalmente la región como lo indica Vuilleumier (1971). Brüggen (1948) para explicar la expansión de los bosques en los períodos postglaciales de esta región, supone la existencia de refugios de *Nothofagus* sobre los glaciares del Pleistoceno. A partir de estos refugios boscosos, ubicados sobre la capa de hielo, se habría producido un repoblamiento del bos-

que original cuando el hielo desapareció. Si se supone que los glaciares subrieron toda la región al sur del paralelo 41, como ha sido indicado por Vuilleumier, es difícil entender entonces la presencia de anuros tales como *Hylorina sylvatica*, *Batrachyla antartandica* (Atalah y Sielfeld, 1976) y *Atelognathus grandisonae* (Lynch, 1975a) en las islas de la región de los canales e islas del sur de Chile. La presencia de anuros en las regiones anteriormente mencionadas, se podría explicar, si se considera que hubo refugios boscosos de *Nothofagus* que quedaron sobre los hielos glaciares. Por otro lado, si las regiones occidentales de la Cordillera de la Costa, al norte del paralelo 41 y hasta la latitud de Santiago, quedaron libres de la acción glacial (Illies, 1970), es posible que los bosques ubicados en los faldeos occidentales de la Cordillera de la Costa, hayan sido también refugios costeros para las herpetofaunas que existían en esa área. En esta situación, es posible que la acción de los hielos haya desplazado hacia el norte los bosques haciéndolos llegar a una latitud mayor que la que actualmente ocupan. Reiche (1934) y Auer (1960) han dado ejemplos de plantas que indican que el bosque austral tuvo una expansión más norteña (30°S) que la que tienen actualmente. La presencia de *Batrachyla taeniata*, anuro típico del sur de Chile, en los bosques relictos de la provincia de Valparaíso (Quintero) (Capurro, 1958; Cei y Capurro, 1958) hace suponer también que algunas especies siguieron el avance hacia el norte del bosque austral durante los períodos glaciares.

Entre los más probables habitantes de los refugios occidentales de la Cordillera de la Costa, están las especies del género *Telmatobufo*, las cuales muestran fuertes adaptaciones a los arroyos de montaña; sin embargo, *Caudiverbera* no pudo alcanzar estos refugios costeros debido a que es un género adaptado a ambientes lénticos y es muy posible que haya tenido que emigrar hacia el norte. Posteriormente al desaparecimiento de los glaciares, *Caudiverbera* reinvadió el Valle Central, pero no logró penetrar en la Isla de Chiloé ya que la existencia del Canal de Chacao fue una barrera real para impedir la dispersión hacia el sur de esta especie.

La tribu Calyptocephalellini es endémica de los bosques australes de Sudamérica y sus géneros (*Caudiverbera* y *Telmatobufo*) presentan una diversidad específica muy baja. Hasta ahora se han descrito solamente dos especies de *Telmatobufo* (*venustus* y *australis*) y dos de *Caudiverbera*; una viviente (*C. caudiverbera*) que también se ha encontrado en el Terciario (Oligoceno y Mioceno) y *Caudiverbera casamayorensis* que aparece solamente en los estratos del Eoceno de la Patagonia.

Fuera de su antigüedad, *Caudiverbera* presenta 26 cromosomas, número que ha sido considerado primitivo para la familia Leptodactylidae (Reig, 1972). Por otro lado, Bogart (1973) y Morescalchi (1973) han propuesto también que un cariotipo con 26 cromosomas es primitivo para las familias no arcaicas de anuros. Las especies de *Telmatobufo* también son cariológicamente primitivas ($2n = 26$) y presentan en el coxis una dilatación en la parte anterior (*T. venustus*). La presencia de *Caudiverbera* y *Telmatobufo* en bosques que tienen una historia terciaria, la baja diversidad específica de los géneros (2 especies), la antigüedad de *Caudiverbera* (Terciario Inferior) y la presencia de caracteres primitivos (26 cromosomas y dilatación del coxis en *T. venustus*) en las especies de ambos géneros, nos hace suponer que *Telmatobufo* y *Caudiverbera* son miembros de una antigua radiación de leptodactílidos que alcanzó poca diversificación en el extremo sur de Sudamérica.

Schaeffer (1949) describió un *Eupsophus* sp. en el Oligoceno de Chubut (sur de Argentina). En esta especie los nasales están en aparente contacto medio, condición que no se encuentra en las especies vivientes del género. Bogart (1970) señala que el fósil no es separable de *Eupsophus roseus*, forma viviente en el bosque temperado. *Eupsophus* ha sido tradicionalmente un género muy confuso y mal definido, lo que ha traído como consecuencia falsas interpretaciones biogeográficas. Después de las revisiones de Cei (1960, 1962b), Grandison (1961) y Lynch (1972, 1975) se puede apreciar una cierta consistencia taxonómica para el género. *Eupsophus* está exclusivamente distribuido en el

bosque temperado de Sudamérica. Lynch (1978) ubica a *Eupsophus*, *Alsodes*, *Atelognathus*, *Batrachophrynus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Limnomedusa*, *Somuncuria* y *Telmatobius* en la tribu Telmatobiini de la subfamilia Telmatobiinae (Leptodactylidae). En el bosque austral solamente se encuentran los géneros *Alsodes*, *Atelognathus*, *Eupsophus*, *Hylorina* e *Insuetophrynus*. La presencia de *Eupsophus* en el Oligoceno de la Patagonia nos hace suponer que el género tuvo en el Terciario una distribución más amplia que la actual y que su extinción allí fue debida a las mismas causas que restringieron los rangos distribucionales de *Caudiverbera*. Lynch (1971) indica que *Eupsophus* está relacionado con *Hylorina* ya que ambos géneros comparten la misma forma de los condilos occipitales (Tipo II de Lynch).

Barrio (1970) basándose en caracteres morfológicos externos, especialmente las espinas nupciales, indica que *Alsodes* e *Insuetophrynus* están estrechamente relacionados. Desde el punto de vista cromosómico, *Atelognathus*, *Hylorina*, *Alsodes* e *Insuetophrynus* (Bogart, 1970; Barrio y Rinaldi de Chieri, 1971; Barrio, 1973), comparten una fórmula cromosómica primitiva de $2n = 26$. *Eupsophus*, *Hylorina* e *Insuetophrynus* están exclusivamente restringidos en su rango de distribución a los bosques del sur de Chile; sin embargo *Alsodes* sobrepasa por el norte el límite de este biotopo boscoso. Es así que *A. verrucosus*, *A. gargola* y *A. pehuenche* se encuentran en la Cordillera de los Andes mientras que *A. nodosus* habita los bosques esclerófilos de Chile Central (Ceï, 1962a,b). *Alsodes monticola* es la única especie restringida al bosque austral. La presencia de especies sureñas con 26 cromosomas (*A. monticola* y *A. gargola*) (Barrio y Rinaldi de Chieri, 1971) hace suponer que a partir de ellas se hayan originado especies más derivadas con 22 cromosomas tal como se presenta en *Alsodes nodosus* (Brum-Zorrilla y Saez, 1968; Kuramoto, 1972). El género *Atelognathus* posee una sola especie en el bosque temperado austral (*A. grandisonae*) y cinco especies (*A. nitoi*, *A. patagonicus*, *A. prae-basalticus* y *A. solitarius*) en el centro-sur de Argentina. Lynch (1978) indica que este

género irradió desde el sur de Chile a la Patagonia Argentina.

Si las especies de *Eupsophus* realizan sus posturas en las cercanías de los ambientes lóticos (Formas y Pugin, 1978) y las larvas de *Alsodes monticola* muestran ciertas tendencias adaptativas a vivir en los arroyos de montaña (Formas, 1975) es posible que las especies de estos géneros hayan podido soportar las glaciaciones pleistocénicas en los refugios costeros de la Cordillera de la Costa anteriormente referidos.

Batrachyla (*Batrachylini*) es un género exclusivo del bosque temperado; sin embargo *Batrachyla taeniata* es posible también encontrarla en bosques relictos de la zona central de Chile. Las especies de *Batrachyla* presentan 26 cromosomas (Bogart, 1970; Barrio y Rinaldi de Chieri, 1971) y dos especies (*B. taeniata* y *B. antartandica*) poseen un par acrocéntrico. Fuera de los caracteres cariológicamente considerados primitivos (26 cromosomas) es posible encontrar en *Batrachyla leptopus* amplexus inguinal (Barrio, 1967a; Formas, 1976), carácter etológico considerado primitivo para los anfibios anuros (Tihen, 1965). Durante las glaciaciones pleistocénicas, las especies de *Batrachyla* tuvieron dos alternativas: emigrar hacia el norte junto con el bosque o refugiarse en los sectores libres de hielo en la Cordillera de la Costa, al norte del paralelo 41, o sobre los refugios boscosos de *Nothofagus*, sobre los glaciares, al sur del paralelo 41. La presencia de *Batrachyla taeniata* en los bosques relictos de la provincia de Valparaíso y los esclerófilos costeros de la Provincia de Aconcagua permiten confirmar la primera alternativa planteada y el encuentro de *Batrachyla antartandica* en la Isla Virtudes (51°31'S; 74°55'W) (Atalah y Sielfeld, 1976) confirmaría la segunda posibilidad.

Los géneros de las tribus Telmatobiini (*Alsodes*, *Eupsophus*, *Hylorina* e *Insuetophrynus*) y Batrachylini (*Batrachyla*) pertenecerían a una radiación que alcanzó su máxima diversificación en *Telmatobius* (30 especies) (Lynch, 1978) y su mínima en *Insuetophrynus*, *Hylorina* y *Somuncuria* (una especie). Esta radiación parece ser antigua como lo plantea la presencia de *Eupsophus* en el Oligoceno de la Patagonia. Además

algunos de sus miembros poseen caracteres cromosómicos ($2n = 26$) y etológicos primitivos (amplexus inguinal en *Batrachyla leptopus*).

Pleurodema es el único género de la subfamilia Leptodactylinae presente en el bosque de *Nothofagus* del sur de Chile. La única especie existente aquí es *Pleurodema thaul*; sin embargo Lynch (1971) señala que esta especie podría tener un rango de superespecie. Duellman y Veloso (1977) indican que al menos dentro de los que se llama *Pleurodema thaul* existen tres especies las cuales se pueden diferenciar por su amplexus y cariotipo. El género *Pleurodema* tiene amplia distribución en Sudamérica, especialmente en los ambientes temperados y semi-áridos. Heyer (1975) considerando la presencia o ausencia de glándulas lumbares, insinúa un probable origen difilético para el género. Lynch (1971) basándose en la anatomía y configuración del renacuajo supone que *Pleurodema* es un miembro muy primitivo de la subfamilia Leptodactylinae y que el género presentaría relaciones con *Eupsophus*. Ambos se diferencian claramente en la morfología esternal y en la biología reproductiva. En la distribución cladística de Heyer (1975) basada en caracteres derivados, *Pleurodema* es agrupado con *Batrachyla*, *Batrachophrynus* y *Eupsophus*. Duellman y Veloso (1977) aportan datos que soportan la suposición de que *Pleurodema* podría ser considerado un leptodactilino primitivo, el cual estaría relacionado con *Eupsophus*. La existencia de *Eupsophus* fósiles en el Oligoceno de la Patagonia es muy sugestiva ya que si existió este género es posible que también haya estado *Pleurodema*. Si esto es cierto, se puede suponer entonces que el género se haya originado en los bosques australes al menos en el Oligoceno y que secundariamente haya emigrado hacia el norte del continente (Duellman y Veloso, 1977).

Rhinoderma es un género de problemáticas relaciones filogenéticas dentro de la superfamilia Bufonoidea y del cual no existen evidencias fósiles. Este género, del cual solamente se han descrito dos especies (*Rhinoderma darwinii* y *R. rufum*) está distribuido en los bosques temperados de *Nothofagus* del

sur de Chile y en las regiones costeras de Chile Central (*R. rufum*) (Formas et al., 1975).

El género *Bufo* está representado en el bosque austral por tres especies: *B. chilensis*, *B. rubropunctatus* y *B. variegatus*, siendo esta última un anuro de difícil ubicación taxonómica, ya que sus relaciones son oscuras y controvertidas. Cei y Espina (1957) lo consideran vinculado al grupo de *Bufo spinulosus*; sin embargo Capurro y Silva (1959) al hacer el estudio cromatográfico de la secreción de las parótidas hayan claras diferencias entre *Bufo spinulosus* (= *chilensis*) y *Bufo variegatus*. Gallardo (1962b) indica que *Bufo variegatus* no tiene ninguna relación con los *Bufo* sudamericanos del grupo *spinulosus* y que sus afinidades estarían con el grupo *calamita* de la región Holoártica. Martin (1972) coloca a *Bufo variegatus* en un grupo propio (grupo *variegatus*); sin embargo dice que es similar a los miembros del grupo *spinulosus* con los cuales probablemente estaría estrechamente relacionado. Cei (1977) demuestra, desde el punto de vista inmunológico, que *Bufo variegatus* presenta mayores relaciones con el grupo *calamita* que con las especies sudamericanas del grupo *spinulosus*. Además de las tres especies de *Bufo* anteriormente referidas, se ha citado en el área (Provincia de Llanquihue) la presencia de *Bufo spinulosus* (Silva et al., 1968); sin embargo estos datos necesitan ser confirmados.

Referente a la historia de los anfibios en los bosques australes de Sudamérica se han adelantado algunas hipótesis. Darlington (1965) indica que los anfibios de los bosques del sur de Chile son miembros de una fauna depauperada, cuyos géneros poco diferenciados pertenecen a familias ampliamente distribuidas en Sudamérica.

Vellard (1957) refiere que los anuros de los bosques temperados del sur de Chile son relictos de faunas del Terciario, las cuales han podido vivir en el extremo sur de Sudamérica separadas del continente por fuertes barreras ecológicas. Vellard (1957) y Cei (1962a) llamaron la atención sobre la pobreza de taxa existente en el bosque temperado de Sudamérica, ya que muchas familias y géneros típicamente neotropicales están ausentes

del bosque austral. Vuilleumier (1968) señala que no se debe olvidar que los anuros del bosque del sur de Chile pertenecen a una zona temperada, las cuales contrastan en general con las áreas tropicales que son muy ricas en especies.

Vuilleumier (1968) considera a la fauna de anuros del bosque temperado del sur de Chile como compuesta de cuatro elementos faunísticos: 1) grupos de leptodactílidos autóctonos que no se han diversificado (*Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Rhinoderma*); 2) leptodactílidos autóctonos que secundariamente emigraron al norte de Sudamérica (*Eupsophus*); 3) leptodactílidos endémicos del bosque temperado, pero que han derivado de leptodactílidos tropicales (*Batrachyla*, *Hylorina*); 4) bufónidos y leptodactílidos que están ampliamente distribuidos en Sudamérica y que tienen más especies fuera del bosque austral que dentro de él (*Pleurodema*, *Bufo*).

De acuerdo a la discusión sobre el origen y las relaciones de los anuros del bosque austral, se proponen aquí tres grupos faunísticos para explicar la historia de los anfibios de este bosque.

El primer elemento faunístico está compuesto de leptodactílidos (*Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Hylorina*, *Batrachyla*, *Eupsophus*, *Insuetophrynus* y *Alsodes*) y rhinodermátidos (*Rhinoderma*) originados en el extremo sur de Sudamérica. Todos los géneros aquí indicados son endémicos del bosque austral, en algunos casos tienen una antigüedad que se remonta al Terciario Inferior y otros poseen características muy primitivas. Es posible que los integrantes de este grupo faunístico se haya refugiado en los sectores occidentales de la Cordillera de la Costa durante las glaciaciones del Pleistoceno. La inclusión de *Rhinoderma*, género de enigmáticas relaciones filogenéticas, se debe principalmente a la estrictez de su distribución dentro del bosque y sus adaptaciones reproductivas a este biotopo (cuidado de las crías en la bolsa del macho). La mayoría de los géneros de este grupo tiene muy pocas especies y *Eupsophus* y *Alsodes* parecen ser los más diversificados. Esta primera agrupación faunística contiene la mayor cantidad de géneros del bosque austral, es endémico del área y raramente sus especies sobrepasan sus límites.

En el segundo grupo faunístico se incluye al género *Pleurodema* el cual tiene amplia distribución en Sudamérica, especialmente en los ambientes semiáridos. *Pleurodema* es considerado un grupo originado en el extremo sur del continente y que posteriormente emigró al resto de Sudamérica, en el cual adquirió gran diversificación (14 especies) (Duellman y Veloso, 1977). También en esta agrupación se incluye a *Atelognathus* el cual según Lynch (1978) irradió del sur de Chile hacia la Patagonia.

El tercer grupo faunístico es poco definido, pues está constituido por las especies del género *Bufo*, cuyo origen en el bosque austral parece ser secundario. Si *Bufo variegatus* está realmente relacionado con los sapos del grupo *calamita*, de la región Holoártica, es posible que su presencia en el bosque austral sea secundaria. Según Ceï (1971) *Bufo chilensis* y *B. rubropunctatus* aparecen como un conjunto de antiguo abolengo filético, seguramente anterior al levantamiento andino. Schaeffer (1949) describió *Neoprocoela edentata* en depósitos del Oligoceno inferior de Chubut (Argentina). Esta es una forma de problemática ubicación familiar ya que se ha considerado dentro de la familia Leptodactylidae (Schaeffer, 1949; Lynch, 1971) y Bufonidae (Tihen, 1962). Si *Neoprocoela* es un miembro del género *Bufo* como lo indica Tihen (1962) la presencia de los anuros de este género en el bosque austral parecería ser muy antigua.

La batracofauna austral presenta once géneros de los cuales siete son endémicos de la región, otros (*Pleurodema* y *Atelognathus*) se han originado aquí, pero se diversificaron en Sudamérica y *Bufo* tiene un origen posiblemente secundario. Por lo tanto se puede decir que la batracofauna de los bosques australes de Sudamérica es mayoritariamente endémica del área.

Entre los reptiles existentes en los biotopos australes se encuentran saurios del género *Liolaemus*, el cual según Peters y Donoso-Barros (1970) incluye más de 54 especies. *Liolaemus* se distribuye en el cono sur del continente sudamericano, ocupando regiones tales como Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay, Perú y Uruguay. Las especies de este taxón tienen una gran versatilidad eco-

lógica y se les encuentra a la orilla de la costa, en los desiertos, en los bosques tropicales, estepas sabanas, grandes alturas de la Cordillera de los Andes y en las selvas australes. Donoso-Barros (1966) plantea que el género *Liolaemus* tiene su origen posiblemente en la región de Bolivia. Hellmich (1952) basado en la diversificación de las especies de *Liolaemus*, tanto al este como al oeste del macizo andino, postula que la Cordillera de los Andes ha sido un elemento diferenciador de especies, a partir de un tronco preexistente antes del levantamiento de los Andes. Si *Liolaemus* se originó de un tronco preandino, cerca de la región de Bolivia, es posible que la presencia de las especies del género existente en el sur de Chile haya sido un fenómeno de emigración secundario. Parece ser que la invasión de *Liolaemus* en el bosque austral ha sido por la Cordillera de los Andes y por el Valle Central. A pesar de que la Patagonia es rica en reptiles, no existen especies compartidas entre los dos biotopos; sin embargo se observa una leve invasión de especies patagónicas, en el sur del bosque austral tales como: *Liolaemus fitzingeri* y *L. bibronii* (Donoso-Barros, 1960), el saurio *Phymaturus patagonicus* (Cei y Castro, 1973) y el anuro *Pleurodema bufonina* (Cei, 1962a). La ingesión de especies patagónicas, en los límites del bosque temperado, ha sido también referida por Cekalovic (1974). Las especies de *Liolaemus* que parecen haber ingresado por el Valle Central serían *Liolaemus tenuis*, *Liolaemus cyanogaster*, *Liolaemus pictus* y *Liolaemus chilensis*. *L. chilensis* ha sido incluida por Hellmich (1952) en su Grupo III, en el cual también está *L. gravenhorstii*. Todo este grupo de especies ocupan el Valle Central, especialmente la estepa de *Acacia caven*. La especie más sureña de este grupo (*Liolaemus chilensis*) es la que penetra en el límite norte del bosque austral. *Liolaemus pictus*, *L. cyanogaster* y *L. tenuis* han sido incluidas por Hellmich (1952) en su Grupo IV. De estas tres especies, *Liolaemus cyanogaster* y *L. pictus* están estrictamente restringidas al bosque de *Nothofagus*, pero *Liolaemus tenuis* alcanza por el norte hasta el paralelo 32. Finalmente *Liolaemus monticola* muestra una penetración

en las partes altas del bosque, en la Cordillera de los Andes. Esta especie junto con *L. lorenmülleri*, *L. schröderi*, *L. nigroviridis*, *L. leopardinus*, *L. altissimus* y *L. buergeri* representan un grupo alto andino (Hellmich, 1950) y la especie que ocupa los límites más bajos de los Andes es *L. monticola* la cual se desmembra hacia el sur en varias subespecies (*monticola chillanensis* y *monticola villaricensis*). De estas formas solamente *Liolaemus monticola villaricensis* penetra al bosque austral.

Pristidactylus es otro género de iguánidos representado en el bosque por una sola especie, *Pristidactylus torquatus*. Existen dos especies más en Chile (*Pristidactylus alvaroi* y *P. valeriae*) (Donoso-Barros, 1974) las cuales están en los bosques relictos del Cerro El Roble (Provincia de Valparaíso). En Argentina existen cuatro especies más: *P. scapulatus*, *P. achalensis*, *P. casuhatiensis* y *P. fasciatus*. Las especies argentinas de *Pristidactylus* muestran una distribución discontinua (Cei, 1973). Este patrón sugiere que las especies del género se diferenciaron de un tronco primitivo posiblemente antes del levantamiento de los Andes.

Dos especies de serpientes llegan al bosque austral: *Tachymenis chilensis* y *Alsophis chamissonis*. Esta última especie es ovípara y no penetra muy al sur llegando hasta Valdivia (Donoso-Barros, 1966). Maglio (1970) ha revisado las culebras del género *Alsophis*, el cual se distribuye especialmente en las islas del Caribe, noroeste de Sudamérica y extremo sur de América Central. Un pequeño grupo de especies, *A. angustilineatus* del Perú y *A. chamissonis*, se extienden hacia el sur por el oeste de Sudamérica. Maglio (1970) incluye a estas tres especies en el grupo *cantherigenus* e indica que *Alsophis chamissonis* muestra mucha similitud con *Alsophis cantherigenus* de Cuba. Según este autor es posible que las especies de las Indias Occidentales hayan derivado de un tronco ubicado en el oeste de Sudamérica en el cual se encuentran hoy *A. chamissonis*, *A. tachymenoides* y *A. angustilineatus*. Estas tres especies representarían un centro de especiación sobre las Galápagos y *Alsophis chamissonis*, según Maglio, parece ser un relicto del tronco prim-

itivo. La entrada de esta especie en el bosque austral sería por lo tanto secundaria, pues su centro originario debe haber estado colocado al sur del Perú o norte de Chile.

El género *Tachymenis* posee seis especies (*T. affinis*, *T. peruviana*, *T. tarmensis*, *T. attenuata* y *T. surinamensis*) (Peters y Orejas-Miranda, 1970) las cuales están en Perú, Bolivia, Chile y Surinam. Al no existir registros fósiles ni estar claras las relaciones de estas especies, es difícil tratar de establecer el origen de *Tachymenis chilensis* en el bosque de *Nothofagus*.

Müller (1973) establece que el sur de Chile es un centro de dispersión faunística en Sudamérica. Esta área, la cual el autor llama "The *Nothofagus* Center," está establecida en base a los anfibios y las aves endémicas. En relación con los anuros, el centro es definido por la distribución de *Telmatobufo*, *Batrachyla*, *Hylorina*, *Caudiverbera* y *Rhinoderma*. Aquí se estima que la base del "Centro de dispersión de *Nothofagus*" estaría constituido por los anuros endémicos del sur de Chile pertenecientes a los géneros: *Caudiverbera*, *Hylorina*, *Telmatobufo*, *Batrachyla*, *Eupsophus*, *Insuetophrynus*, *Alsodes* y *Rhinoderma*. Esta modificación no altera el concepto de Müller; por el contrario, lo enriquece al agregar nuevos ejemplos que fortalecería su validez.

AGRADECIMIENTOS

Mi sincero reconocimiento a la ayuda prestada por Sonia Lacrampe, quien realizó todos los gráficos que ilustran este trabajo.

SUMMARY

The South American temperate forests are characterized by a low number of amphibians and reptiles—a total of 28 species. Among anurans, there are seven endemic genera (*Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Hylorina*, *Eupsophus*, *Batrachyla*, *Insuetophrynus*, and *Rhinoderma*), plus four that extend beyond the limits of the austral forests (*Alsodes*, *Atelognathus*, *Pleurodema*, and *Bufo*). Among

reptiles, represented by the genera *Liolaemus*, *Pristidactylus*, *Alsophis*, and *Tachymenis*, there are no endemics at the generic level. In general, the anurans have a low diversity; *Caudiverbera*, *Hylorina*, and *Insuetophrynus* are monotypic.

This small herpetofauna is mainly restricted to southern Chile between 37 and 55°S but also occurs in parts of adjacent Argentina. In southern Chile, three physiographic regions are evident—1) the Andean cordilleras, 2) the coastal cordillera, and 3) the central valley. Ecologically, the austral forests are isolated from the rest of the continent by arid and semiarid regions. North of 37°S in the central valley of Chile is a dry steppe characterized by *Acacia caven*. Eastward the austral forests are bordered by the cold Patagonian steppe.

The austral forest is floristically rich and contains several monotypic and endemic groups, such as *Eucryphia*, *Aextoxicum*, and *Fitzroya*. The Valdivian forest represents the maximum development of the austral forest. This is a dense, dark, evergreen forest composed of many bushes (*Lomatia*, *Fuchsia*, *Chusquea*), lianas (*Hydrangea*, *Cissus*), epiphytes (*Luzuriaga*, *Sarmentia*), ferns (*Lophosoria*), mosses and lichens (*Usnea*). Among the trees, *Nothofagus*, *Laurelia*, and *Podocarpus* are conspicuous. At elevations of more than 1000 m in the cordilleras there are conifers, such as *Araucaria* and *Fitzroya*.

The climate of this region is temperate with Mediterranean and oceanic influences. The predominate winds come from the west, and they are responsible for the continuous rainy conditions of the austral forests.

During the Miocene the southern part of Chile suffered a marine introgression that isolated the western islands, which became refuges for the exiting fauna of the area. The Pleistocene had three or four glacial periods. Glaciers covered nearly all of Chile south of 41°S; however, in that region some forested areas have been postulated as *Nothofagus* refuges. North of that latitude the central valley was strongly affected by glacial climates; however, all of the western slopes of the coastal cordillera remained ice-free. It is thought that these slopes were

refuges for much of the herpetofauna that dwells today in southern Chile.

The highest concentration of the herpetofauna occurs in the northern part of the austral forest (37°S), whereas there is a gradual decrease in numbers towards the south. Only *Bufo* reaches 53°S. It is possible that the declining temperature gradient is the responsible factor for this distribution pattern. Altitudinally, most of the amphibians reach 1000 m; *Bufo* and *Pleurodema* exceed 2000 m.

Despite the denseness of the austral forests, no amphibians there have arboreal adaptations. The majority of anurans are restricted to the forest floor or to lotic or lentic aquatic environments. Occasionally *Hylorina sylvatica* and *Batrachyla leptopus* have been observed on branches and trunks of trees. Many lizards have arboreal tendencies.

Several anurans have adaptations in the embryonic and larval stages for the forest floor. One of the most notable occurs in *Rhinoderma*, in which the larvae develop in the vocal sac of the males. Other reproductive adaptations are related to egg-deposition sites. *Batrachyla taeniata* and *Rhinoderma* lay eggs in wet soil, whereas *Eupsophus* lay eggs in water holes. Larvae of *Telmatobufo australis* are adapted to swift streams, whereas those of *Caudiverbera caudiverbera* are nectonic.

The most outstanding reproductive adaptation in the reptiles is viviparity, which is present in some *Liolaemus* (*cyanogaster* and *pictus*) and in the snake *Tachymenis chilensis*.

The history of the herpetofauna can be traced back to the Early Tertiary. *Caudiverbera* and *Eupsophus* have been found in strata in Patagonia, where fossil plants associated with austral forests also were found, thereby indicating that the austral forests and at least some of its inhabitants were much more widespread than they are today.

Analyses of patterns of distribution of the different taxa, their phylogenetic relationships, and their age (inferred from the fossil data) provide the basis for the recognition of three herpetofaunal groups. The first, characterized by endemics, primitive characters, and antiquity, includes *Caudiverbera*, *Telmatobufo*, *Hylorina*, *Batrachyla*, *Insuetophrynus*, *Alsodes*, *Rhinoderma*, and *Eupsophus*. This

group of frogs probably originated in southern South America and dispersed northward in the austral forests.

The second faunal element contains *Pleurodema* and *Atelognathus*, which apparently originated in the austral forest and secondarily dispersed widely in South America. The third element contains the toads of the genus *Bufo*, which probably secondarily entered the austral forests. The reptiles had a different history; all of the groups seem to be secondary in the austral forests.

BIBLIOGRAFIA

- ARENAS, J. N. 1972. Morfometría del Lago Riñihue (Prov. de Valdivia, Chile). Mus. Nac. Hist. Nat. (Santiago de Chile) Publ. Occas. 14:3-15.
- ATALAH, A., SIELFELD, W. 1976. Presencia de *Batrachyla antartandica* Barrio en Magallanes. An. Inst. Pat. 7:169-170.
- AUBOUIN, J., BORELLO, A. V., CECIONI, G., CHARRIER, R., CHOTIN, P., FRUTOS, J., THIELE, R. y VICENTE, J. C. 1973. Esquisse paléogéographique et structurale des Andes Méridionales. Rev. Geog. Phys. Geol. Dynam. 15:11-72.
- AUER, V. 1960. The Quaternary history of Fuego Patagonia. Proc. Roy. Soc. London 152:507-516.
- AXELROD, D. I., BAILEY, H. P. 1969. Paleotemperature analysis of Tertiary floras. Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol. 6:163-195.
- BARRIO, A. 1967a. *Batrachyla antartandica* n. sp. (Anura, Leptodactylidae). Descripción y estudio comparativo con la especie genotípica, *B. leptopus* Bell. Physis 27:101-109.
- BARRIO, A. 1967b. Observaciones etoecológicas sobre *Hylorina sylvatica* Bell (Anura, Leptodactylidae). Ibid. 27:153-157.
- BARRIO, A. 1970. *Insuetophrynus acarpicus*, un nuevo leptodactílido finisternio sudamericano (Amphibia; Anura). Ibid. 30:331-341.
- BARRIO, A. 1973. Una nueva especie de *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae) procedente del dominio austral cordillerano argentino. Physis 32:207-213.
- BARRIO, A., RINALDI DE CHERI, P., 1971. Contribución al esclarecimiento de la posición taxofilética de algunos batracios patagónicos de la familia Leptodactylidae mediante el análisis cariotípico. Ibid. 30:673-685.
- BOGART, J. P. 1970. Systematic problems in the amphibian family Leptodactylidae (Anura) as indicated by karyotypic analysis. Cytogenetics 9:369-383.
- BOGART, J. P. 1973. Evolution of anuran karyotypes, pp. 337-339 in VIAL, J. L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems. Univ. Missouri Press, Columbia, 470 p.

- BRÜGGEN, J. 1948. La expansión del bosque en el sur de Chile en la época post-glacial. *Rev. Univers.* 33:105-114.
- BRÜGGEN, J. 1950. Fundamentos de la geología de Chile. Inst. Geogr. Militar, Santiago, 374 p.
- BRUM-ZORRILLA, N., SAEZ, F. A. 1968. Chromosomes of Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *Experientia* 24:969.
- BUSSE, K. 1971. Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con observaciones sobre su ecología y comportamiento (Amphibia; Leptodactylidae). *Invest. Zool. Chil.* 15:5-63.
- CABRERA, J. 1977. Adaptación y cultivo de *Caudiverbera caudiverbera* (Linneus) en medios artificiales. *Gayana* 5:111-112.
- CAPURRO, L. F. 1958. Nota sobre la ovipostura y desarrollo de *Eupsophus taeniatus* (Girard). *Invest. Zool. Chil.* 4:208.
- CAPURRO, L. F., SILVA, F. C. 1959. Valor taxonómico del estudio cromatográfico del veneno de las parótidas de *Bufo spinulosus* y *Bufo variegatus*. *Ibid.* 5:189-197.
- CASAMIQUELA, R. M. 1963. Sobre un par de anuros del Mioceno de Río Negro (Patagonia) *Wawelia gerholdi* n. gen. et sp. (Ceratophryidae) y *Gigantobatrachus parodii* (Leptodactylidae). *Ameghiniana* 3:141-160.
- CECIONI, G. 1970. Esquema de paleogeografía chilena. Ed. Univers., Santiago, 143 p.
- CEI, J. M. 1960. A survey of the leptodactylid frogs, genus *Eupsophus* in Chile. *Breviora* 118:1-13.
- CEI, J. M. 1962a. Batracios de Chile. Univ. Chile, Santiago, 128 p.
- CEI, J. M. 1962b. El género *Eupsophus* en Chile. *Invest. Zool. Chil.* 8:7-42.
- CEI, J. M. 1970. La posición filética de *Telmatobinae*, su discusión reciente y significado crítico de algunos inmunotests. *Act. Zool. Lilloana* 27:181-192.
- CEI, J. M. 1971. Análisis sero-inmunológico de diferentes niveles de especiación en *Bufo* del grupo *spinulosus*. *Ibid.* 28:91-105.
- CEI, J. M. 1973. Comentarios sobre algunos géneros de Iguanidos: *Diplolaemus*, *Leiosaurus*, *Aperoprists* y *Cupriganus*. *Physis* 32:269-276.
- CEI, J. M. 1977. Serological relationships of the patagonian toad *Bufo variegatus* (Günther). *Serolog. Mus. Bull.* 52:2.
- CEI, J. M., CAPURRO, L. F. 1958. Biología y desarrollo de *Eupsophus taeniatus* (Girard). *Invest. Zool. Chil.* 4:150-182.
- CEI, J. M., CASTRO, L. P. 1973. Taxonomic and serological researches on the *Phymaturus patagonicus* complex. *J. Herpetol.* 7:237-247.
- CEI, J. M., ESPINA, S. 1957. La vibración sexual preventiva en poblaciones de *Bufo spinulosus* de Chile. *Invest. Zool. Chil.* 4:62-65.
- CEKALOVIC, T. 1974. Divisiones biogeográficas de la XII Región chilena (Magallanes). *Bol. Soc. Biol. Concepción* 48:297-314.
- CERCEAU-LARRIVAL, T. 1968. Contribution palynologique et biogéographique a l'étude biologique de l'Amérique australe, pp. 111-197 in DELAMERE DEBOUTTEVILLE, C., RAPOPORT, E. (eds.). *Biologie de l'Amérique australe*, 4. C. N. R. S. Groupe Francais Argiles C. R. Reun. Etud., Paris, 685 p.
- COUPER, R. A. 1960. Southern Hemisphere Mesozoic and Tertiary Podocarpaceae and Fagaceae and their paleogeographic significance. *Proc. Roy. Soc. London* 152:491-500.
- DARLINGTON, P. J. 1965. Biogeography of the southern end of the world. Harvard Press, Cambridge, 236 p.
- DI CASTRI, F. 1968. Esquisse Ecologique du Chili, pp. 7-82 in DELAMERE DEBOUTTEVILLE, C., RAPOPORT, E. (eds.). *Biologie de l'Amérique australe*, 4. C. N. R. S. Groupe Francais Argiles C. R. Reun. Etud., Paris, 685 p.
- DONOSO-BARROS, R. 1960. Ecología de los reptiles chilenos. *Invest. Zool. Chil.* 6:65-72.
- DONOSO-BARROS, R. 1966. Reptiles de Chile. Univ. Chile, Santiago, 458 p.
- DONOSO-BARROS, R. 1974. Nuevos reptiles y anfibios de Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepcion* 48:217-229.
- DUELLMAN, W. E., VELOSO, A. 1977. Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): A biogeographic Model. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (64):1-46.
- ENDESA. 1972. Caudales medios mensuales retrospectivos. Empresa Nacional de Electricidad, Santiago, 211 p.
- ESTES, R., REIG, O. A. 1973. The early fossil record of frogs: A review of the evidence, pp. 11-63 in VIAL, J. L. (ed.). *Evolutionary Biology of the anurans: Contemporary research on major problems*. Univ. Missouri Press, Columbia, 470 p.
- FORMAS, J. R. 1972. A second species of Chilean frog genus *Telmatobufo* (Anura: Leptodactylidae). *Ibid.* 6:1-13.
- FORMAS, J. R. 1975. Las larvas de las especies chilenas pertenecientes al género *Eupsophus*, grupo *nodosus* (Anura; Leptodactylidae). *Bol. Soc. Biol. Concepcion* 49:231-237.
- FORMAS, J. R. 1976. Descriptions of *Batrachyla* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) tadpoles. *J. Herpetol.* 10:221-225.
- FORMAS, J. R., ESPINOZA, N. D. 1975. Karyological relationships of *Telmatobufo* (Anura; Leptodactylidae). *Herpetologica* 31:429-432.
- FORMAS, J. R., PUGIN, E. 1971. Reproducción y desarrollo de: *Batrachyla antartandica* Barrio (Anura, Leptodactylidae). *Mus. Nac. Hist. Nat. (Santiago de Chile)* Bol. 32:201-213.
- FORMAS, J. R., PUGIN, E. 1978. Tadpoles of *Eupsophus roseus* and *Bufo variegatus* in Southern Chile. *J. Herpetol.* 12:243-246.
- FORMAS, J. R., PUGIN, E., JORQUERA, B. 1975. La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Philippi, 1902. *Physis* 34:147-157.
- FUENZALIDA, H. 1965a. Orografía. In *GEOGRAFÍA ECONÓMICA DE CHILE* CORFO, Santiago: 7-33.
- FUENZALIDA, H. 1965b. Hidrografía. In *GEOGRAFÍA ECONÓMICA DE CHILE* CORFO, Santiago: 153-199.

- FUENZALIDA, H. 1965c. Clima. In GEOGRAFÍA ECONÓMICA DE CHILE CORFO, Santiago: 99-152.
- FUENZALIDA, H. 1965d. Biogeografía. In GEOGRAFÍA ECONÓMICA DE CHILE CORFO, Santiago: 228-267.
- GALLARDO, J. M. 1962a. Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Amphibia, Leptodactylidae) en la Argentina. *Neotrópica* 8:45-58.
- GALLARDO, J. M. 1962b. A propósito de *Bufo variegatus* (Günther), sapo del bosque húmedo antártico, y las otras especies de *Bufo* neotropicales. *Physis* 64:93-102.
- GRANDISON, A. G. C. 1961. Chilean species of the genus *Eupsophus* (Anura: Leptodactylidae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.* 8:111-149.
- HAFFER, J. 1970. Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Urabá region northwestern Colombia. *Caldasia* 10:603-636.
- HAJEK, E., DI CASTRI, F. 1975. Bioclimatografía de Chile. Universidad Católica, Santiago, 107 p.
- HARRINGTON, H. J. 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 46:1773-1814.
- HECHT, M. K. 1963. Reevaluation of the early history of the frogs. Part II. *Syst. Zool.* 12:20-35.
- HELLMICH, W. 1934. Die Eidechsen Chiles, insbesondere die Gattung *Liolaemus*. *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl.* 24:1-140.
- HELLMICH, W. 1937. Anotaciones para el conocimiento de las culebras de Chile. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 41:107-110.
- HELLMICH, W. 1950. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution* 5:359-369.
- HELLMICH, W. 1952. Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. *Invest. Zool. Chil.* 8:7-15.
- HEUSSER, C. J. 1966. Late-Pleistocene pollen diagrams from the Province of Llanquihue, Southern Chile. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 110:269-305.
- HEYER, W. R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contrib. Zool.* 199:1-55.
- ILLIES, H. 1970. Geología de los alrededores de Valdivia. *Publ. Occas. Univ. Austral Chile, Fac. Cien. Nat. Mat.*, 50 p.
- IZQUIERDO, L., PEREDA, J. 1964. Influencia de la temperatura ambiental sobre el desarrollo de *Pleurodema bibroni*. *Arch. Biol. Med. Exper.* 1:141-151.
- JEANNEL, R. 1967. Biogéographie de l'Amérique australe, pp. 401-460 in DELAMERE DEBOUTTEVILLE, C., RAPOPORT, E. (eds.). *Biologie de l'Amérique australe*, 3. C. N. R. S. Groupe Français Argiles C. R. Reun. Etud., Paris, 834 p.
- JORQUERA, B., IZQUIERDO, L. 1964. Tabla de desarrollo normal de *Calyptocephalella gayi* (Rana chilena). *Biologica* 36:43-53.
- JORQUERA, B., PUGIN, E., GOICOECHEA, O. 1972. Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini*. *Arch. Med. Veter.* 4:1-15.
- JORQUERA, B., PUGIN, E., GOICOECHEA, O. 1974. Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini* (Concepción). *Bol. Soc. Biol. Concepcion* 48:127-146.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatología*. Fondo Cult. Econ. México, 340 p.
- KURAMOTO, M. 1972. Karyotypes of three leptodactylid frogs from Chile, with a discussion on the chromosome numbers of the family Leptodactylidae. *Bull. Fukuoka Univ. Education* 21:133-141.
- LIRA, E. 1946. Límite de saciedad y sensación de repleción en *Calyptocephalus gayi*. *Biologica* 5:31-42.
- LYNCH, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* (53):1-238.
- LYNCH, J. D. 1972. Generic partitioning of the South American leptodactylid frog genus *Eupsophus* Fitzinger, 1843 (sensu lato). *Bull. South. California Acad. Sci.* 71:2-11.
- LYNCH, J. D. 1975a. A new Chilean frog of the extra-Andean assemblage of *Telmatobius* (Amphibia: Leptodactylidae). *Ibid.* 74:160-161.
- LYNCH, J. D. 1975b. A review of the Andean leptodactylid frog genus *Phrynopus*. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (35):1-51.
- LYNCH, J. D. 1976. The systematic significance of variation of the coccyx in some South American leptodactylid frogs. *Herpetol. Rev.* 7:90. (Abstract)
- LYNCH, J. D. 1978. A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (72):1-57.
- LLIBOUTRY, L. 1956. *Nieves y glaciares de Chile*. Ed. Univ. Chile, Santiago, 471 p.
- MAGLIO, V. J. 1970. West Indian xenodontine colubrid snakes: Their probable origin, phylogeny, and zoogeography. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 141:1-54.
- MANN, G. 1960. Regiones biogeográficas de Chile. *Invest. Zool. Chil.* 6:15-49.
- MARTIN, R. F. 1972. Evidence from osteology, pp. 37-70 in BLAIR, W. F. (ed.). *Evolution in the genus Bufo*. Univ. Texas Press, Austin, 459 p.
- MENÉNDEZ, C. A. 1969. Die fossilen floren Südamerikas, pp. 519-561 in FITKAU, E. J., ILLIES, J., KLINGE, H., SCHAWÉ, G., SIOLI, H. (eds.). *Biogeography and ecology in South America*, 2. A. Junk, The Hague, 946 p.
- MERCER, J. H., LAUGENIE, C. 1973. Glacier in Chile ended a major readvancement about 36000 years ago: some global comparisons. *Science* 182:1017-1019.
- MORESCALCHI, A. 1973. Amphibia, pp. 233-238 in CHAIPELLI, A. B., CAPANNA, E. (eds.). *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Acad. Press. London, New York, 783 p.
- MÜLLER, P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. A. Junk, The Hague, 224 p.

- MUÑOZ-CRISTI, J. 1973. Geología de Chile. Ed. Andrés Bello, Santiago, 209 p.
- NOBLE, G. K. 1931. The biology of the Amphibia. McGraw-Hill Book Co., New York, 577 p.
- OBERDORFER, E. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile, ein Vergleich mit Europa. Verlag J. Kramer, Weinheim, 208 p.
- ORTON, G. L. 1953. The systematics of vertebrae larvae. *Syst. Zool.* 2:63-75.
- PÉFAUR, J. 1971. Nota sobre *Telmatobufo bullocki* Schmidt (Anura, Leptodactylidae). *Mus. Nac. Hist. Nat. (Santiago de Chile) Bol.* 32:215-225.
- PETERS, J. A., DONOSO-BARROS, R. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part II. Lizards and amphisbaenians. *Bull. U. S. Natl. Mus.* 297: 1-293.
- PETERS, J., OREJAS-MIRANDA, B. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. *Ibid.* 1-347.
- PISANO, E. 1956. Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile. *Rev. Agron. Santiago* 2:30-33.
- QUINTANILLA, V. 1974. La representación cartográfica preliminar de la vegetación chilena: un ensayo fitoecológico del sur de Chile. Ed. Univ. Valparaíso, 73 p.
- REICHE, K. 1934. Geografía botánica de Chile. Imp. Univ. Santiago, 1:1-245.
- REICHE, K. 1937. Geografía botánica de Chile. Imp. Univ. Santiago, 2:1-146.
- REIG, O. A. 1960. Las relaciones genéricas del anuro chileno *Calyptocephalla gayi* (Dum. & Bibr.). *Actas Trab. Cong. Sudamer. Zool.* 4:113-131.
- REIG, O. A. 1972. *Macrogenioglottis* and the South American bunonid toads, pp. 14-36 in BLAIR, W. F. (ed.). *Evolution in the genus Bufo*. Univ. Texas Press, Austin, 459 p.
- RUIZ, C., CORVALAN, J., AGUIRRE, L. 1965. Geología. In *GEOGRAFÍA ECONOMICA DE CHILE*, CORFO, Santiago: 35-92.
- RYBERTT, G., DANIEL, M. V. 1976. Rol de las poblaciones de anfibios en la subtrama trófica del suelo en el bosque San Martín, Valdivia-Chile. Tesis Univ. Austral Chile, 28 p.
- SAVAGE, J. M. 1973. The geographic distribution of frogs: Patterns and predictions, pp. 351-455 in VIAL, J. L. (ed.). *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*. Univ. Missouri Press, Columbia, 470 p.
- SCHAEFFER, B. 1949. Anurans from the early Tertiary of Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 93:47-68.
- SCHMIDT, K. P. 1952. A new leptodactylid frog from Chile. *Fieldiana Zool.* 31:11-15.
- SCHNEIDER, C. O. 1930. Observaciones sobre batracios chilenos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 34:220-223.
- SILVA, F., VELOSO, A., SOLERVICENS, J., ORTIZ, J. C. 1968. Investigaciones Zoológicas en el Parque Nacional Vicente Pérez Rosales y Zona de Pargua. *Mus. Nac. Hist. Nat. (Santiago de Chile) Bol.* 148:1-12.
- SOLBRIG, O. T. 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions, pp. 7-49 in GOODALL, D. W. (ed.). *Evolution of desert biota*. Univ. Texas Press, Austin, 244 p.
- TIHEN, J. A. 1962. Osteological observations on New World *Bufo*. *Amer. Midl. Nat.* 67:157-183.
- TIHEN, J. A. 1965. Evolutionary trends in frogs. *Amer. Zool.* 5:309-318.
- THOMASSON, K. 1963. Araucanian lakes. *Acta Phytogeogr. Suecia* 47:1-139.
- URBINA, M., ZUÑIGA, O. 1977. *Liolaemus pictus talcanensis* nob. subsp. (Squamata-Iguanidae). Nuevo reptil para el Archipiélago de Chiloé. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 10:69-74.
- VELLARD, J. 1957. Repartition des batracien dans les Andes au sud de l'Equateur. *Trav. Inst. Français Etud. Andines, Lima*, 5:141-161.
- VENEGAS, W. 1975. Los cromosomas de *Aruncus venustus* (Philippi) 1899 (= *Telmatobufo bullocki* Schmidt, 1952) Amphibia, Anura. *Bol. Soc. Biol. Concepcion* 49:71-77.
- WILHELM, O. G. 1927. La *Rhinoderma darwini* D. & B. *Ibid.* 1-2:166-170.
- WILHELM, O. G. 1932. Nuevas demostraciones acerca de la neomelia de la *Rhinoderma darwini*. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 36:166-170.
- WOLFE, J. A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol.* 9:27-57.
- VUILLEUMIER, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173:771-780.
- VUILLEUMIER, F. 1968. Origin of frogs of Patagonian forests. *Nature* 219:87-89.

15. The Herpetofauna of the Andes: Patterns of Distribution, Origin, Differentiation, and Present Communities

William E. Duellman

*Museum of Natural History and
Department of Systematics and Ecology
The University of Kansas
Lawrence, Kansas 66045
USA*

The Andes—the longest mountain chain in the world—extend nearly 8,000 km along the northern and western edges of South America. This young mountain chain contains many active volcanoes and innumerable dormant ones. More than a dozen peaks reach heights of more than 6,000 m; only the Himalayas and Pamirs in Asia have peaks that are higher. Frequent earthquakes attest to continuing tectonic activity. Spanning 66° of latitude through the tropics and southern temperate zone and reaching to within 1,300 km of the Antarctic Circle, the Andes are a major factor in the formation of climates in western South America. Blocking both easterly and westerly moisture-laden winds, the massive mountain range creates immense rain-shadows west of the Andes between 5° and 35°S and east of the Andes between 28° and 38°S. The eastern face of the Andes in the tropics and the western face north of the Equator and south of 37°S receive abundant rainfall. At high elevations daily temperatures vary as much as 20°C; in many areas freezing temperatures are a nightly occurrence.

Thus, the climates and environments of the Andes are highly diverse. At lower latitudes, the slopes receiving moisture-laden winds are covered with lush tropical forests, which give way at higher elevations to an elfin forest of stunted trees heavily laden with thick growths of mosses. Above tree line a variety of composites, including *frailejones* and cushion plants are dominant life forms in the páramos. In drier areas, vegetation may be nearly absent on the slopes and present only in valleys where bunch grasses form

the puna vegetation. In the extreme south the austral forests extend nearly to snow line. Permanent snow and glaciers exist on the higher peaks throughout the Andes, and the Cordillera Real extending for about 300 km in Bolivia and the Cordillera Blanca about 400 km in length in Perú, are nearly continuous snow-covered ranges. The melting snow and glaciers provide water for countless Andean lakes, many of which are trapped in glacial cirques and reach gigantic proportions in Lago Titicaca (177 × 56 km, 3812 m), and myriads of small streams, some of which fed by heavy precipitation on the Andean slopes, grow and merge to form the giant tributaries of the Rio Amazonas. For more general information on the Andes and excellent photographs, the reader is referred to the works by Morrison (1974, 1975); a real appreciation for early exploration in the Andes can be gained from Whymper (1892).

The complex topography and variety of environments resulting from tectonic events and climatic fluctuations in the Pleistocene and continuing to the present provide an array of habitats for a diverse Andean fauna that is far richer than one might expect. More than 700 species of amphibians and reptiles are known to inhabit the Andes. The purposes of this paper are to 1) describe the distributional patterns of the Andean herpetofauna, 2) determine the origin of the fauna, 3) hypothesize geological and climatic changes that influenced the differentiation and dispersal of the Andean herpetofauna, and 4) examine the existing herpetofaunal communities in the Andes.

METHODOLOGY

The Andean herpetofauna never has been reviewed or summarized in its entirety. Some faunistic studies contributed much basic data. Thus, Ruthven's (1922) report on the herpetofauna of the Sierra Nevada de Santa Marta, Rivero's (1961) account of the frogs of Venezuela, Cei's (1962) study of Chilean amphibians, Rivero's (1963a) summary of the distribution of Venezuelan Andean frogs, Donoso-Barros' (1966) account of the reptiles of Chile, Roze's (1966) summary of Venezuelan snakes, and Cochran and Goin's (1970) account of Colombian frogs have been useful sources of information, as have been the more limited papers on the Loja Basin in Ecuador by Parker (1932, 1934, 1938) and on the Titicaca Basin by Parker (1940). The catalogues of Neotropical squamates by Peters and Orejas-Miranda (1970) and Peters and Donoso-Barros (1970) were a primary source for taxonomic literature on snakes and lizards, as were the checklists of leptodactylid frogs by Gorham (1966), *Eleutherodactylus* by Lynch (1976b), and hylid and centrolenid frogs by Duellman (1977).

Substantial distributional data are incorporated in numerous systematic studies, as follow: Brame and Wake (1963) on salamanders of the genus *Bolitoglossa*; Cei (1971, 1973, 1974a,b), and Cei and Castro (1973) on iguanid lizards; Cei (1972) on *Bufo*; Duellman (1972) on *Hyla*; Duellman (1974), and Duellman and Fritts (1972) on *Gastrotheca*; Duellman and Veloso (1977) on *Pleurodema*; Edwards (1974) on the frogs of the genus *Colostethus*; Fritts (1974) on lizards of the genus *Stenocercus*; Lynch (1975a-c, 1976b) on frogs of the genera *Eleutherodactylus* and *Phrynopus*; Montanucci (1973) on lizards of the genus *Pholidobolus*; Oftedal (1974) on lizards of the genus *Anadia*; Ruíz and Hernández (1976) on Colombian montane bufonids; Taylor (1968) on caecilians; Trueb (1971, 1974, 1979) on frogs of the genera *Rhombophryne*, *Hemiphractus*, and *Telmatobius*; Uzzell (1970, 1973) on microteiid lizards; Vellard (1951-1960) on Peruvian frogs; and Veloso and Trueb (1976) on frogs of the genus *Telmatobius*.

Much of the distributional data used here has not been published previously. Some of the data were obtained from museum collections in the United States, Europe, and South America, but much of it is from the extensive Andean collections in the Museum of Natural History at The University of Kansas. Distributional data are provided for many unnamed species that are designated solely by letters.

The 727 species of amphibians and reptiles known to occur in the Andes were tabulated for 1) altitudinal ranges, 2) major habitats occupied, and 3) physiographic regions inhabited (Appendices 15:1-3). Only species occurring above 1,000 m are included. Many species primarily inhabiting lowlands, and only peripherally inhabiting Andean slopes, were excluded.

The 27 physiographic regions are classified and defined in six units, as follow. These units are arbitrary groupings and do not necessarily correspond to geomorphological regions.

A. Venezuelan Andes

1. *Serranía de Paria*.—Easternmost highlands on the Península de Paria.
2. *Serranía de Turumiquire*.—Isolated highland mass in northeastern Venezuela.
3. *Cordillera de la Costa*.—The coastal ranges of northern Venezuela.
4. *Mérida Andes*.—The eastern spur of the Andes in western Venezuela.

B. Sierra Nevada de Santa Marta

5. *Sierra Nevada de Santa Marta*.—Isolated range in northern Colombia.

C. Northern Andes

6. *Cordillera Occidental in Colombia*.—The Andes west of the Río Cauca Valley.
7. *Cordillera Central in Colombia*.—The Andean range between the Río Cauca and Río Magdalena valleys.
8. *Cordillera Oriental in Colombia*.—The Andes east of the Río Magdalena Valley.
9. *Nudo de Pasto*.—The highland mass in southern Colombia and extreme north-

ern Ecuador from which the Colombian and Ecuadorian cordilleras diverge.

10. *Cordillera Occidental in Ecuador*.—The western Andean range.
11. *Cordillera Oriental in Ecuador*.—The eastern Andean range.
12. *Inter-Andean Basins in Ecuador*.—The high valleys lying between the eastern and western ranges.

D. Huancabamba Depression

13. *Huancabamba Depression*.—The low ranges and basins in northern Perú and southern Ecuador.

E. Central Andes

14. *Cordillera Central in Perú*.—The Andean range in northern Perú between Río Marañón and Río Huallaga valleys.
15. *Cordillera Oriental in northern Perú*.—The eastern range of the Andes to the east of the Río Huallaga and Río Mantaro valleys.
16. *Cordillera Oriental in southern Perú*.—The eastern range of the Andes east and north of the Río Apurimac and the Altiplano.
17. *Cordillera Occidental in northern Perú*.—The western range of the Andes north of Lima.
18. *Cordillera Occidental in southern Perú*.—The western range of the Andes south of Lima.
19. *Marañón Valley*.—The upper valley of the Río Marañón between the Cordillera Occidental and Cordillera Central in northern Perú.
20. *Huallaga Valley*.—The upper valley of the Río Huallaga between the Cordillera Central and Cordillera Oriental in central Perú.
21. *Mantaro-Apurimac Valleys*.—The intermontane valleys of the Río Mantaro and Río Apurimac in central Perú.
22. *Cordillera Oriental in Bolivia*.—The Andes north and east of the Altiplano in Bolivia.

F. Southern Andes

23. *Altiplano*.—The high Andean plateau

in Bolivia, southern Perú, and northern Argentina.

24. *Andes in northern Argentina*.—The ranges east of the Altiplano to 27°S Lat.
25. *Andes in northern Chile*.—The ranges west of the Altiplano to 27°S Lat.
26. *Andes in southern Chile*.—The western slopes of the Andes south of 27°S Lat.
27. *Andes in southern Argentina*.—The eastern slopes of the Andes south of 27°S Lat.

Many of the regions are definitive physiographically, whereas other divisions are ones of convenience for analyzing distributions. The Cordillera Central in Colombia is continuous with the Cordillera Oriental in Ecuador. The Cordillera Oriental in Perú is continuous with the Cordillera Oriental in Bolivia and the Andes in Argentina. The Cordillera Occidental in Perú is continuous with the Chilean Andes, the southern ranges of which are solely the western slopes of the Andes of southern Argentina.

The ten habitat types are defined, as follow (see Simpson, this volume, for more extensive descriptions and discussion of vegetation):

1. *Arid*.—Sparse, xeric-adapted vegetation on the western cordilleras in Perú and northern and central Chile and on the eastern cordilleras in central Argentina characterized locally by legumes (*Acacia*, *Adesmia*, *Prosopis*), cactus, and terrestrial bromeliads (*Puya*) (Fig. 15:1).
2. *Cloud forest*.—The humid lush forests on the windward slopes from Venezuela to Bolivia are termed variously humid montane forest, upper montane forest, or *ceja* (Fig. 15:2). The lower limits of this forest are usually no less than 1000 m, whereas the upper limit varies locally from 2600 to 3800 m. Characterized by a diversity of woody plants, especially various species of *Podocarpus*, the cloud forest has many tree ferns and epiphytes.
3. *Dry forest*.—Xerophytic scrub forest

dominated by legumes, principally *Acacia* and *Prosopis*, and a variety of cacti, is characteristic of the Andean slopes in southwestern Ecuador, the Huancabamba Depression, some interior valleys in Perú, Bolivia, and northern Argentina (Fig. 15:3).

4. *Nothofagus forest*.—This term applies to the austral cool temperate forests in southern Argentina and Chile dominated by various species of southern beech (*Nothofagus*) and conifers (*Araucaria*, *Cupressoides*, *Fitzroya*); see Formas (this volume) for a detailed discussion (Fig. 15:4).
5. *Páramo*.—The vegetation above tree line (2600–3800 m) in the northern Andes and Mérida Andes generally is composed of low (<1 m) herbaceous vegetation with some woody bushes (especially *Baccharis*), cushion plants (*Distichia*), grasses (especially *Festuca*), and in northern Ecuador, Colombia, and Venezuela the characteristic composites *Espeletia* (Fig. 15:5).
6. *Patagonian scrub*.—This cold-adapted, xerophilic vegetation formation characteristic of Patagonia ascends the eastern slopes of the Andes in central Argentina to elevations of about 3500 m and exists in local areas in Chile west of Andean passes (Fig. 15:6). Bushes (*Mulinum*, *Berberis*, and others) are mixed with grasses (*Festuca*, *Poa*, *Stipa*), herbs (*Senecio*, *Acaena*, etc.), and some low spiny sclerophylls (*Ephedra*, *Adesmia*, etc.).
7. *Puna*.—The montane habitat above tree line that is drier than páramo and extends from southern Ecuador to northern Argentina is called puna. The puna is dominated by bunch grasses (*Festuca*, *Poa*, and especially *Stipa*); in many extensive areas, grasses are the only evident vegetation (Fig. 15:7). Composites, such as *Baccharis*, *Lepidophyllum*, and *Senecio*, are widespread, whereas low trees (*Polylepis*) and cushion plants (principally the umbellifer *Azorella*) are local in their distributions. In many areas the puna

grasses are grazed by domestic herds of sheep, llamas, and alpacas (Fig. 15:8).

8. *Rainforest*.—The lowland and lower montane (<1000 m) rainforests are not part of the Andean vegetation; notation of the occurrence of a species in this habitat indicates that it inhabits rainforest in addition to some Andean habitat, usually cloud forest.
9. *Subpáramo*.—A localized ecotone between cloud forest and páramo occurs sporadically at elevations of 2700 to 3500 m along the eastern Andean front from Colombia to Bolivia. Usually the vegetation consists of stunted, closely packed trees (*Polylepis*) or bushes (*Baccharis*) heavily laden with mosses and in some areas supporting many bromeliads (Fig. 15:9). The bamboo (*Chusquea*) usually is present.
10. *Valley vegetation*.—This term is applied to the vegetation of the high inter-Andean valleys, which for centuries have been modified by man so that remaining grasses have been grazed, and fields are devoted to crops, principally wheat and potatoes. The numerous rock fences and irrigation ditches provide suitable habitats for many kinds of amphibians and reptiles (Fig. 15:10).

The taxonomy of many Andean amphibians and reptiles is known inadequately. Thorough taxonomic studies are needed for frogs of the genus *Telmatobius* (currently being studied by Linda Trueb), lizards of the genus *Proctoporus* (currently being studied by Thomas H. Fritts), and snakes of the genus *Atractus*. Taxonomic problems still remain in the large iguanid lizard genus *Liolaemus* and the hylid frog genus *Gastrotheca*. Based on the recent rate of acquisition of new species of frogs of the genera *Centrolenella*, *Colostethus*, and *Eleutherodactylus*, many more species remain to be discovered in unexplored and poorly collected ranges and valleys. At the present time the Ecuadorian Andes, Mérida Andes, Cordillera de la Costa in Venezuela, and southern Chilean Andes probably are the best-known regions, whereas the Cordillera Central in Perú, Cordillera Oriental



FIG. 15:1. Arid slopes on the west face of the Andes, 6 km E Lo Valdés, 2250 m, Provincia de Santiago, Chile.

Laderas áridas en el lado oeste de los Andes, 6 km E Lo Valdés, 2250 m, Provincia de Santiago, Chile.



FIG. 15:2. Cloud forest in Cordillera de la Costa, Rancho Grande, 1100 m, Estado de Aragua, Venezuela.

Selva de neblina en la Cordillera de la Costa, Rancho Grande, 1100 m, Estado de Aragua, Venezuela.

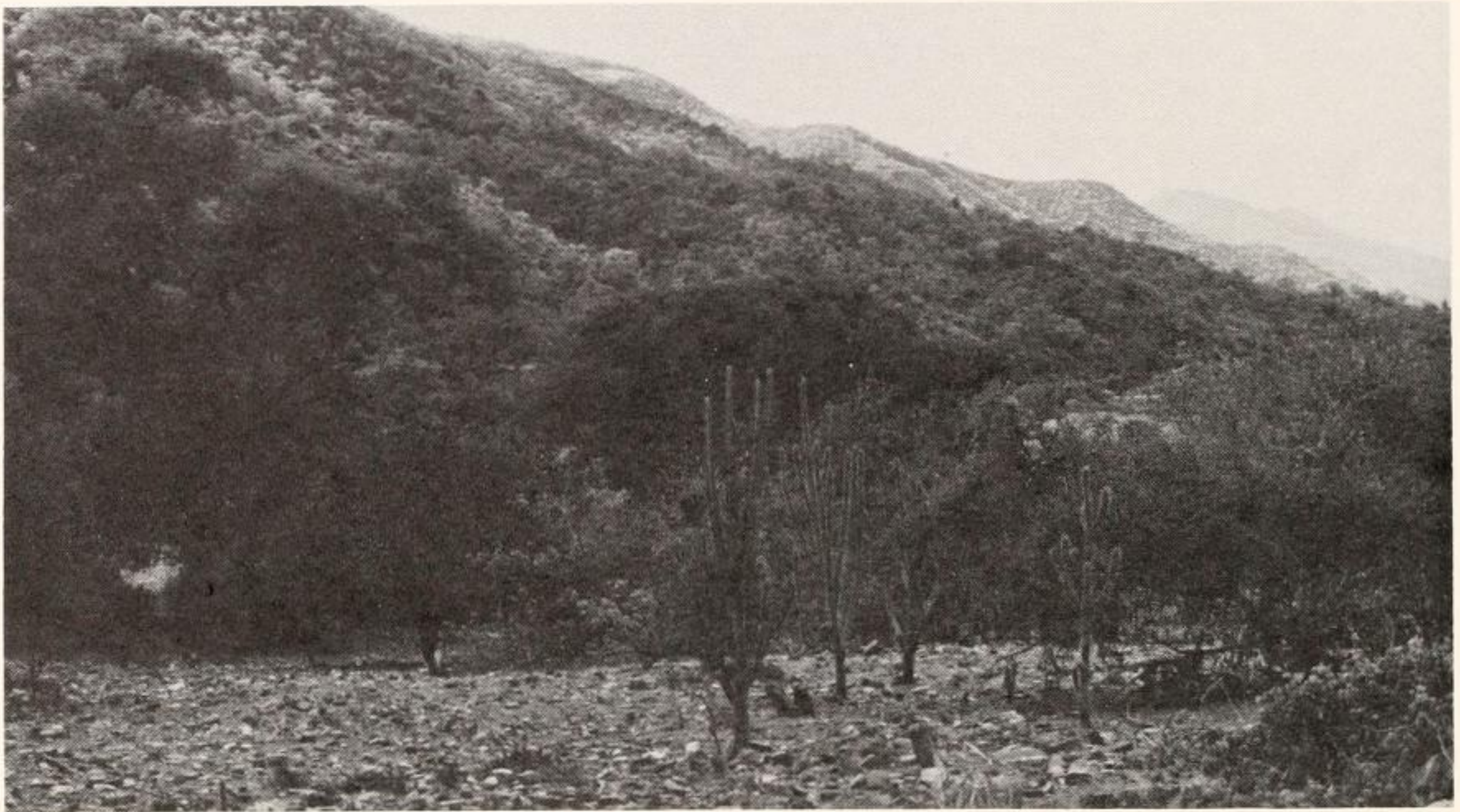


FIG. 15:3. Dry forest in an eastern valley, 15 km S Quiroga, 1750 m, Departamento de Cochabamba, Bolivia.
Selva seca en un valle del este, 15 km S Quiroga, 1750 m, Departamento de Cochabamba, Bolivia.

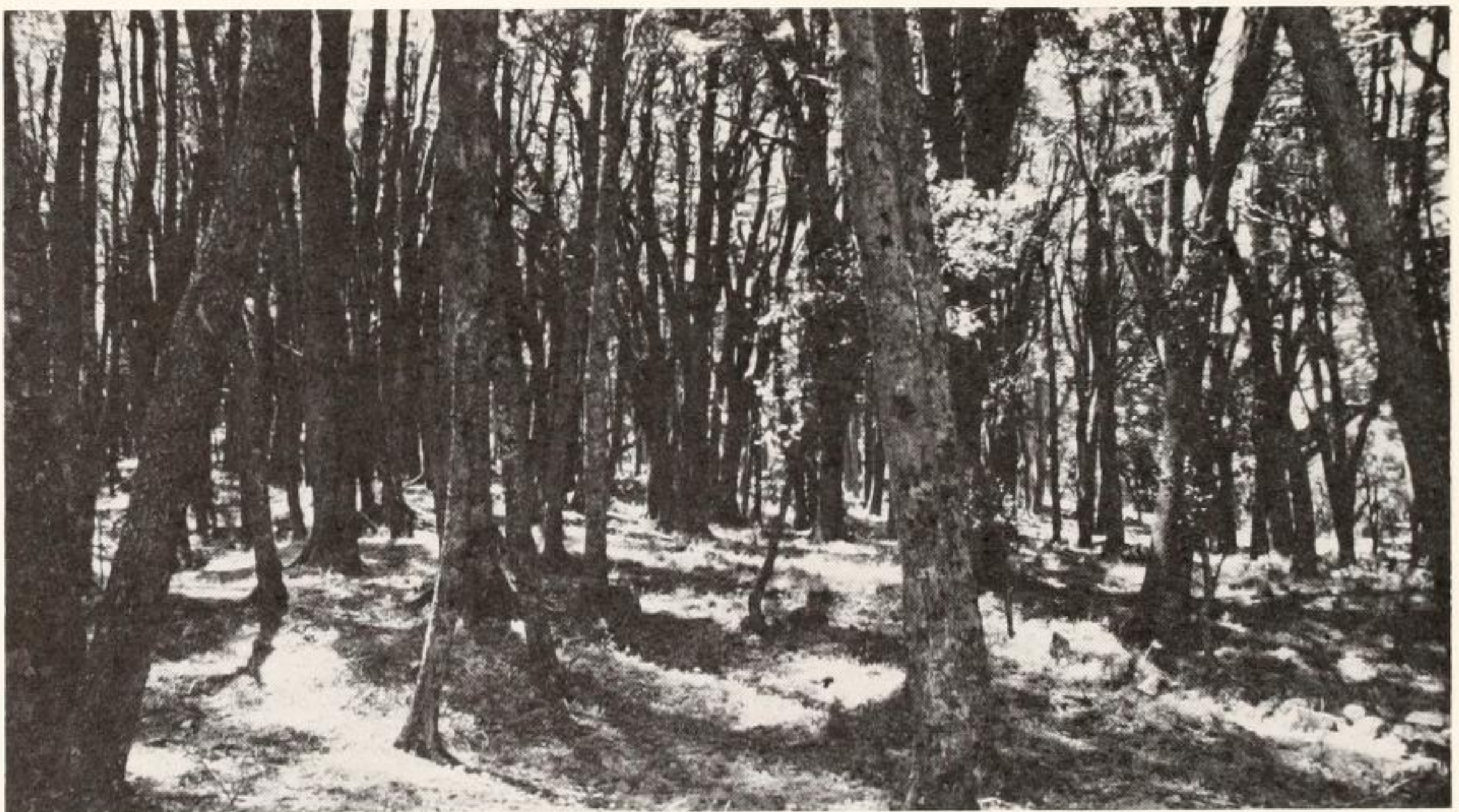


FIG. 15:4. *Nothofagus* forest at Lago de Huechulafquen, 900 m, Provincia de Neuquén, Argentina.
Selvas de Nothofagus en el Lago de Huechulafquen, 900 m, Provincia de Neuquén, Argentina.



FIG. 15:5. Páramo dominated by *Espeletia* in Páramo El Angel, 14 km SW Tulcán, 3340 m, Provincia de Carchi, Ecuador.

Paramo dominado por Espeletia en el Páramo El Angel, 14 km SO Tulcán, 3340 m, Provincia de Carchi, Ecuador.



FIG. 15:6. Patagonian scrub, with scattered *Adesmia*, on south slope of Paso El Choique, 1950 m, Provincia de Mendoza, Argentina.

Matorral patagónico, con Adesmia dispersas, en la ladera sur del Paso El Choique, 1950 m, Provincia de Mendoza, Argentina.



FIG. 15:7. Bunch grass puna, Pampas de Ramoscruz, 31 km W Orcos, 4120 m, Departamento de Ayacucho, Perú.

Puna con pasto en champas, Pampas de Ramoscruz, 31 km O Orcos, 4120 m, Departamento de Ayacucho, Perú.



FIG. 15:8. Rocky puna, Altiplano, 38 km W Challa, 4300 m, Departamento de Cochabamba, Bolivia.
Puna rocosa, Altiplano, 38 km O Challa, 4300 m, Departamento de Cochabamba, Bolivia.



FIG. 15:9. Subpáramo on Abra de Zamora, 2850 m, Provincia de Loja, Ecuador.
Subpáramo en Abra de Zamora, 2850 m, Provincia de Loja, Ecuador.



FIG. 15:10. Terraced valley at Puquina, 2900 m, Departamento de Moquegua, Perú.
Valle de andenes en Puquina, 2900 m, Departamento de Moquegua, Peru.

in northern Perú, Cordillera Oriental in Bolivia, and the Andes of northern Argentina probably are the poorest-known regions. Despite these limitations of the data and incomplete knowledge of the taxonomy, it is reasonable to determine broad distributional patterns and to interpret these patterns on the basis of generalized phylogenetic relationships and historical events in the Andes. Finally, an apology. I have written more about (and hopefully most accurately) the regions (northern Andes) and organisms (frogs) with which I am most familiar.

PATTERNS OF DISTRIBUTION

Each of the six major Andean units is discussed with respect to 1) historical geology, 2) physiography, 3) climate, and 4) herpetofauna. With the exception of the latter, the reader is referred to Simpson (this volume) for more complete discussions. The distributional data on the herpetofauna are summarized in Appendices 15:1-3.

Venezuelan Andes

The highest mountains in Venezuela are the Mérida, or Venezuelan, Andes. The complex ranges and intermontane valleys that comprise these mountains have a length of about 400 km and breadth of about 100 km (Oppenheim, 1937). The highest elevation is 5002 m on Pico Bolívar; snow line is between 4600 and 4700 m (Jahn, 1934). The Mérida Andes are separated from the Cordillera Oriental by elevations of less than 600 m in the Depresión de San Cristóbal, or Cúcuta, at the Colombian-Venezuelan border. According to Liddle (1946), the Mérida Andes were distinct from the main chain of the Andes until the end of the Eocene; the last orogeny began in the Oligocene and continues to the present (Shagan, 1975). According to Schubert (1974), significantly high elevations were attained only late in the Pleistocene. Páramo habitats, which descend to 2400 m in some places, comprise only 3500 sq km of area in the Mérida Andes (Jahn, 1931).

The Cordillera de la Costa had a similar geological history of uplift as the Mérida

Andes (Liddle, 1946); but the Cordillera de la Costa apparently was uplifted little or not at all in the Quaternary. Although some workers (e.g., Rivero, 1964) distinguish two major physiographic regions of the Cordillera de la Costa (Serranía del Litoral including the Serranía de Paria, and Serranía del Interior including the serranías incorporating Cerro Turumiquire and Cerro Periquito), I have recognized one major unit, the Cordillera de la Costa, and two isolated small ranges—the Serranía de Paria and Cerro Turumiquire. The Cordillera de la Costa is separated from the Mérida Andes by the low (± 500 m), subhumid Depresión de Barquisimeto. The highest peak in the Cordillera de la Costa is Pico Naiguatá at 2765 m (Aguerrevere and Zuloaga, 1937); this and 13 other peaks more than 2000 m are in the littoral section of the cordillera, which rises abruptly from the Caribbean coast (Fig. 15:11). The interior section of the Cordillera de la Costa is broad and has few peaks exceeding 1000 m. Disjunct to the east is Cerro Turumiquire (2630 m). The Depresión de Unare separates the main part of the Cordillera de la Costa from the narrow ranges on the peninsulas of Araya and Paria, where only two peaks exceed heights of 800 m (Davey, 1949). The higher (>850 m) northern (seaward) slopes of the cordillera support luxuriant cloud forest, which disintegrates into dry forest on most of the leeward slopes. Cloud forest occurs at elevations above 1500 m on Cerro Turumiquire and as low as 600 m in the Serranía de Paria.

In addition to the general references cited, distributional data for the Venezuelan highlands were obtained from Donoso-Barros (1968), Rivero (1963a,b, 1964, 1968, 1972, 1974), Rivero and Mayorga (1973), Test, Sexton and Heatwole (1966), Williams (1974), and Williams, et al. (1970). Published data were supplemented by information provided by Scott J. Maness and by material collected by me in 1974.

Forty-eight amphibians and 32 reptiles occur principally at elevations of more than 1000 m in the Venezuelan highlands.¹ Of

¹ Rivero ("1976" [1978]) named three additional species of frogs (*Colostethus*) from the Mérida Andes.

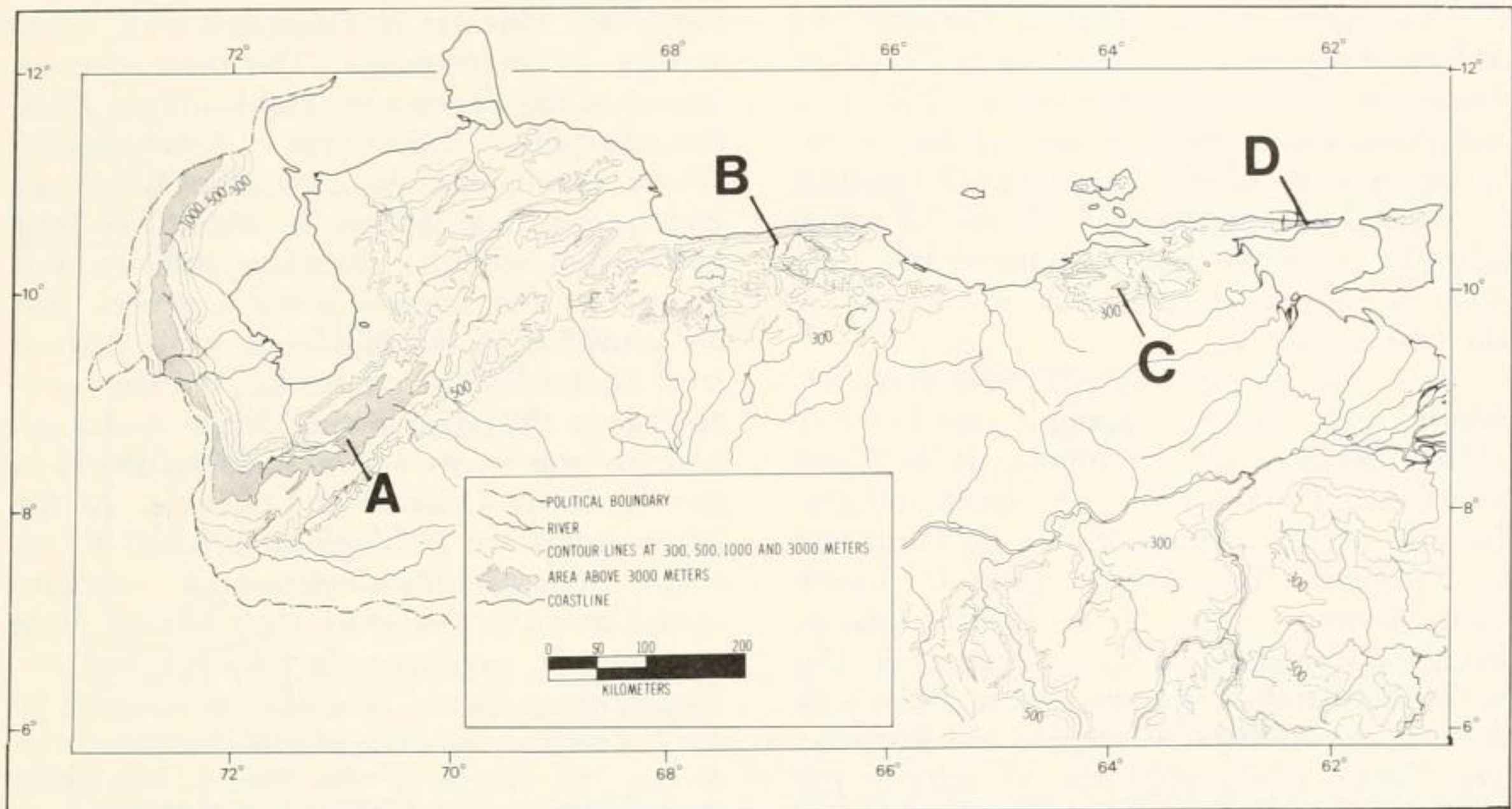


FIG. 15:11. The Venezuelan Andes. A. Mérida Andes; B. Cordillera de la Costa; C. Cerro Turumiquire; D. Serranía de Paria.

Los Andes venezolanos. A. *Los Andes de Mérida.* B. *Cordillera de la Costa.* C. *Cerro de Turumiquire.* D. *Serranía de Paria.*

these, only six are confined to elevations of more than 2500 m. All six occur in the Mérida Andes and include four frogs (*Eleutherodactylus boconoensis*, *E. ginesi*, *E. lancinii*, *Atelopus mucubajiensis*) and two lizards (*Anadia bitaeniata*, *A. brevirostris*). Only three other species exceed 2500 m—the salamander, *Bolitoglossa orestes*, and the frog, *Centrolenella buckleyi*, in the Mérida Andes, and the frog, *Colostethus mandelorum*, on Cerro Turumiquire.

Only four species are known from the Serranía de Paria and seven from Cerro Turumiquire, each having three and five endemic species, respectively.² Of the 46 species in the Cordillera de la Costa, 34 are endemic. Thus, in these three areas, specific endemism is 71–75 percent. Only 18 (56%) of the 32 species in the Mérida Andes are endemic. Despite the low (600 m) separation of the Mérida Andes from the Cordillera Oriental in Colombia, seven species occur in both cor-

dilleras. Two widespread frogs (*Hyla labialis* and *Centrolenella buckleyi*) inhabit subpáramo and páramo from 2000 to 2700 m in the Mérida Andes and similar habitats at 2400 to 3000 m (*Hyla*) and 2100 to 3400 m (*Centrolenella*) in Colombia. The other species—*Gastrotheca nicefori* (1575 m), *Anolis nigropunctatus* (1200 m), *Chironius monticola* (1000–1600 m), *Leimadophis bimaculatus* (1400–2500 m), and *Micrurus mipartitus* (800–2000 m) inhabit cloud forest on both sides of the Depresión de San Cristóbal. Other species in the Mérida Andes have affinities with species in the Colombian Andes. *Atelopus oxyrhynchus* and *A. mucubajiensis* are members of the *Atelopus ignescens* group, which is speciose in Colombia and Ecuador and occurs in the Sierra Nevada de Santa Marta (Rivero, 1963b). *Hyla platydactyla* is a member of the *Hyla bogotensis* group containing four species in the main Andean cordillera. One salamander (*Bolitoglossa savagei*, 1000–2000 m) and one snake (*Micrurus mipartitus*, 1600–2000 m) occur in the Mérida Andes and the Sierra Nevada de Santa Marta in northern Colombia.

² S. J. Gorzula (pers. comm.) collected six additional species of frogs (2 *Eleutherodactylus*, 3 *Centrolenella*, and *Flectonotus*) in the Serranía de Paria in 1978.

The major faunal affinities between the Mérida Andes and Cordillera de la Costa are among six snakes—*Atractus badius*, *Chironius monticola*, *Dendrophidion percarinatus*, *Lampropeltis triangulum*, *Leimadophis zweifeli*, and *Micrurus mipartitus*, all but two of which have lower distributional limits of less than 1000 m. No frogs or lizards are shared by the two cordilleras.

Two species of frogs (*Colostethus herminae* and *Eleutherodactylus urichi*) are shared between the Cordillera de la Costa and Cerro Turumiquire; the *Eleutherodactylus* also occurs in the Serranía de Paria and on Trinidad. According to John D. Lynch (pers. comm.), many of the *Eleutherodactylus* in the Cordillera de la Costa have affinities with West Indian species rather than with those in the Andes of Colombia and Ecuador. This faunal relationship also appears in the hylid frog *Flectonotus pygmaeus* that inhabits the Cordillera de la Costa and Isla Tobago north of Trinidad. Two other species are included in the genus—*F. fitzgeraldi* on Trinidad and *F. fissilis* in the highlands of southeastern Brasil.

Five inhabitants of cloud forest in the Venezuelan highlands (2 frogs—*Gastrotheca nicefori*, *Centrolenella fleischmanni*; 3 snakes—*Dendrophidion percarinatus*, *Lampropeltis triangulum*, *Micrurus mipartitus*) also occur in cloud forests in lower Central America. The hylid frog, *Phyllomedusa medinae*, belongs to a group having a species in lower Central America (*P. lemur*), one on the eastern slopes of the Andes in Ecuador (*P. buckleyi*), and an unnamed species on the Pacific slopes in Colombia (Duellman, 1970).

Two monotypic genera of snakes (*Umbri-vaga mertensi* and "*Urotheca*" *williamsi*) are endemic to the Cordillera de la Costa. No species are shared with the Guiana Highlands.

Thus, each of the four regions of the Venezuelan highlands has endemic species of amphibians and reptiles; those of the two small highland areas (Cerro Turumiquire and Serranía de Paria) seem to have been derived from the Cordillera de la Costa, which shares few species with the Mérida Andes (Fig. 15: 12). Thirty-two species occur in the Mérida Andes, as compared with 103 species in the

Cordillera Oriental in Colombia; only seven species are in common. The most speciose genera in the Venezuelan highlands are *Eleutherodactylus*, *Colostethus*, *Centrolenella*, *Anolis*, *Anadia*, and *Atractus*, all of which are widespread and diverse in humid lowland and foothill habitats. Therefore, it seems most likely that the species of these genera that are endemic to the highlands were derived from lowland ancestral stocks. A minor percentage of the fauna of the Mérida Andes apparently was derived from highland stocks in the Cordillera Oriental of Colombia. In the latter group are *Bolitoglossa orestes*, *B. savagei*, *Atelopus mucubajensis*, *A. oxyrhynchus*, *Gastrotheca nicefori*, *Hyla labialis*, *Hyla platydactyla*, *Centrolenella buckleyi*, and *Anolis nigropunctatus*. Certainly in contrast to the Colombian and Ecuadorian ranges of the Andes, the fauna of the Mérida Andes is depauperate; this suggests that the Depresión de San Cristóbal has been an effective barrier to the dispersal of most highland groups. Furthermore, the recency of elevation of the Mérida Andes, combined with late Pleistocene glaciation of the small areas now supporting páramo, may be partly responsible for the few high montane species of amphibians and reptiles.

Sierra Nevada de Santa Marta

An isolated volcanic range, the Sierra Nevada de Santa Marta, consists of an area of only about 16,000 sq km. The highest elevations, such as Pico Cristóbal Colón at 5775 m, are perpetually covered with snow. The sierra rises abruptly from the Caribbean coastal plain and is narrowly separated by arid lowlands at elevations of less than 500 m from the northern part of the Cordillera Oriental of the Andes; the northern part of the cordillera along the Colombian-Venezuelan border is the Sierra de Perijá, which attains elevations of 3750 m. The first uplift of the Sierra Nevada de Santa Marta was in the Miocene, but the final uplift did not occur until the end of the Pleistocene (Gansser, 1955). According to Carriker (1922), cloud forest occurs at elevations of 1385 to 2200 m, but I have observed cloud forest on Cerro San Lorenzo (= Cerro Kennedy) at 2700 m.

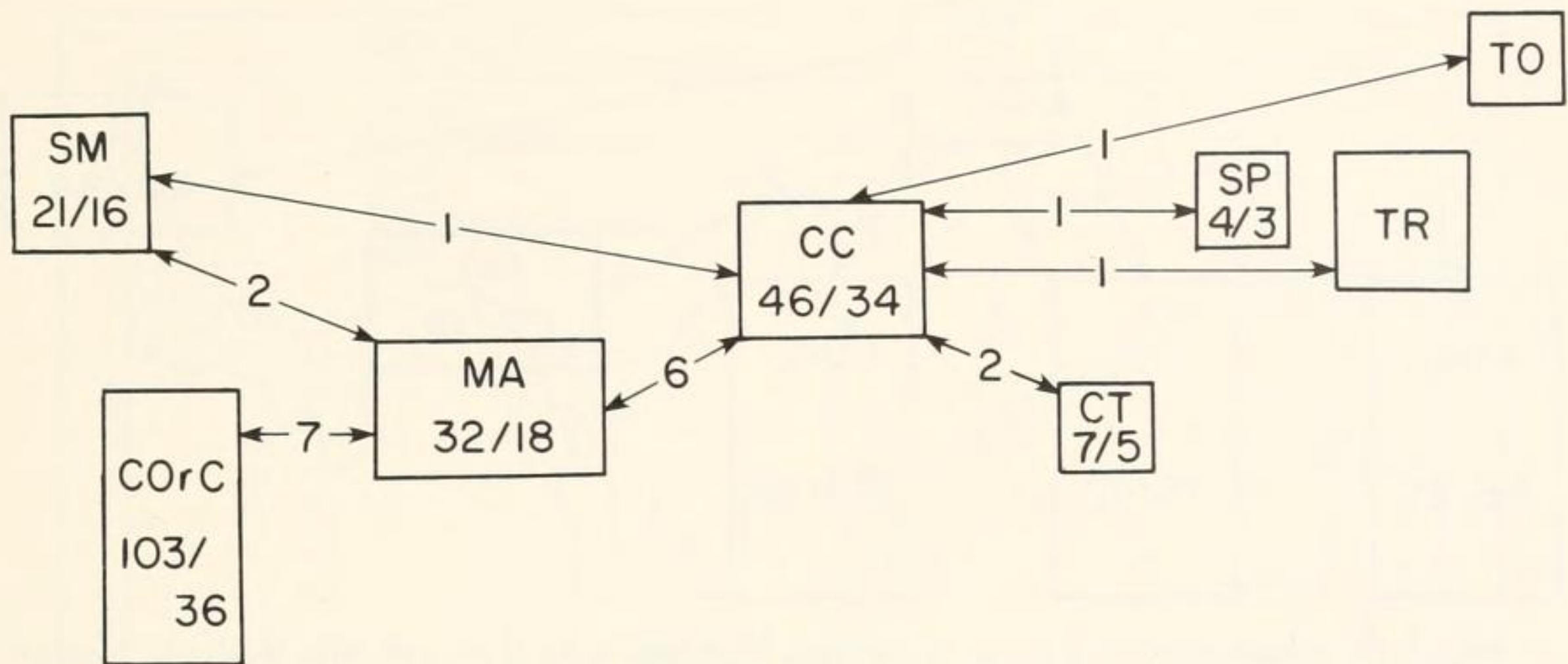


FIG. 15:12. Herpetofaunal comparisons of the regions of the Venezuelan Andes and adjacent areas. Numbers in blocks are number of species/number of endemic species; numbers of shared species are within arrows. CC = Cordillera de la Costa; COrC = Cordillera Oriental de Colombia; CT = Cerro Turumiquire; MA = Mérida Andes; SM = Sierra Nevada de Santa Marta; SP = Serranía de Paria; TO = Tobago; TR = Trinidad.

Comparaciones faunísticas de la herpetofauna de las regiones de los Andes venezolanos y áreas adyacentes. Números dentro de bloques representan número de especies/número de especies endémicas; número de especies en común están en las flechas.

Páramo exists above tree line to the lower limits of snow at about 4900 m (Carriker, 1922).

The basis for a discussion of the herpetofauna of the Sierra Nevada de Santa Marta is Ruthven's (1922) account, supplemented by my own field work in June 1974. Ruthven's taxonomy was modified by Brame and Wake (1963), Cochran and Goin (1970), Lynch (1975b, 1978a), Oftedal (1974), and Rivero (1963b).

Of the 21 species of amphibians and reptiles known from the páramo and cloud forest on the Sierra Nevada de Santa Marta, 16 are endemic. Four of the nonendemic species also occur in the Cordillera Oriental of the Andes. Of these, one frog, *Eleutherodactylus prolixodiscus*, and a teiid lizard, *Anadia pulchella*, occur at elevations of 2100 to 2700 m in the Cordillera Oriental. The frog *Amblyphrynus ingeri* inhabits cloud forests at 1720 to 1980 m in the Cordillera Oriental and the Cordillera Central. The snake *Micrurus mipartitus* occurs at elevations of less than 2000 m in the Colombian Andes, Sierra Nevada de Santa Marta, Mérida Andes, Cordillera de la Costa, and highlands in lower Central America. The salamander, *Bolitoglossa savagei*, inhabiting cloud forest at 1000 to 2100 m in the

Sierra Nevada de Santa Marta also occurs at 2000 m in the Mérida Andes (Brame and Wake, 1963).

Of the 16 endemic species, three frogs (*Atelopus carrikeri*, *A. walkeri*, *Centrolenella* sp. "P") have relatives in the Cordillera Oriental and in the Mérida Andes. Two frogs (*Colostethus* sp. "A," *Cryptobatrachus boulengeri*) have relatives in the Colombian Andes. The relationships of the enigmatic frog *Geobatrachus walkeri* are unknown. The reptiles (*Pseudogonatodes*, *Anolis*, *Atractus*) and two frogs that are members of the *Eleutherodactylus fitzingeri* group (*E. carmelitae* and *E. insignitus*) have many congeners in the lowlands. The other species of *Eleutherodactylus* are members of the *Eleutherodactylus unistrigatus* group and have relationships with species in the Cordillera de la Costa in Venezuela (John D. Lynch, pers. comm.).

The apparent absence of tree frogs of the *Hyla bogotensis* group and *Gastrotheca* is noteworthy; both are represented by numerous species in the cloud forests in the Colombian Andes.

On the basis of the limited information available, it seems that some of the herpetofauna of the Sierra Nevada de Santa Marta might have been derived from the Cordillera

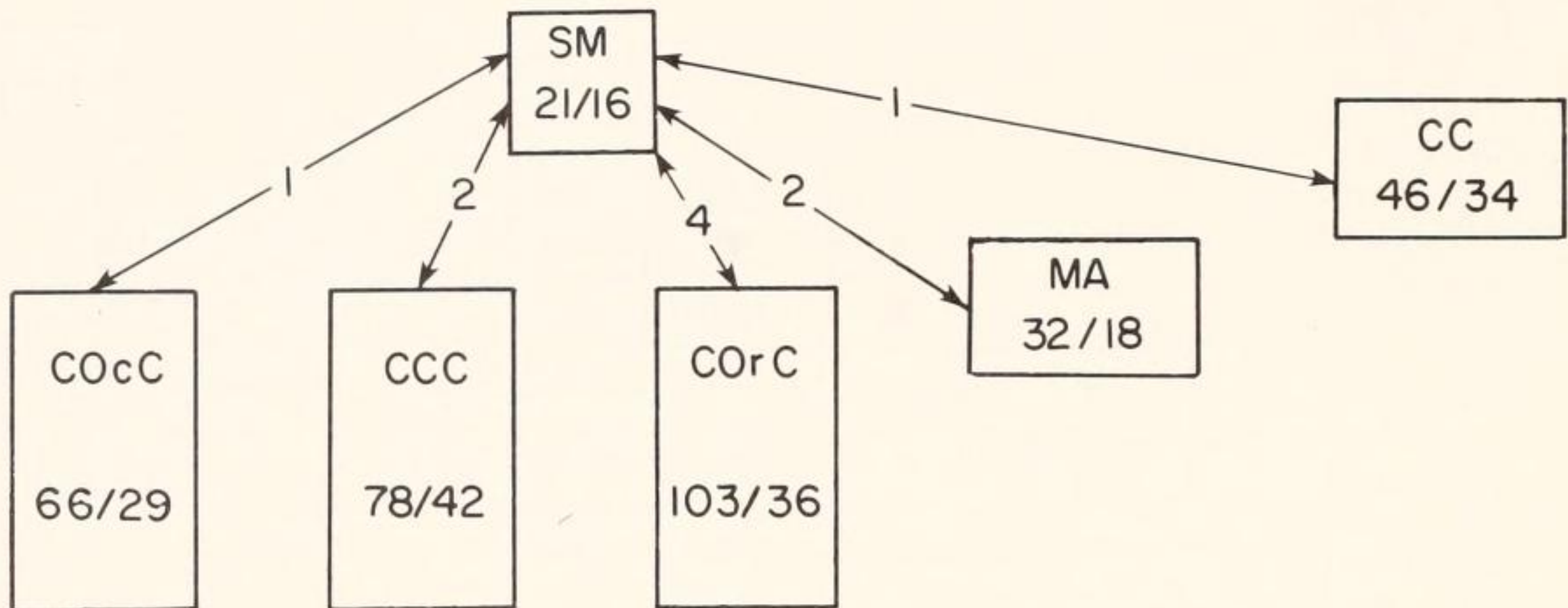


FIG. 15:13. Herpetofaunal comparisons of the Sierra Nevada de Santa Marta with other highlands. Numbers in blocks are number of species/number of endemic species; numbers of shared species are within arrows. CC = Cordillera de la Costa; CCC = Cordillera Central de Colombia; COcC = Cordillera Occidental de Colombia; COrC = Cordillera Oriental de Colombia; MA = Mérida Andes; SM = Sierra Nevada de Santa Marta.

Comparaciones faunísticas de la herpetofauna de la Sierra Nevada de Santa Marta con otras tierras de alturas. Números dentro de bloques representan número de especies/número de especies endémicas; número de especies en común están en las flechas.

de la Costa in Venezuela, some from the Mérida Andes, some from the Cordillera Oriental, and some from the surrounding lowlands (Fig. 15:13). With the exception of the widespread *Micrurus mipartitus*, no species are shared with the Central American highlands. Much exploration remains to be done in the Sierra Nevada de Santa Marta, a region that probably has many more species than known at present. Also, the geographically important but biologically unexplored Sierra de Perijá may hold the key to understanding the faunal relationships of the Sierra Nevada de Santa Marta.

Northern Andes

The northern Andes are comprised of five major north-south ranges diverging from the Nudo de Pasto and a series of high intermontane basins in Ecuador; the entire northern Andes extend for about 1800 km from the Caribbean lowlands at 10°50'N to the Huanabamba Depression at 4°30'S. Central to the physiography of the northern Andes is the high massif of the Nudo de Pasto in southern Colombia and northern Ecuador (Fig. 15:14). The Nudo de Pasto encompasses a north-south extent of about 110 km and a breadth of about 130 km. The nudo is bor-

dered to the northwest by the Río Patía, to the northeast by the headwaters of the Río Caquetá, and to the south by the Río Chota. Much of the nudo is above 3000 m with two peaks, Volcán Chiles and Volcán Cumbal, reaching 4760 m.

The Andes north of the Nudo de Pasto form three distinct ranges. The western range, the Cordillera Occidental extends for about 650 km between the Pacific lowlands and the valley of the Río Cauca. The southern border is the Río Patía; the dry upper valley of the river at about 1200 m separates the Cordillera Occidental from the Nudo de Pasto. The Cordillera Occidental is narrow (<50 km) and lacks continuous high ridges; the two highest peaks are Cerro Tamaná (4200 m) and Pico Frontino (4080 m).

The Cordillera Central extends 750 km north from the Nudo de Pasto; this range about 100 km in width is bordered on the west by the valley of the Río Cauca and on the east by the valley of the Río Magdalena. Extensive areas are above 3000 m, and four peaks with permanent snow exceed 5000 m—Nevado del Huila (5760 m), Nevado del Quindío (5400 m), Nevado del Ruíz (5400 m), and Nevado del Tolima (5215 m).

The Cordillera Oriental is narrowly sep-

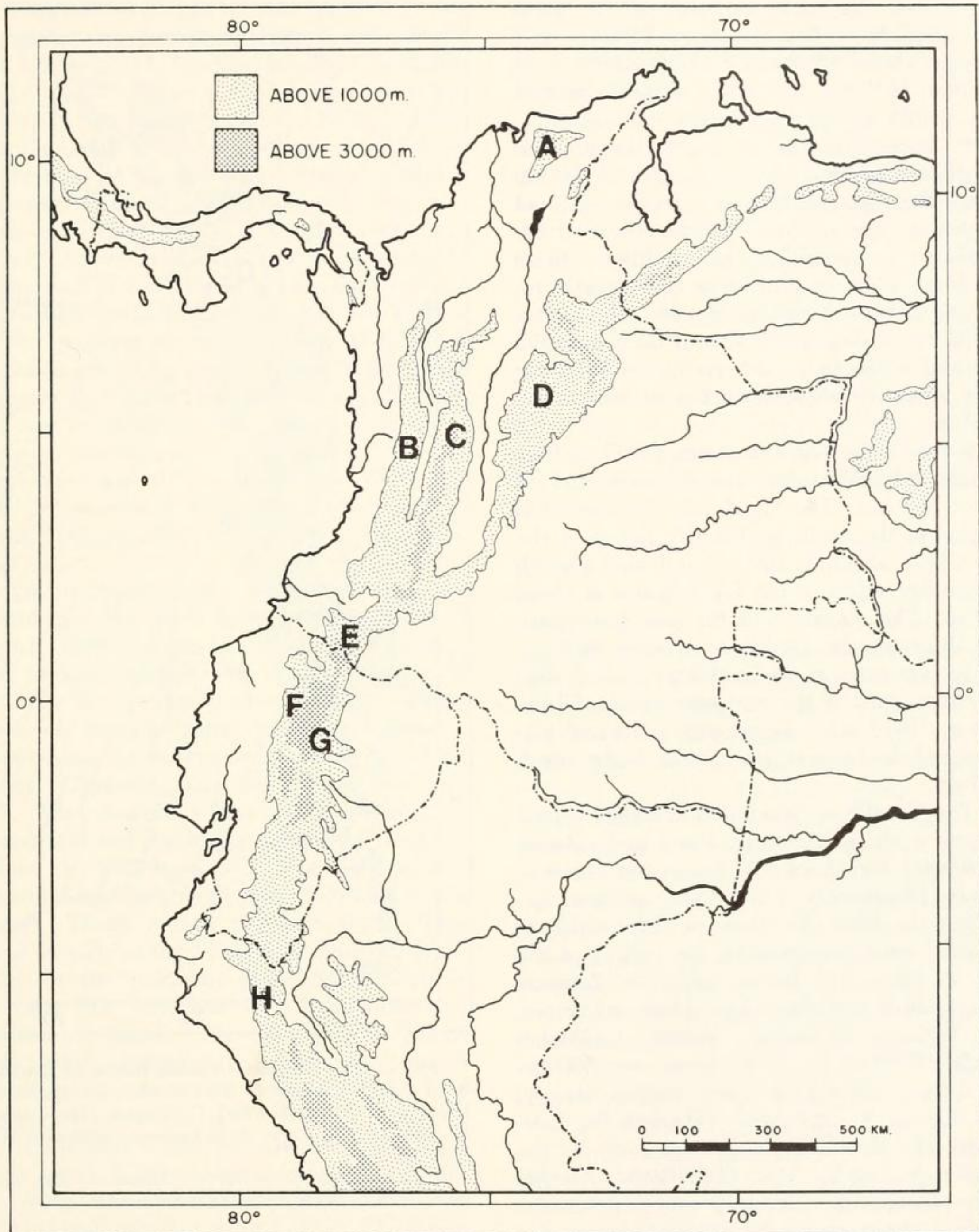


FIG. 15:14. The northern Andes. A. Sierra Nevada de Santa Marta; B. Cordillera Occidental de Colombia; C. Cordillera Central de Colombia; D. Cordillera Oriental de Colombia; E. Nudo de Pasto; F. Cordillera Occidental de Ecuador; G. Cordillera Oriental de Ecuador; H. Huancabamba Depression. The inter-Andean Basins lie between the Cordillera Occidental and the Cordillera Oriental in Ecuador.

Los Andes del norte. Las hoyas interandinas están entre la Cordillera Occidental y la Cordillera Oriental en Ecuador.

arated from the Nudo de Pasto by the upper Río Caquetá Valley at about 1200 m and extends about 1200 km north-northeastward to about $10^{\circ}50'N$, where the northern part of the cordillera closely approximates the disjunct Sierra Nevada de Santa Marta. The Cordillera Oriental reaches a width of 200 km where the topography is a complex array of ranges and basins. With the exception of the northern one-fourth of the cordillera, there are large areas at elevations above 3000 m; the highest peak is the Nevado del Cocuy (5493 m). Lying to the east of the Cordillera Oriental is the isolated Serranía de la Macarena which reaches elevations of more than 2000 m.

South of the Nudo de Pasto, the Cordillera Occidental of Ecuador extends southward for about 500 km. The Cordillera Occidental is limited in the north by the dry valley of the Río Chota at about 1500 m and in the south by the dry valley of the Río Jubones at about 900 m. The elevation of the entire southern two-thirds of the cordillera exceeds 3000 m. Many volcanoes in the cordillera exceed 4500 m; the highest is the majestic Volcán Chimborazo (6310 m), capped with snow and glaciers and the highest peak in the Andes north of Perú.

The Cordillera Oriental of Ecuador is continuous with the Nudo de Pasto and extends southward for about 620 km to the Huanca-bamba Depression. Unlike the western cordillera, the high elevations of the Cordillera Oriental are interrupted by the valleys of the Río Pastaza, Río Paute, and Río Zamora. The eastern cordillera has many volcanoes, the highest of which, Volcán Cayambe, reaches 5790 m; three volcanoes over 5000 m are active—Volcán Cotopaxi, Volcán Sangay, and Volcán Tungurahua. Whereas the Cordillera Occidental drops precipitously to the Pacific lowlands, the Cordillera Oriental slopes much more gradually into the Amazon Basin. Three disjunct highland areas rise from the foothills of the Cordillera Oriental—Cerro Sumaco (3900 m), Cordillera de Cutucú (2200 m), and Cordillera del Condor (2450 m).

Between the eastern and western cordilleras in Ecuador are 10 basins (*cuencas* or

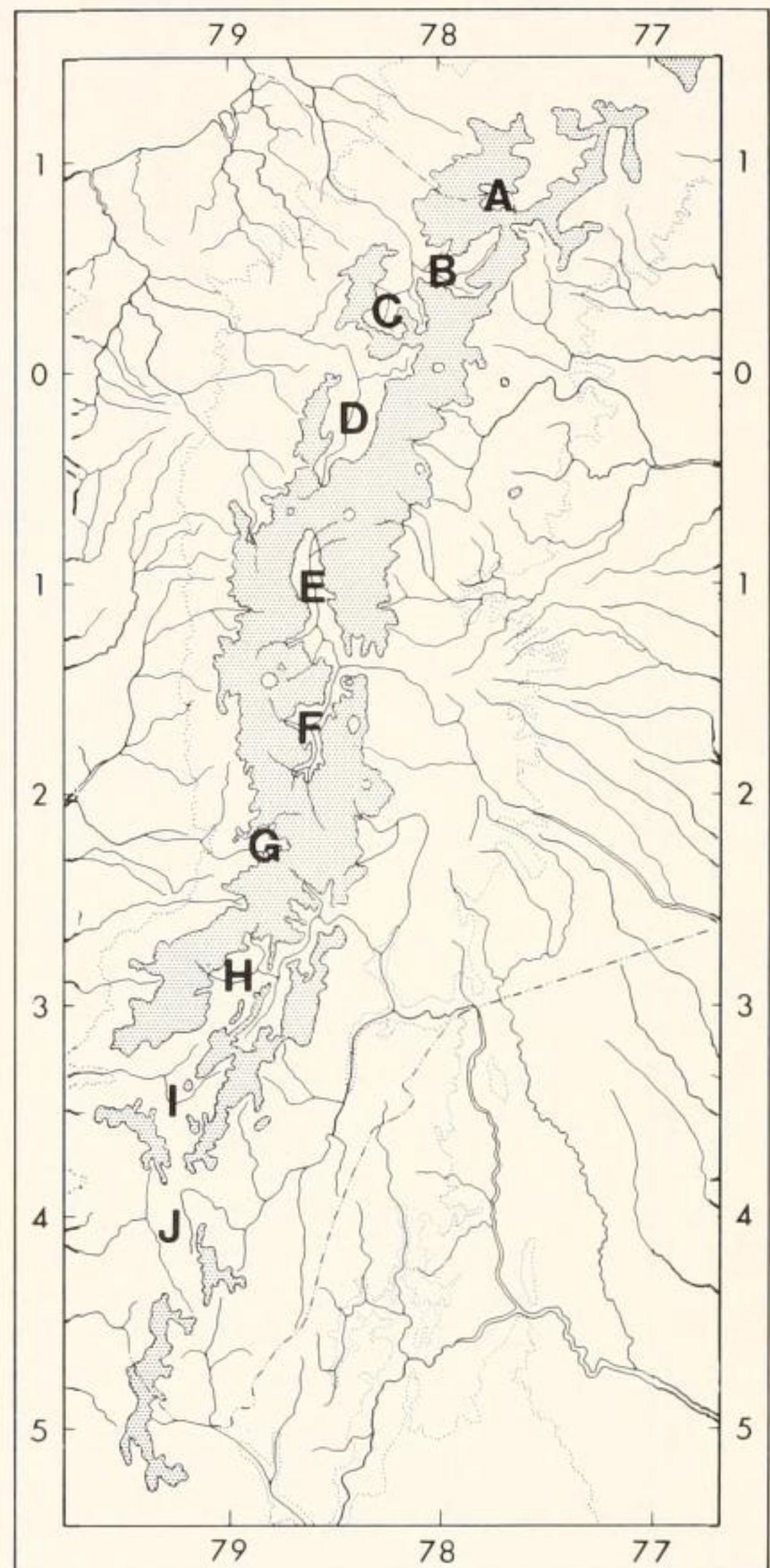


FIG. 15:15. The Inter-Andean Basins of Ecuador. A. Tulcán; B. Ibarra; C. Otavalo; D. Quito; E. Latacunga; F. Riobamba; G. Alausí; H. Cuenca; I. Saraguro; J. Loja. Area between 3000 and 5000 m is shaded.

Las hoyas interandinas de Ecuador. Las áreas entre 3000 y 5000 m están sombreadas.

hoyas) that are separated by transverse ridges (*nudos*) completely or partially separating the basins and in most cases connecting the eastern and western cordilleras. The basins have elevations ranging from 2000 to 3100 m (Fig. 15:15).

The northern Andes have received considerable geological study (Bürgl, 1961; Herd and Naeser, 1974; Sauer, 1965, 1971; Shagam, 1975) and intensive palynological investigation (van der Hammen, et al., 1973; van der Hammen, 1974). The conclusions of these workers and Simpson (this volume) indicate that the northern Andes probably had few areas over 1000 m above sea level at early Pliocene time. The major orogeny occurred at the end of the Pliocene with the uplift of the eastern cordilleras taking place before that of the western cordilleras. The absence of evidence of glaciation on some high peaks suggests that their final uplift occurred after the last major glaciation. Nonetheless, most areas above 3700 m were glaciated; climatic depression was in the magnitude of 6–7°C with a downward shift of environments of about 1000 to 1200 m (van der Hammen, 1974).

The extensive areas above tree line are humid and cool with annual precipitation of 1000 to 2000 mm and little seasonal fluctuation in temperature, but daily variation of 10°C or more (Cuatrecasas, 1968). These areas of páramo have grasses (*Festuca*), rosette herbs (*Espeletia* and *Senecio*), cushion plants (*Distichia*), and low bushes (*Baccharis*). The western slopes of the Cordillera Occidental and the eastern slopes of the Cordillera Oriental from the Depresión de San Cristóbal southward support luxuriant cloud forests. These humid montane forests also occur locally in the Cordillera Central, especially in the northern part. Subpáramo is common but localized in the eastern and western cordilleras. The inter-Andean basins in Ecuador possibly were subpáramo prior to human modification into cultivated fields and grazing of livestock.

In addition to the general publications already cited, I have drawn information from the works on anurans by Duellman (1972, 1973), Duellman and Altig (1978), Duellman and Simmons (1977), Lynch (1975a,b, 1976a, 1979), Lynch and Duellman (1973, 1979), Myers and Daly (1976a,b), and Peters (1973). The works Myers (1973, 1974) and Savage (1960) on colubrid snakes also were used. Much of the distributional data is

based on the extensive collections in the Museum of Natural History at The University of Kansas and in the National Museum of Natural History.

Herpetologically, the northern Andes have the richest fauna in the continent; 415 (57%) of the 727 Andean species occur in this region. Of these, 345 species (83%) are endemic to the northern Andes. The taxonomic disposition of the 415 species (number of endemics in parentheses) is caecilians 15 (12), salamanders 11 (11), frogs 262 (225),³ lizards 54 (40), snakes 73 (57). Seven genera (*Amphignathodon*, *Centrolene*, *Osornophryne*, *Phenacosaurus*, *Pholidobolus*, *Saphenophis*, *Synophis*) are endemic to the northern Andes, and one (*Cryptobatrachus*) is endemic save for one species in the Sierra Nevada de Santa Marta.

Of the 70 species having ranges extending beyond the limits of the northern Andes, 43 also are present in the adjacent lowlands. Some of these also occur in the central Andes, especially species that inhabit rainforest and cloud forest. Thus, 15 species are shared between the Cordillera Oriental in Ecuador and the Cordillera Central in Perú, and 20 are shared between the former and the Cordillera Oriental in Perú. Fourteen species on the Pacific slopes of the Cordillera Occidental in Colombia and Ecuador, and/or the northern parts of the Colombian cordilleras are shared with the highlands in lower Central America; these include six frogs (*Gastrotheca nicefori*, *Hemiphractus fasciatus*, *Centrolenella fleischmanni*, *C. griffithsi*, *C. prosoblepon*, *C. valerioi*), five lizards (*Anolis antonii*, *A. chloris*, *Basiliscus galeritus*, *Polychrus gutturosus*, *Priodontactylus vertebralis*), and three snakes (*Dendrophidion percarinatus*, *Micrurus multipartitus*, *Bothrops schlegeli*). With the exception of *Gastrotheca nicefori* and *Centrolenella griffithsi*, all of these species range well below 1000 m. As noted previously, four species are shared with the Sierra Nevada de

³ Not included in these figures or in Appendix 15:2 are *Atelopus carauta* from 1300 m in the Cordillera Occidental of Colombia (Ruíz and Hernández (1978) or *Colostethus abditaurantius* from 1450 m in the Cordillera Central of Colombia (Silverstone, 1975).

Santa Marta, and seven are shared with the Mérida Andes.

If only those species that do not occur below 2500 m are considered, 72 of the 73 species are endemic to the northern Andes. The exception is the boid snake *Tropidophis taczanowskyi*, which inhabits the Cordillera Oriental in Ecuador and the Cordillera Central in Perú.

Within the northern Andes, only two species, *Centrolenella buckleyi* (2100–3400 m in subpáramo and páramo) and *Eleutherodactylus w-nigrum* (1230–2800 m in cloud forest and subpáramo) occur in all seven regions. *Eleutherodactylus vertebralis* (2340–3500 m in subpáramo and páramo) occurs in the three Colombian cordilleras, the Nudo de Pasto, and the Cordillera Occidental in Ecuador. Four species of frogs (*Eleutherodactylus buckleyi*, *E. unistrigatus*, *Atelopus ignescens*, and *Gastrotheca riobambae*) distributed mostly above 2500 m occur in four regions; three snakes (*Chironius monticola*, *Rhadinaea lateristriga*, and *Micrurus mipartitus*) distributed below 2000 m also occur in four regions. Of the remaining 405 species in the northern Andes, 155 species occur in two or three regions, and 250 are endemic to a given region, with the largest number of endemics in the Cordillera Oriental in Ecuador (74) and the Cordillera Occidental in Ecuador (65), but with the highest percent of endemism in the Cordillera Central in Colombia (54%).

The highest faunal similarities among the seven regions in the northern Andes are between the eastern cordilleras in Colombia and Ecuador (45 species in common) and the western cordilleras in Colombia and Ecuador (33 species in common) (Fig. 15:16). The low number of species (23) and endemics (1 lizard, *Proctoporus laevis*) in the Nudo de Pasto reflects a bias in the analysis; only high elevations (>2500 m) were assigned to the nudo. The herpetofauna of the inter-Andean basins is composed mostly of species also inhabiting the adjacent cordilleras. Only three species (2 lizards—*Pholidobolus montium*, *Proctoporus oculatus*; 1 snake—*Atractus lehmanni*) are restricted to the basins. The

southernmost basin (Loja) is considered to be part of the Huancabamba Depression.

Only considering those 73 species that do not occur below 2500 m, a much different picture is evident (Fig. 15:17). Endemism in each region ranges from 20 percent in the Nudo de Pasto to 100 percent in the Cordillera Occidental in Colombia. Whereas the eastern cordilleras in Colombia and Ecuador and the western cordilleras in Colombia and Ecuador shared the greatest numbers of species when the entire fauna was considered, in an analysis of only the high montane species, they have no species in common.

The greatest species richness and highest percentage of endemism in the northern Andes is amongst the frogs (especially *Colostethus*, *Eleutherodactylus*, and *Centrolenella*), which form 60 percent of the entire Andean herpetofauna, but 65 percent in the northern Andes and 71 percent in the Cordillera Oriental in Ecuador. Although the entire fauna in the equatorial cordilleras is large, local communities are much smaller. Altitudinal and latitudinal changes in community composition result in localized faunas in the cloud forest, subpáramo, and páramo, with generally decreasing numbers of species at higher altitudes. Equatorial transects in the Cordillera Occidental and Cordillera Oriental reveal the presence of 62 and 79 species, respectively (Fig. 15:18). On the eastern slopes there is a diminution of species at about 2000 m; this is especially evident upon examining the altitudinal distribution of individual species (Fig. 15:19). Analysis of broad latitudinal distributions of species on the eastern slopes of the Cordillera Oriental shows that even at lower elevations (1000–1500 m) more than one-third of the species have limited distributions, whereas this percentage nearly doubles at elevations above 2500 m (Table 15:1).

High species richness, especially for anurans, in the equatorial cordilleras can be ascribed to the equable conditions with moderate to cool temperatures and high humidity relatively constant throughout the year. Local endemism, especially in the Cordillera Oriental in Ecuador, most likely is due to the discontinuous highlands.

TABLE 15:1.—Latitudinal Distribution of 79 Species of Amphibians and Reptiles on the Andean Slopes of Ecuador.

Elevation	N	Ecuador Only	Ecuador and Colombia	Ecuador and Perú	Colombia Ecuador Perú
1000–1500 m	44	17 (38.6%)	15 (34.1%)	6 (13.6%)	6 (13.6%)
1500–2500 m	43	25 (58.6%)	10 (22.7%)	6 (13.6%)	2 (04.5%)
>2500 m	17	11 (64.7%)	6 (35.3%)	0 (00.0%)	0 (00.0%)

Huancabamba Depression

Along the entire length of the main range of the Andes there is only one pass below tree line. This is in the complex system of low ranges and basins collectively referred to as the Huancabamba Depression in northern Perú and extreme southern Ecuador. Here, the northern extremity of the Cordillera Occidental of Perú is breached by the Abra de Porculla at 2145 m. In the Huancabamba Depression, the major cordilleras either terminate or fragment into isolated ranges usually less than 3500 m high and separated by valleys mostly between 1000 and 2000 m above sea level (Fig. 15:20). Several small rivers drain the Pacific slopes, but east of the continental divide, all streams eventually flow into the Río Marañón. The interior basins are dry and support dry forest dominated by legumes and cacti. Except for the eastern front ranges, the east slopes are also dry, whereas the tops of ridges above 3000 m and the upper western slopes have a low cloud forest with many bromeliads.

At the Huancabamba Depression there is a structural deflection of the Andean faults. There were extensive marine transgressions through this area in the Cretaceous (Ham and Herrera, 1963). The northern Peruvian Andes were uplifted only moderately prior to the Pliocene; the present elevations and drainage patterns were probably attained in the Pleistocene (Steinmann, 1930; Harrington, 1956; Gansser, 1973).

Few papers have been published dealing with the fauna of the Huancabamba Depression, but information on the distribution of some of the taxa can be found in Barbour and Noble (1920b), Noble (1921), Vellard (1959), Duellman and Fritts (1972), Duellman (1974), Fritts (1974), Trueb and Duellman (1978), and Lynch (1979).

Forty-three species of amphibians and reptiles, exclusive of predominantly lowland taxa, are known from the Huancabamba Depression; 29 species, including the monotypic genera *Polychroides* and *Macropholidus*, are endemic to the region.⁴ The endemics include 10 frogs, 10 snakes, and 9 lizards, six of the latter are members of the genus *Stenocercus*, most species of which occur southward in Perú. Five of the frogs are *Eleutherodactylus* and two are aquatic *Telmatobius*.

Six species occur in the depression and in the Andes to the north, and two species occur in the Andes to the south and in the depression. Two species (1 frog—*Eleutherodactylus cajamarcensis*; 1 snake—*Philodryas simonsii*) occur in the depression and in the Andes to the north and south; 21 species occur on the Andean slopes to the north and south but not in the depression (Fig. 15:21). Those species in the latter group are primarily inhabitants of cloud forests and rainforest on the eastern slopes of the Andes; 10 of the species are widely distributed at elevations below 1000 m, and only one snake (*Tropidophis taczanowskyi*) is not known from below 2000 m.

Just as the Huancabamba Depression is a barrier to north-south dispersal of Andean species, it is a dispersal route between the arid Pacific lowlands and the Río Marañón Valley. Several predominantly lowland taxa (*Phyllodactylus*, *Tropidurus*, *Leptodeira*) are so distributed.

Central Andes

The Central Andes compose the most massive part of the Andean highlands (Fig. 15:22). The Cordillera Occidental forms the backbone of the Andes south of the Huan-

⁴ The recently described colubrid snake, *Sibynomorphus oneilli*, also is endemic (Rossman and Thomas, 1979).

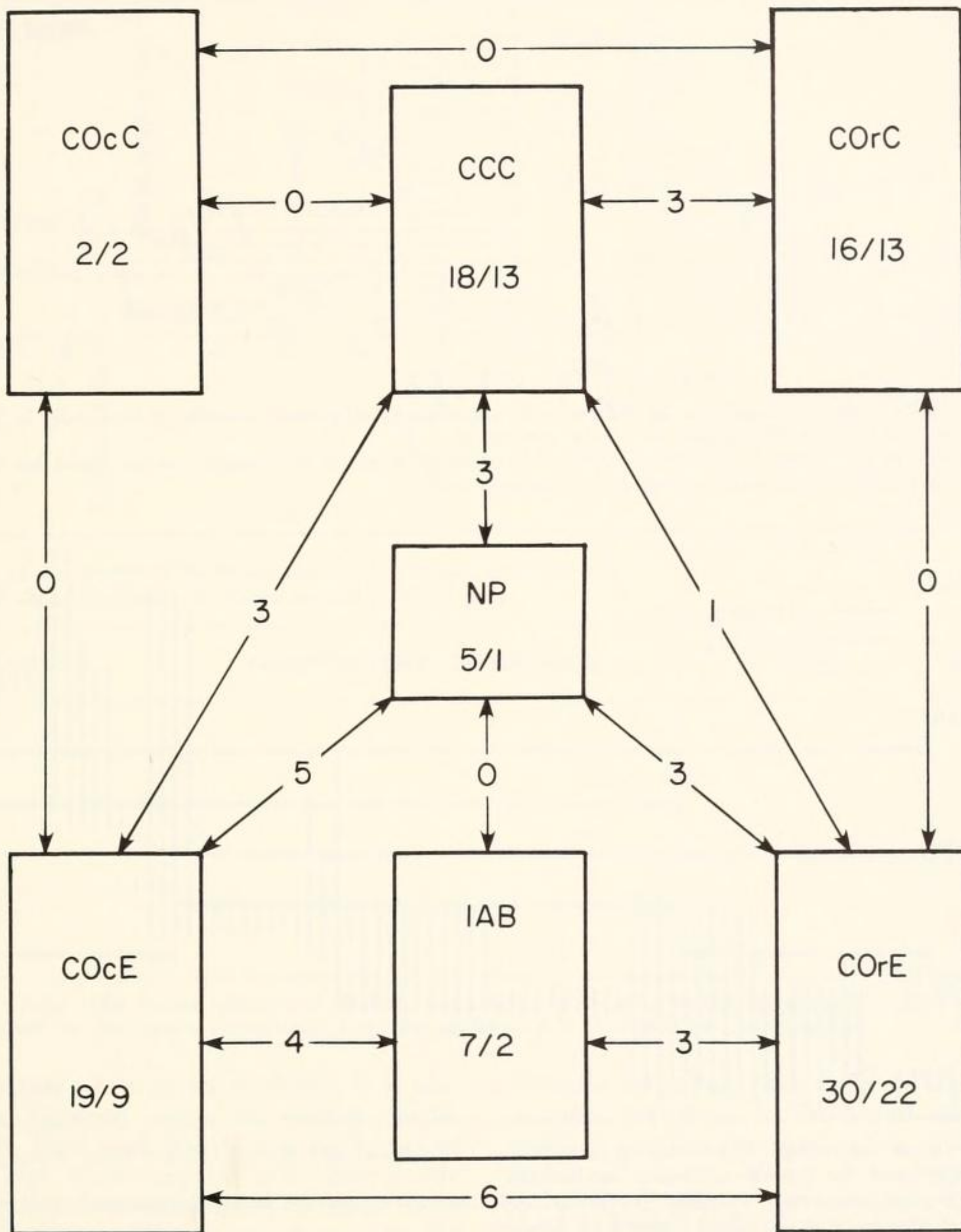


FIG. 15:17. Herpetofaunal comparisons of the regions of the northern Andes using only species that do not occur below 2500 m. Numbers and abbreviations are same as in figure 16.
 Comparaciones faunísticas de la herpetofauna de las regiones de los Andes del norte, comprendiendo sólo aquellas especies que no bajan de los 2500 m. Números y abreviaciones igual que en la figura 16.

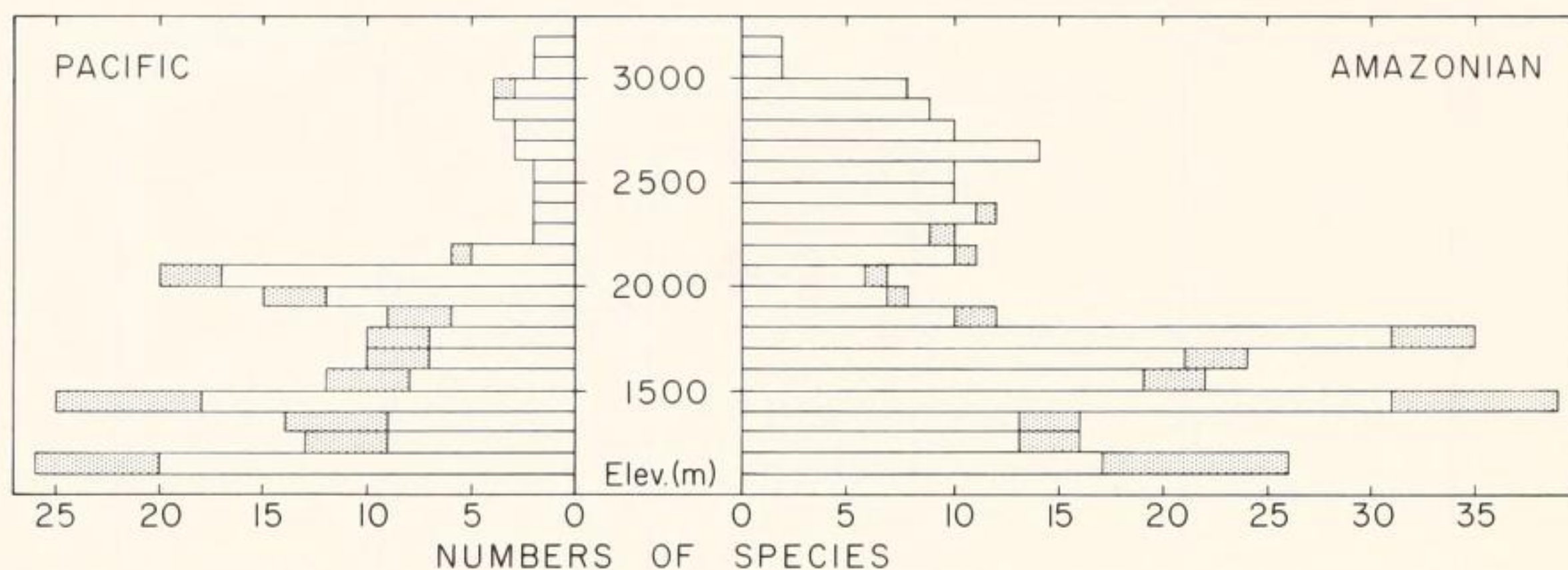


FIG. 15:18. Species abundance at different elevations along equatorial transects of the Andes in Ecuador; reptiles are shaded and amphibians are open symbols.

Abundancia de especies a diferentes alturas a lo largo de transectos ecuatoriales en los Andes de Ecuador. Reptiles en símbolos sombreados y anfibios en símbolos claros.

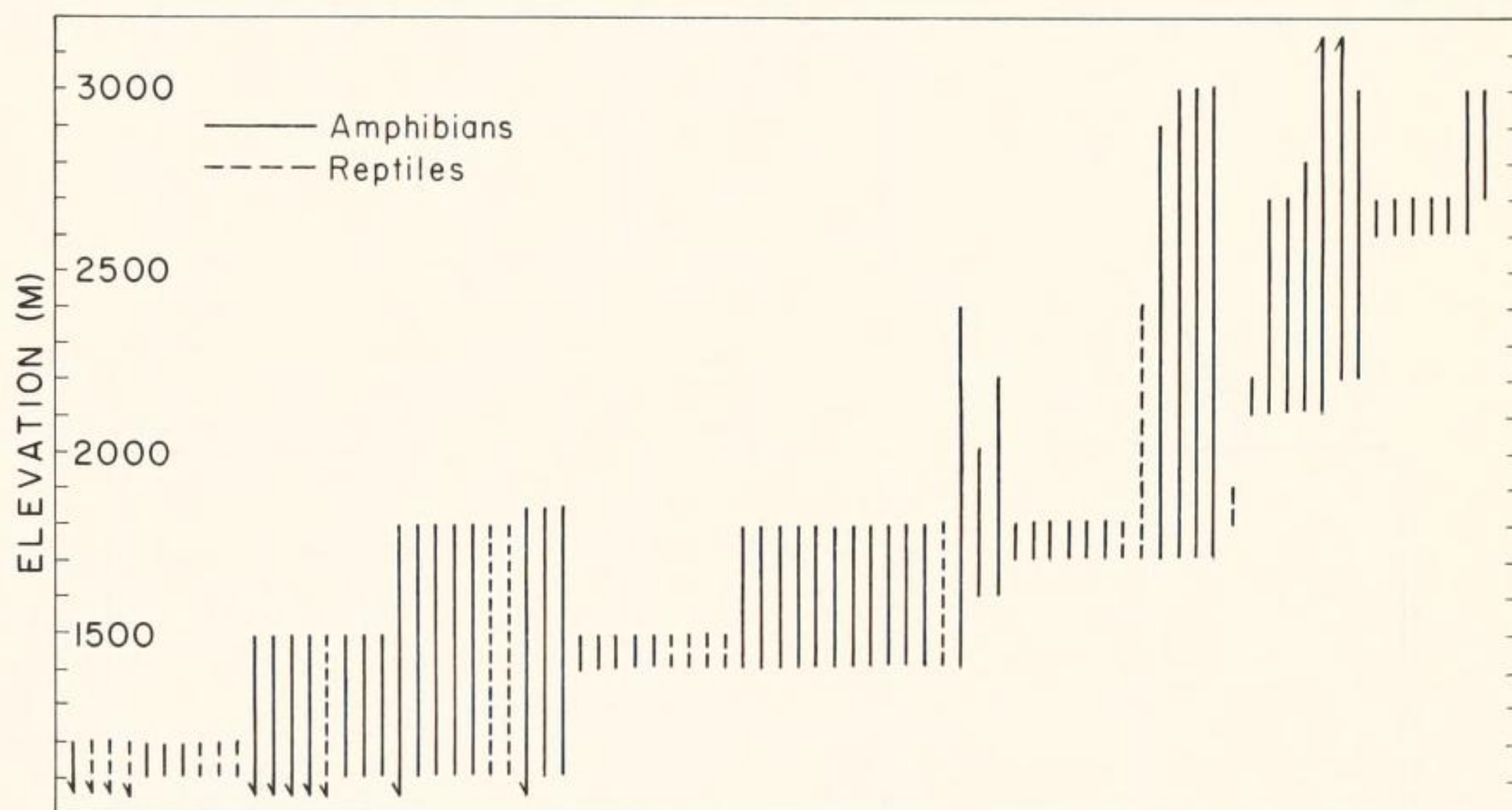


FIG. 15:19. Altitudinal distribution of amphibians (solid lines) and reptiles (broken lines) along an equatorial transect of the Cordillera Oriental in Ecuador.

Distribución altitudinal de anfibios (en líneas continuas) y reptiles (en líneas discontinuas) a lo largo de transect ecuatorial en la Cordillera Oriental en Ecuador.

cabamba Depression. Originating at about 6°S Lat., the western Cordillera reaches elevations in excess of 4000 m at 8°S Lat.; from that point only one pass exists below 4000 m for a distance of about 2800 km to 31°S Lat. The highest mountains in Perú are in the Cordillera Occidental; the Cordillera Blanca is nearly 400 km in length and is mostly above 5000 m. The highest peak is Nevado

Huascarán (6745 m). Although the Cordillera Occidental is a continuous range, for the purposes of analysis, I have arbitrarily divided it into northern and southern sections in Perú; the point of division is at about the latitude of Lima, inland from which the high central Nudo de Pasco forms a high connection between the eastern and western cordilleras.

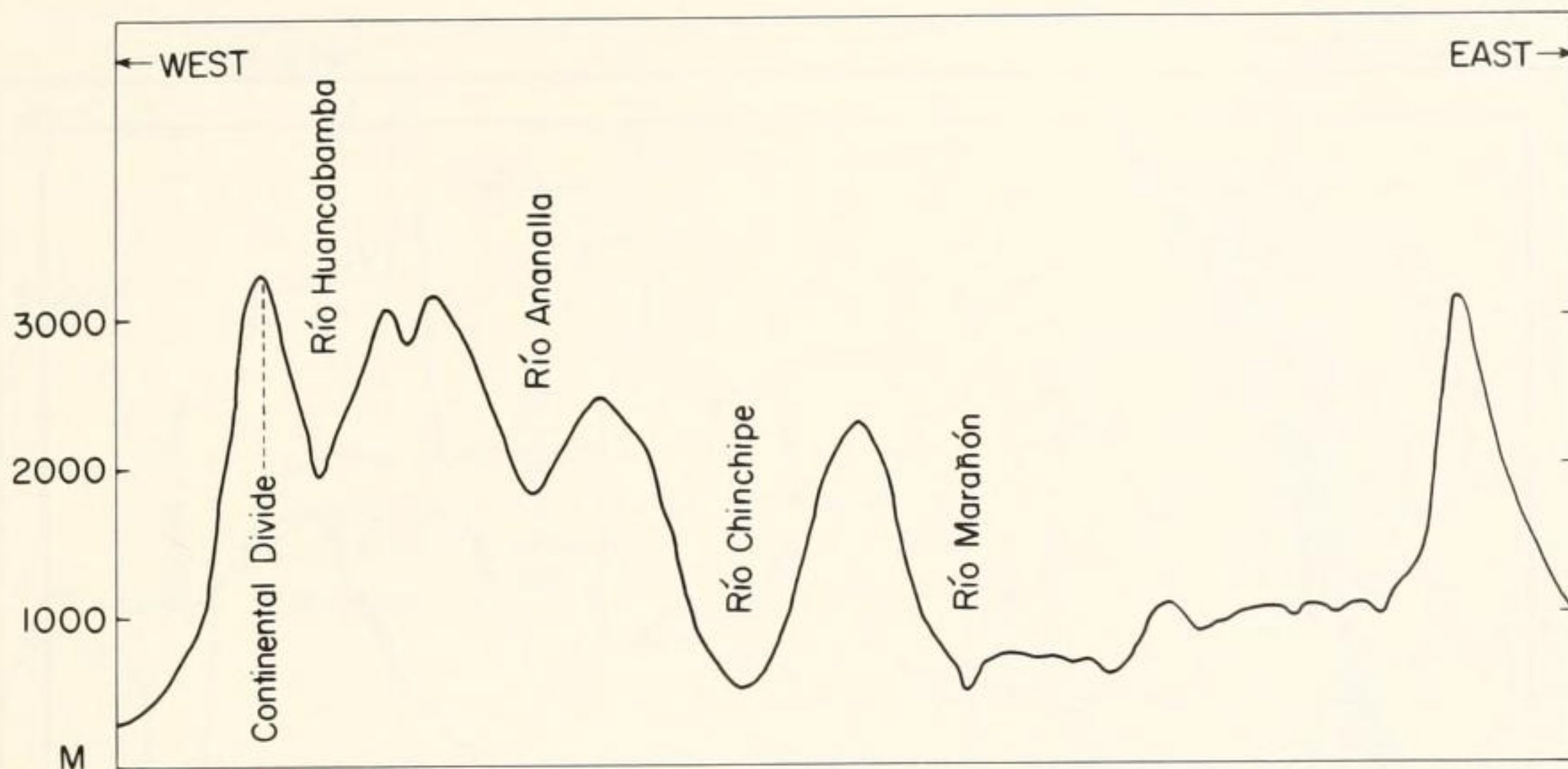


FIG. 15:20. Profile of the Huancabamba Depression at 5°15'S Lat.
Perfil de la Depresión de Huancabamba a 5°15'Lat. S.

ECUADOR	HUANCABAMBA DEPRESSION	PERU	SPECIES
			2
			6
			6
			29
			21

FIG. 15:21. Distribution patterns of Andean amphibians and reptiles in the Huancabamba Depression.
Patrones de distribución de anfibios y reptiles andinos en la Depresión de Huancabamba.

Whereas the western cordillera is a continuous highland range, the eastern cordilleras in Perú and Bolivia are made up of many high ranges separated by long north-south valleys, the major rivers of which break through the cordilleras and drop into the Amazon Basin. For purposes of analysis, I recognize the Cordillera Central in northern Perú (6°-10°S Lat.) bordered to the west by the Río Marañón Valley, the east by the Río Huallaga Valley, and to the south separated from the Nudo de Pasco by the Río Huertas. Although large areas of the Cordillera Central are over 4000 m, no peaks have permanent snow. The northern part of the Cordillera

Oriental extending from 10°S to 12°S Lat. includes the Nudo de Pasco and cordilleras south to the Río Mantaro Valley, which also forms the eastern border of the region. In the northern part of the Cordillera Oriental, extensive areas are above 4000 m, and the Nevado Hueyta Pailana has permanent snow above 5000 m.

The southern part of the Cordillera Oriental in Perú begins at the Río Tambo Valley and is continuous with the eastern cordilleras of Bolivia. In Perú the eastern cordillera is bordered on the west by the Río Apurimac Valley and consists of many high ranges (Cordillera de Vilcabamba, Cordillera de Vilca-

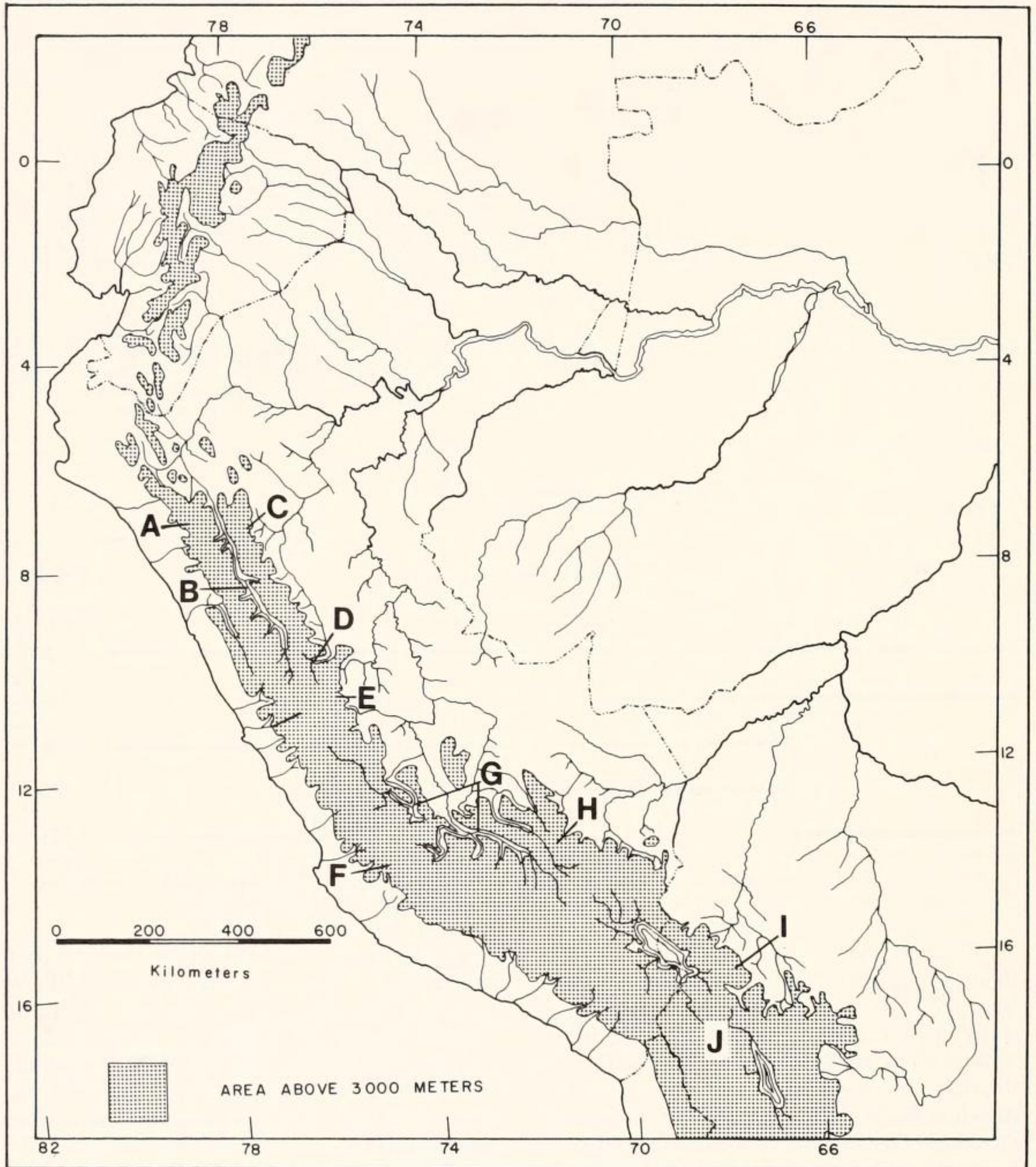


FIG. 15:22. The central Andes. A. Cordillera Occidental North; B. Upper Marañón Valley; C. Cordillera Central; D. Upper Huallaga Valley; E. Cordillera Oriental North; F. Cordillera Occidental South; G. Mantaro-Apurimac Valley; H. Cordillera Oriental South; I. Cordillera Oriental de Bolivia; J. Altiplano.
Los Andes centrales.

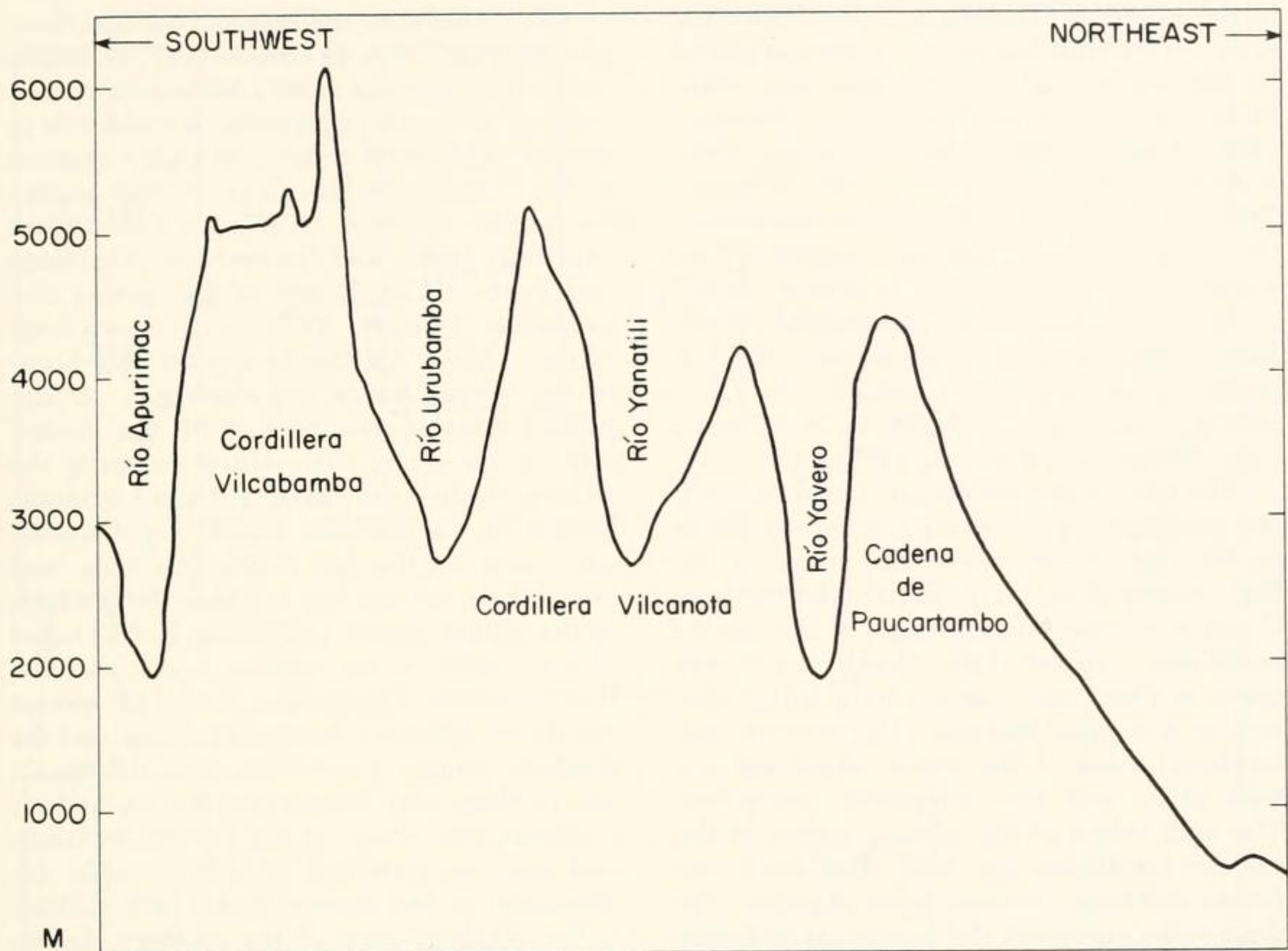


FIG. 15:23. Profile of the Cordillera Oriental in southern Perú.
Perfil de la Cordillera Oriental en el sur del Perú.

nota, and Cordillera de Carabaya) having many peaks with permanent snow, the highest of which is the Nevado Salcantaya (6271 m). Lower front ranges (Cadena de Paucartambo, Cadena de Pantiacolla) do not exceed 4500 m; the deep valleys separating the various ranges give a relief of 2000 to 3000 m to the cordillera (Fig. 15:23). The major rivers dissecting the mountains are the Río Apurimac, Río Urubamba, and Río Vilcanota.

In Bolivia the eastern cordillera consists of a single range, the Cordillera Real. In the northwest and to the southeast there are two ranges—the Cordillera Central separated by the Río Caipe from the outer range, the Cordillera Oriental. The highest peaks are in the snow-covered Cordillera Real, where four peaks exceed 6000 m, and the highest is Cerro Illimani (6460 m). The Cordillera Real drops precipitously into the Amazon Basin; the

steep slopes dissected by deep ravines are known as the Yungas.

Rising from the lowlands of the upper Amazon Basin, several mountain ranges reaching above 2500 m are isolated from the main Andean cordillera. These ranges in Perú are, from north to south, Cerros de Otanahui, Cordillera Azul, Cerro de la Sal, and Serranía de Sira.

The major montane valleys separating the principal cordilleras are those of the Río Marañón, and Río Huallaga flowing northward in northern Perú, and the Río Mantaro flowing southeastward in central Perú, and the Río Apurimac flowing northwestward in southern Perú. The Mantaro and Apurimac converge to form the Río Ene; thus, these two valleys are placed together for the purposes of analysis.

The initial uplift of the central Andes was

in the Miocene (Harrington, 1962; Aubodin, et al., 1973) with final major uplift completed by the end of the Pliocene and some additional elevation in the Pleistocene (Petersen, 1958; Dollfus, 1960; Rutland, et al., 1965; Ahlfeld, 1970; James, 1971, 1973; Gansser, 1973). Considerable Pleistocene and Recent glaciation in the Peruvian cordilleras depressed snow lines as much as 1500 m during at least two glaciations (Hastenrath, 1967; Kinzl, 1968; Simpson, this volume); the last major glaciation in the Cordillera de Vilcanota has been dated as 28,000 to 14,000 years b.p. (Mercer and Palacios, 1977).

The Cordillera Occidental is arid throughout its length with low xerophytic vegetation on the high Pacific slopes and puna on the high eastern slopes. The eastern and northern slopes of the easternmost ranges of the eastern cordilleras support lush cloud forest, the crests of these outer ranges have subpáramo and/or wet puna habitats. The western and southern slopes of the outer ranges are dry with puna and low xerophytic vegetation. The high ridges of the interior ranges of the eastern cordilleras are drier than the outer ranges and have extensive areas of puna. The deep valleys between the ranges are dry with low sclerophytic vegetation at higher elevations and dry scrub forest at lower elevations. The high montane valleys are extensively cultivated and also support puna, much of which is grazed.

The diverse herpetofauna of the central Andes has never been summarized. In addition to the general works cited previously, the following works are pertinent to the systematics and distribution of amphibians and reptiles of the central Andes: Barbour and Noble (1920a) on southern Peruvian taxa, Dixon and Huey (1970), Dixon and Wright (1975), Fritts (1974), and Uzzell (1969, 1970) on lizards; Schmidt and Walker (1943) and Walker (1945) on snakes; Duellman (1976, 1978a-c), Duellman and Fritts (1972), Duellman and Toft (1979), Gallardo (1961), Macedo (1960), Schmidt (1954), Silverstone (1975, 1976), and Vellard (1951-1960) on frogs.

The herpetofauna of the central Andes, as presently known, consists of 159 species (75,

or 48%, endemic to the regions)—5 caecilians (1), 89 frogs (52), 44 lizards (11), 21 snakes (11). One genus of frogs (*Batrachophrynus*) and one of lizards (*Opipeuter*) are endemic to the region. Several genera are highly speciose in the central Andes—frogs of the genera *Phrynopus* (Lynch, 1975a), *Telmatobius* (Macedo, 1960), and *Gastrotheca* (Duellman and Fritts, 1972); lizards of the genera *Euspondylus* (Uzzell, 1973) and *Stenocercus* (Fritts, 1974). Of the 84 species that occur in the central Andes and elsewhere, 13 also inhabit tropical forests east of the Andes; some of these and some others comprise the 23 species that also occur in humid montane habitats in the northern Andes. Eight species also occur on the dry Pacific lowlands, and one of these inhabits dry forest in the northern Andes. Eight species (including 2 of 23 noted above) occur in the central Andes and the Huancabamba Depression. Only 12 species are shared between the central Andes and the southern Andes (including the Altiplano); one of these also ranges into the cis-Andean lowlands, two occur on the Pacific lowlands, and nine are restricted to high (>2500 m) elevations in the central Andes and at least in the northern parts of the southern Andes.

No species of amphibian or reptile occurs in all nine of the regions within the central Andes. The most widespread species are the frogs *Pleurodema marmorata*, *Telmatobius marmoratus*, *Bufo spinulosus*, the lizard *Lio-laemus multiformis*, and the snake *Tachymenis peruviana*. These are the only species that occur in eastern and western cordilleras and intermontane valleys. The major similarities in the cordilleras are among the eastern ranges, which individually share 9 to 14 species, with three species occurring in all four regions (Fig. 15:24). Only three species are shared between the northern and southern parts of the Cordillera Occidental, and no more than five species are common to any part of the Cordillera Occidental and any range in the eastern cordilleras. The similarities of the eastern ranges are principally in those species that inhabit the cloud forests between 1000 and 2000 m; the three species with distributions including all four regions of the eastern cordilleras are forest dwellers

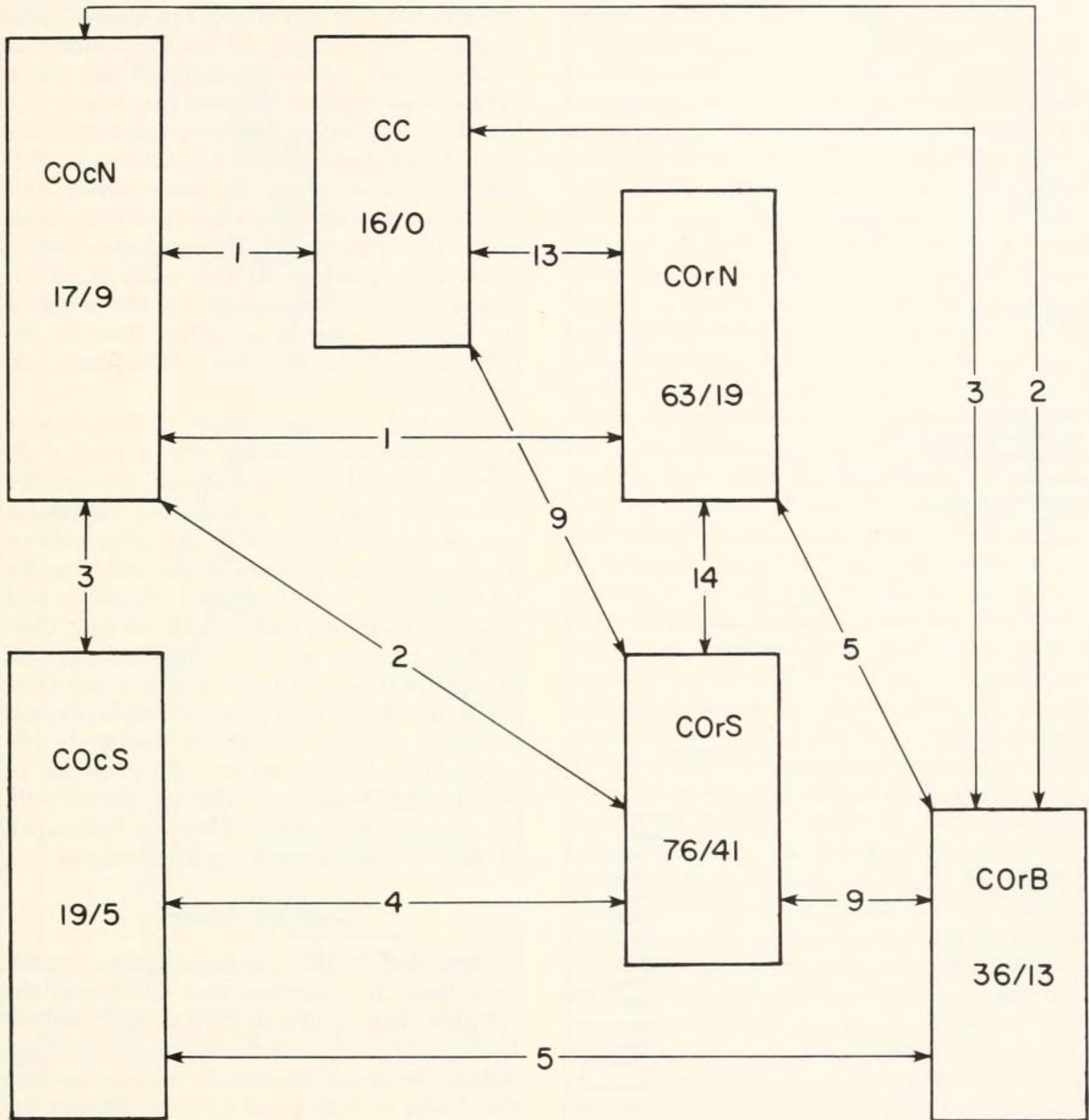


FIG. 15:24. Herpetofaunal comparisons of the Andean ranges in the central Andes. Numbers in blocks are number of species/number of endemic species; numbers of shared species are within arrows. CC = Cordillera Central; COcN = Cordillera Occidental North; COcS = Cordillera Occidental South; COrB = Cordillera Oriental de Bolivia; COrN = Cordillera Oriental North; COrS = Cordillera Oriental South.

Comparaciones faunísticas de la herpetofauna de las cordilleras andinas de los Andes centrales. Números dentro de bloques representan número de especies/número de especies endémicas; número de especies en común están en las flechas.

—two lizards (*Prionodactylus argulus* and *P. manicatus*) and one snake (*Chironius monticola*). The faunal list from the Cordillera Central is unrealistic; the area has not been studied adequately.

The species richness in the southern part of the Cordillera Oriental reflects the complex topography and diverse habitats in that region (Fig. 15:25). Elevational changes in one inter-Andean valley result in striking differ-

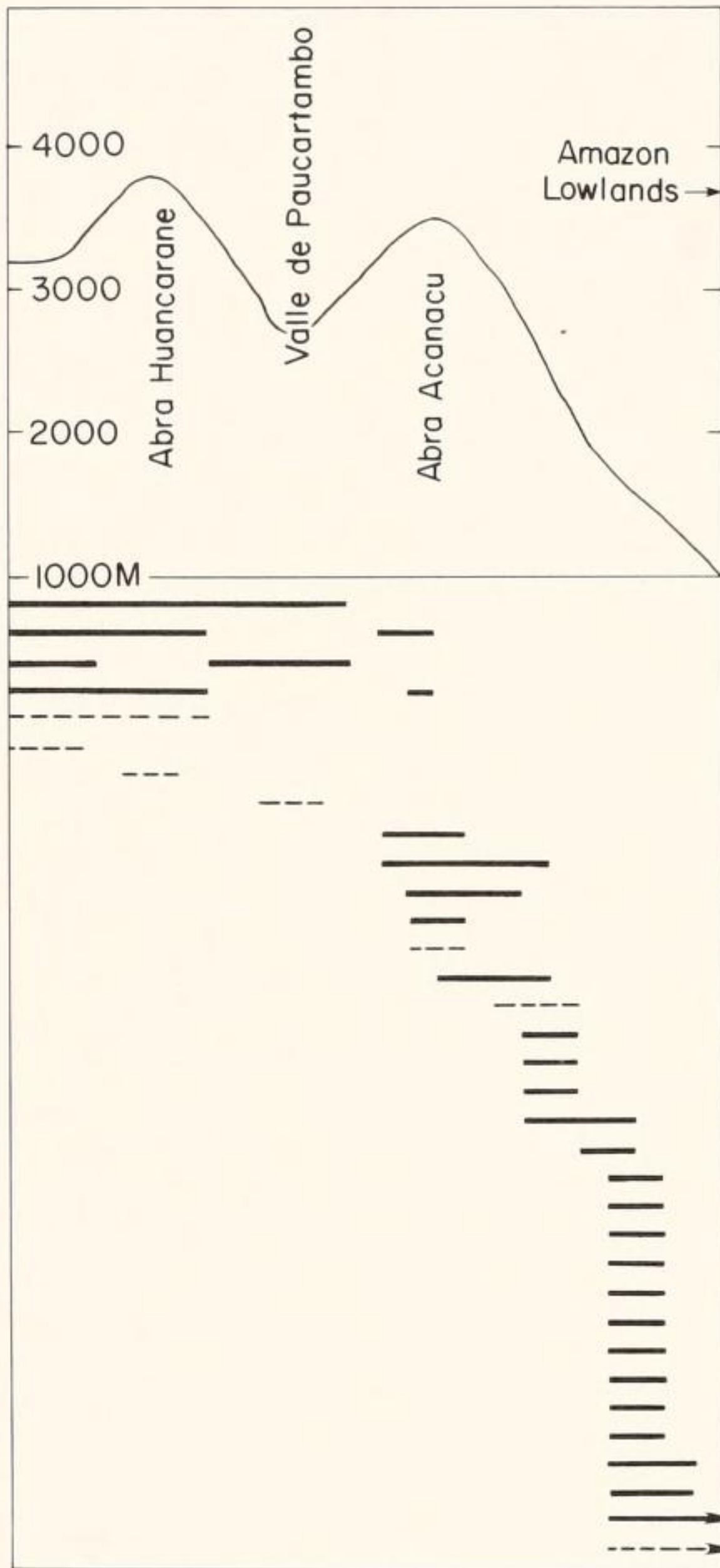


FIG. 15:25. Transect from the upper Río Vilcanota Valley across the Cordillera de Vilcanota (Abra Huancarane), Río Yavare Valley (Paucartambo), Cadena de Paucartambo (Abra Acanacu), and down the Río Cosñipata Valley to the Amazon lowlands. Each line is the distribution of one species; solid lines are amphibians and broken lines are reptiles.

Transect desde el valle del alto Río Vilcanota (Abra Huancarane), valle del Río Yavare (Paucartambo), Cadena de Paucartambo (Abra Acanacu), y hacia abajo del valle del Río Cosñipata hasta las tierras bajas del Amazonas. Cada línea representa la distribución de una especie; las líneas continuas representan a anfibios y las líneas discontinuas a reptiles.

ences in habitats and changes in species composition. For example, in the Río Urubamba Valley, three species of lizards of the genus *Proctoporus* replace one another along the length of the valley between the Cordillera de Vilcabamba and the Cordillera de Vilcanota. Likewise, in the same valley and Cordillera de Vilcanota, marsupial frogs have essentially parapatric distributions—*Gastrotheca marsupiata* is on the valley floor, *G. ochoai* inhabits bromeliads on the cliffs of the cordillera, and *G. excubitor* lives on the high parts of the cordillera (Duellman and Fritts, 1972).

The high montane valleys in Perú have a depauperate herpetofauna with a total of 20 species (7 endemic); otherwise, the species are shared with the neighboring cordilleras and to a lesser extent with the other valleys. The toad *Bufo trifolium* is the only species occurring in the Huallaga, Marañón, and Mantaro-Apurimac valleys, and the frog, *Gastrotheca peruana* occurs in the Huallaga and Marañón valleys. The most notable endemism is the monotypic frog genus *Batrachophrynus* restricted to Lago Junín and streams in the upper Río Mantaro Valley. Five species in the Mantaro-Apurimac Valley are shared with the Altiplano in southern Perú and Bolivia; all of these are widespread highland species.

Southern Andes

Included in the southern Andes are the cordilleras in Argentina and Chile and the Altiplano from southern Perú through Bolivia to Argentina. As noted previously, the Cordillera Occidental in Perú is continuous with the Andes of Chile and western Bolivia; the Cordillera Central in Bolivia is continuous with the Andes of northern Argentina. The Chilean and Argentinean ranges unite south of the Altiplano at about 27°S Lat. (Fig. 15:26).

The Altiplano, in its broadest sense, extends about 1400 km north-south; its greatest width is about 300 km in Bolivia. Elevations of this high plateau range from 3400 to 4000 m; drainage is centripetal, forming lakes or salt basins. Precipitation in the form of rain or snow is mostly in the summer and de-

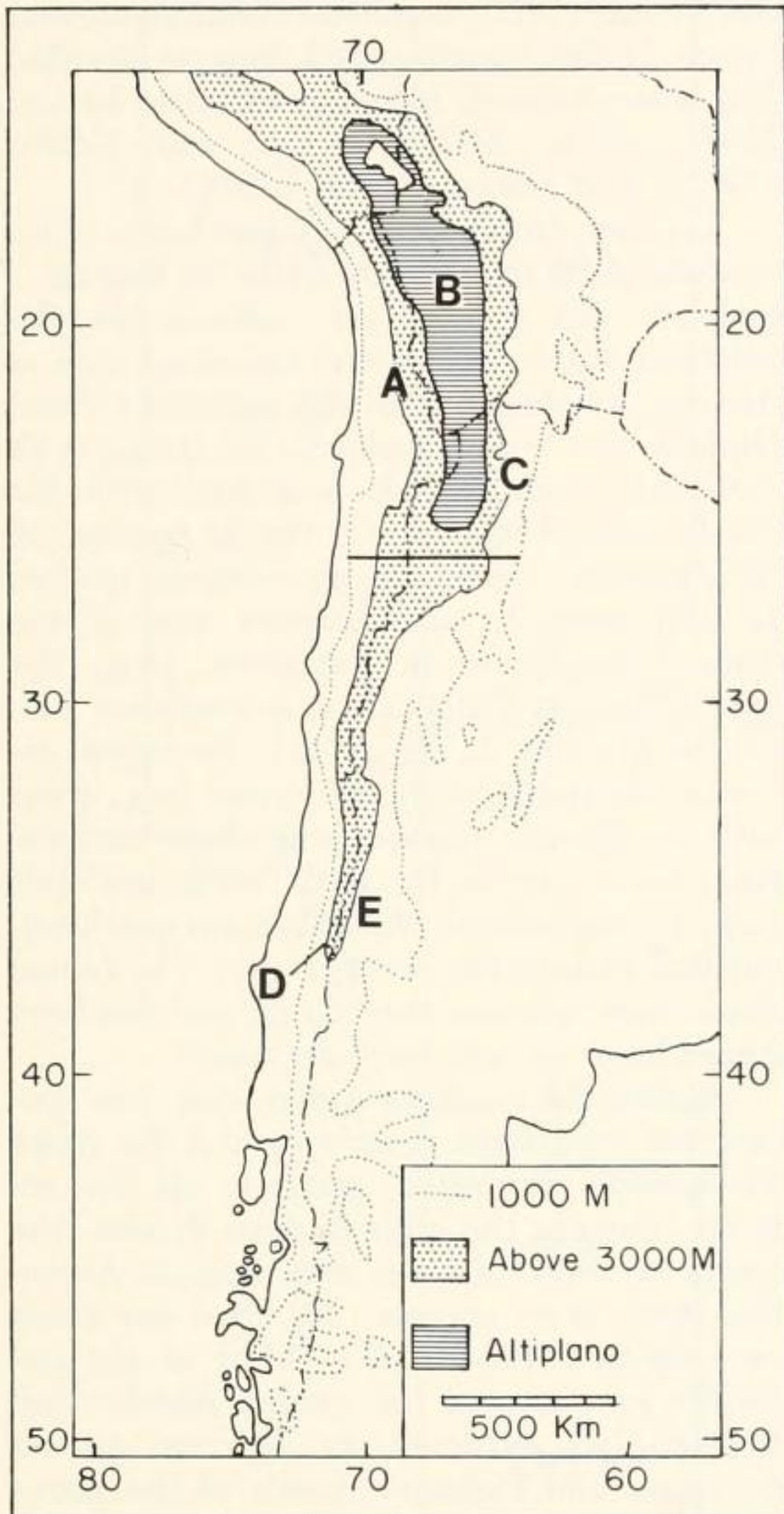


FIG. 15:26. The southern Andes. A. Northern Chile; B. Altiplano; C. Northern Argentina; D. Southern Chile; E. Southern Argentina.

Los Andes del sur.

creases from about 500 mm annually in the north to essentially zero in the south. The vegetation of the northern and eastern parts of the Altiplano is puna dominated by bunch grasses, principally *Festuca*, but also *Poa* and *Stipa*, low (<1 m) shrubs of *Adesmia* and *Parastrephia* (Troll, 1959; Cabrera, 1968). To the south and west even bunch grasses become sparse and eventually absent in extensive "salares."

The Andes of northern Argentina have extensive areas over 4500 m and some peaks

exceeding 6000 m, the highest being Cerro Bonete (6872 m). North- and south-flowing rivers separate lower eastern front ranges from the higher major cordillera which descends westward to the Altiplano. The Andes in northern Chile from a high main cordillera with many snow-covered peaks exceeding 6000 m; the highest in the extreme north is Cerro Parinacota (6330 m), whereas farther south near the southern end of the Altiplano, Nevado Ojos del Salado reaches 6880 m. The Andean precordillera exceeds 4500 m in most areas and drops precipitously to the narrow, xeric coastal strip. South of 27°S Lat. the single Andean cordillera continues for 3000 km to the tip of the continent. Whereas many peaks in the northern part of the range exceed 6000 m, including Cerro Aconcagua at 6959 m (the highest mountain in the New World), to the south there are few peaks over 4000 m. Equally important biologically are the elevations of passes between the eastern and western slopes; north of 31°S Lat. there are no passes below 4000 m. Passes between 2000 and 3000 m exist between 35° and 37°S Lat., south of which are found the only passes below 2000 m. Of course, passes at higher latitudes are correspondingly higher biologically. Although the western slopes of the Andes descend rapidly to the Pacific coast or to the Valle Longitudinal separated from the Pacific by the Cordillera de la Costa, the eastern slopes are much more complex with numerous precordilleran ranges, some of which, such as the Sierra Grande and Sierra de San Luis, are completely separated from the principal cordillera. In the south, the Andes descend only to the Patagonian plateaus at 600 to 1300 m.

The Pacific slopes of the Andes in northern Chile (south to about 27°S Lat.) are extremely arid with little vegetation, which in some places consists of only scattered cacti; at elevations above 4000 m, puna grasses are present. In a transition area between the desert and the austral forests (30°–38°S Lat.) low, sparse matorral is present on the Pacific slopes (Simpson, this volume).

The Andes in northern Argentina have puna at high elevations and forest at lower elevations. From north to south (about 28°S Lat.) there is a change from cloud forest to

evergreen forest and deciduous broadleaf forest. At about 26°S Lat. to 38°S Lat., the eastern slopes of the Andes are arid with deciduous forest existing in river valleys and Patagonian scrub infiltrating the lower slopes to 2000 m (Roig, 1972); the Patagonian scrub crosses the continental divide at some low passes. South of 38°S Lat. on the Pacific slopes and 36°S Lat. on the eastern slopes are the austral forests characterized by a diversity of *Nothofagus* and in places dominated by *Araucaria* or *Fitzroya* (Formas, this volume). Within this area is the so-called lake region of the southern Andes where cold streams cascade down from glaciers.

The Andes in southern Chile and Argentina were uplifted nearly to their present heights by the end of the Miocene (Dott, et al., 1977). At that time, the initial uplift of the northern part of the Argentine, Chilean, and Bolivian Andes and the Altiplano took place (Petersen, 1958; Rutland, et al., 1965). The final, major orogeny of the Altiplano and the principal cordilleras in northern Argentina and Chile was completed by the end of the Pliocene (Turner, 1972; Yrigoyen, 1972; James, 1971, 1973), whereas at least some of the extra-cordilleran ranges in Argentina were elevated later (Simpson and Vervoort, 1977), and the coastal cordillera of Chile was uplifted earlier (Okada, 1971). The southern Andes were extensively glaciated during the Pleistocene, with large montane glaciers persisting to the present; at the height of glaciation, all of the Andes south of 30°S Lat. were entirely glaciated (Patterson and Lanning, 1967; Heusser, 1974).

The herpetofauna of Chile has been reviewed thoroughly by Cei (1962) and Donoso-Barros (1966, 1970). Cei (1979) reviewed the amphibians of Argentina, but the reptiles have not been summarized. The only significant paper on the Altiplano is Parker's (1940). Important works dealing with frogs are, as follow: genus *Telmatobius*—Vellard (1946), Gallardo (1962), Laurent (1970, 1973, 1977), Veloso and Trueb (1976), and Cei (1977); genus *Gastrotheca*—Laurent (1967, 1969a,b, 1976); genus *Bufo*—Gallardo (1967), Cei (1968, 1972). Barrio (1965) discussed the *Hyla pulchella* complex; Duellman

and Veloso (1977) reviewed *Pleurodema*, and Lynch (1978b) summarized data on *Alsodes*. The iguanid lizards have been studied by Cei (1971, 1973, 1974a,b), Cei and Castro (1973), and Donoso-Barros (1972).

The herpetofauna of the southern Andes consists of 64 species (30 frogs, 31 lizards, 3 snakes). No genera are endemic to the southern Andes, but austral endemics such as *Alsodes* are shared with the lowland forests; *Diplolaemus* and *Phymaturus* are shared with Patagonia, and *Garthia* is shared with the Pacific coastal deserts. Of the 64 species, 36 are endemic. Of the 28 nonendemic species, 12 also occur in arid habitats east of the Andes, principally in Patagonia (e.g., the iguanid lizards *Diplolaemus leopardinus*, *Liolaemus bibronii*, *L. elongatus*). Six others occur in lowland *Nothofagus* forests (e.g., frogs such as *Alsodes nodosus* and *Bufo variegatus*); five occur on the arid Pacific lowlands (e.g., lizards such as *Phyllodactylus gerrhopygus* and *Tropidurus peruvianus*). The faunal similarities between the central and southern Andes have already been discussed.

Within the southern Andes, only two species, the toad *Bufo spinulosus* and the snake *Tachymenis peruviana*, occur in all five regions. Despite the high Andean divides, the southern Andes of Chile and those in Argentina share more species (10) than any other two regions (Fig. 15:27). Most of the endemics are frogs of the genera *Alsodes* and *Telmatobius* restricted to separate stream drainages and highland lizards of the genus *Liolaemus*.

The distribution of amphibians and reptiles on either side of the Andes in relation to passes through the high cordillera suggests that available structural habitat (or perhaps food) may limit their distributions instead of altitude and the associated climatic stresses. For example, at 33°S Lat. the cordillera is breached by Puerto Bermejo at 3883 m. In the immediate vicinity of the pass two lizards, *Liolaemus altissimus* and *L. fitzgeraldi*, reach elevations of 3500 m and 2800 m, respectively, and occur on both sides of the Andes (Fig. 15:28). In the same area four other species of lizards occur only on the eastern slopes—*Liolaemus elongatus* (up to 2800 m), *L. rui-*

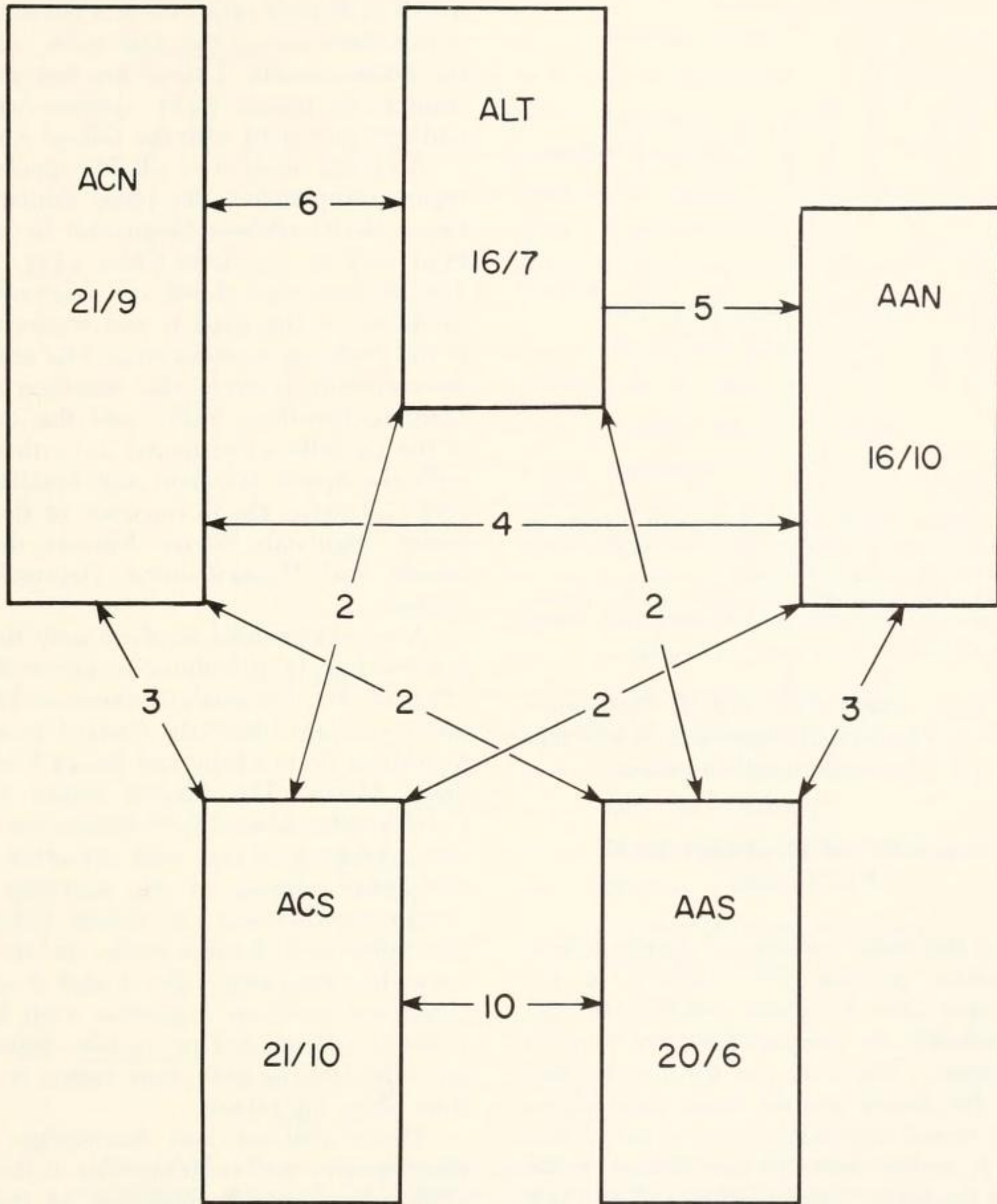


FIG. 15:27. Herpetofaunal comparisons of regions in the southern Andes. Numbers in blocks are numbers of species/number of endemic species; numbers of shared species are within arrows. AAN = Andes of Argentina north; AAS = Andes of Argentina south; ACN = Andes of Chile north; ACS = Andes of Chile south; ALT = Altiplano.

Comparaciones faunísticas de la herpetofauna de las regiones de los Andes del sur. Números dentro de bloques representan número de especies/número de especies endémicas; número de especies en común están en las flechas.

bali (2900 m), *Phymaturus palluma* (3500 m), and *Pristidactylus scapulatus* (2900 m). Likewise, two species are restricted to the western slope—*Liolaemus leopardinus* (3000 m) and *L. nigroviridis* (3000 m). On the

other hand, farther south there is continuity of habitat through much lower passes. For example, Patagonian scrub continues through Puerto de Buta Malin (37°30'S, 1800 m) onto the western side of the cordillera to Laguna

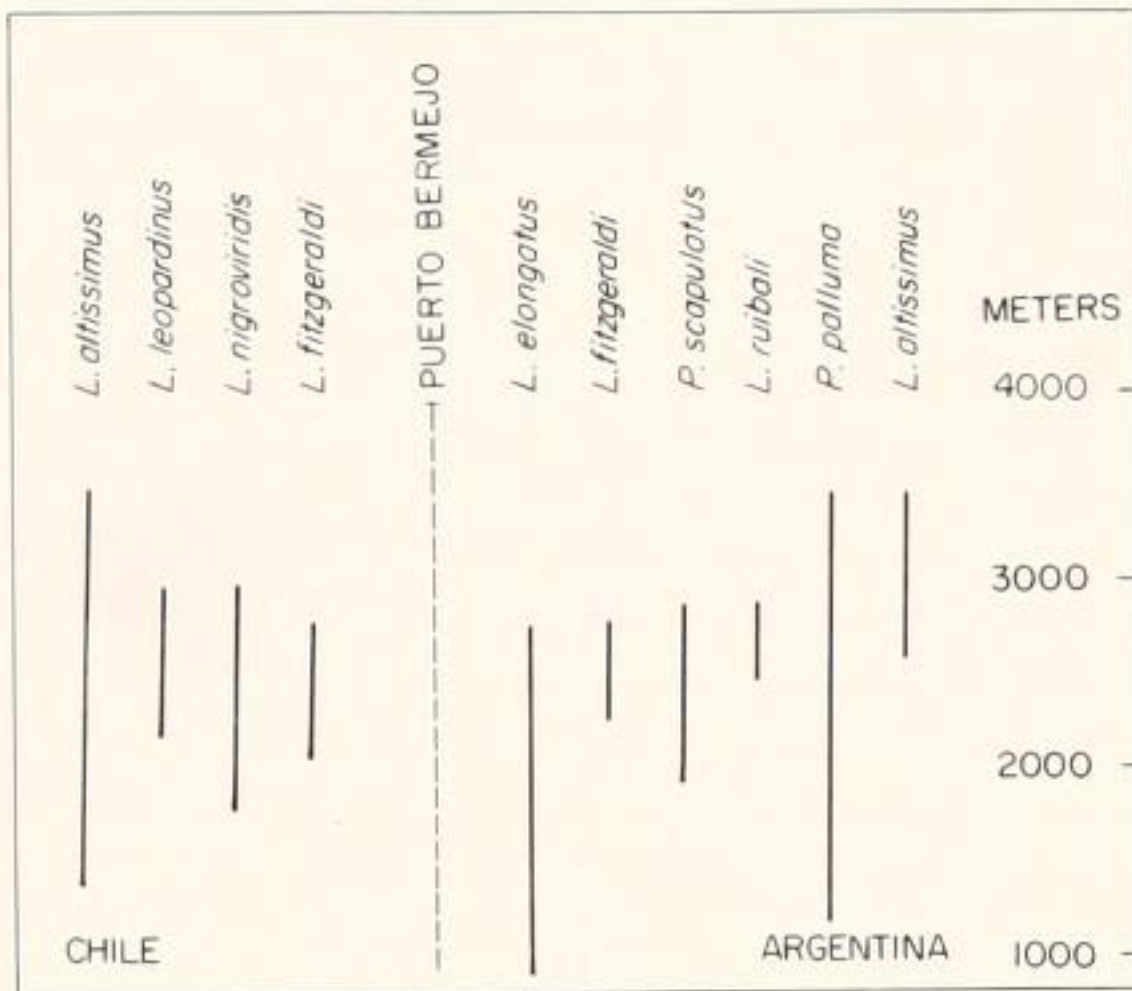


FIG. 15:28. Distribution of iguanid lizards on eastern and western slopes of the Andes in the vicinity of Puerto Bermejo, 33°S Lat.

Distribución de saurios iguanidos en las laderas este y oeste de los Andes en la vecindad de Puerto Bermejo, 33°Lat. S.

de La Laja, where such typical Patagonian species as *Pleurodema bufonina*, *Liolaemus kriegi*, and *Phymaturus palluma* occur.

ANALYSIS OF DISTRIBUTION PATTERNS

Once the major patterns of distribution in the various physiographic regions of the Andes have been described and documented, it is desirable to analyze the total Andean herpetofauna. The testing of the a priori division of the Andes into six major units shows that the faunal resemblance factors are all less than 0.1, except between the central Andes and the Southern Andes (Table 15:2). Thus, the recognition of the central and southern

Andes as distinct major units is not so realistic as the distinction of the other units. Although the Huancabamba Depression has some endemics, it shares eight species with the northern and eight with the central Andes.

A cluster analysis of all 727 species in 27 regions emphasizes the close similarity between the Cordillera Occidental in southern Perú and in northern Chile (Fig. 15:29). This analysis also shows the relatively close similarity of the eastern and western slopes of the Andes in southern Argentina and Chile, the similarity between the Altiplano and the Mantaro-Apurimac Valley and the similarity of the Cordillera Occidental in northern Perú with the upper Marañón and Huallaga valleys. Likewise, the distinctness of the Venezuelan highlands, Sierra Nevada de Santa Marta, and Huancabamba Depression are evident.

A second analysis involved only those 147 species having distributions above 2500 m (Fig. 15:30); this analysis eliminated four regions—Serranía de Paria, Cerro Turumiquire, Cordillera de la Costa, and Sierra Nevada de Santa Marta. The Mérida Andes and the Cordillera Occidental in Colombia are distinctive in sharing no taxa with any other region. The other regions of the northern Andes cluster together and are weakly linked with the central and southern Andes and the Huancabamba Depression. The Andes of southern Chile and southern Argentina each has two endemic species and no species shared with any other region; thus, each region is distinct from all of the others.

These analyses and knowledge of the physiography and environments of the Andes allow a general interpretation of the kinds and effectiveness of barriers to herpetofaunal

TABLE 15:2.—Faunal Resemblance of the Herpetofauna in Six Major Andean Regions. Numbers of species in a given region are in boldface; numbers of species in common to two regions are in Roman, and the faunal resemblance factors [$2C/(N_1 + N_2) = FRF$] are in italics.

	Venezuelan Andes	Sierra Nevada de Santa Marta	Northern Andes	Huancabamba Depression	Central Andes	Southern Andes
Venezuelan Andes	80	<i>0.040</i>	<i>0.028</i>	<i>0.000</i>	<i>0.008</i>	<i>0.000</i>
Sierra Nevada de Santa Marta	2	21	<i>0.018</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
Northern Andes	7	4	415	<i>0.035</i>	<i>0.008</i>	<i>0.000</i>
Huancabamba Depression	0	0	8	43	<i>0.079</i>	<i>0.000</i>
Central Andes	1	0	23	8	159	<i>0.116</i>
Southern Andes	0	0	0	0	13	64

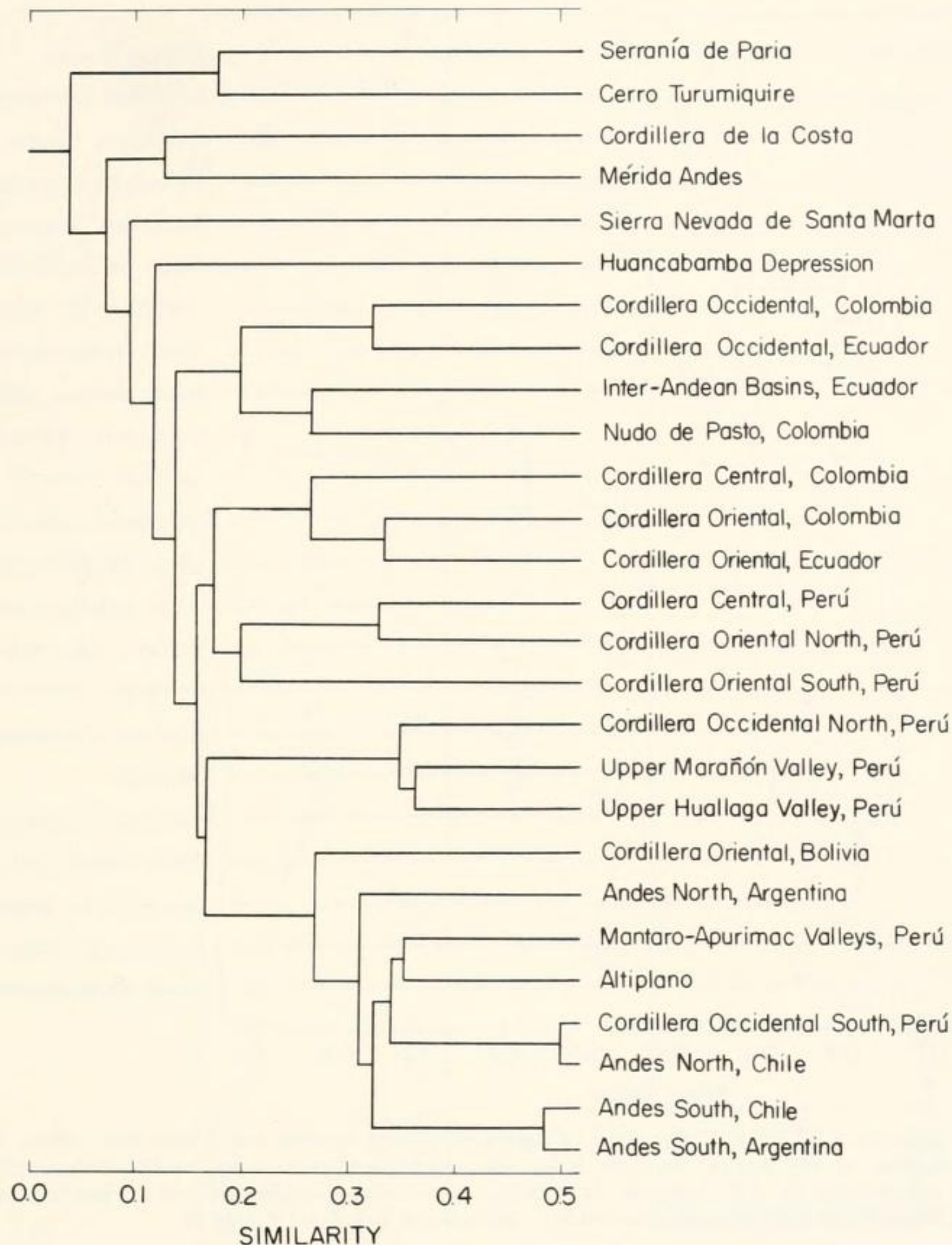


FIG. 15:29. Cluster analysis of 727 species of amphibians and reptiles in 27 physiographic regions of the Andes; analysis is by the unweighted pair-group method using arithmetic means.

Análisis de agrupación de 727 especies de anfibios y reptiles en 27 regiones fisiográficas de los Andes. El análisis usa el método de grupos de parejas no compensadas en sus promedios aritméticos.

dispersal in the Andes (Fig. 15:31). The physiographic barriers in the northern part of the Andes coincide with those demonstrated for birds by F. Vuilleumier (1977). The major physiographic barriers separate the major Andean regions—Mérida Andes, Sierra Nevada de Santa Marta, northern Andes and central Andes—from one another, whereas

minor barriers are within major regions—between the Mérida Andes and the Cordillera de la Costa, and between the Cordillera Occidental in Colombia and the rest of the northern Andes. The major ecological barrier is the drastic change from cloud forest to relatively dry puna, which follows the upper reaches of the outer ranges of the eastern cor-

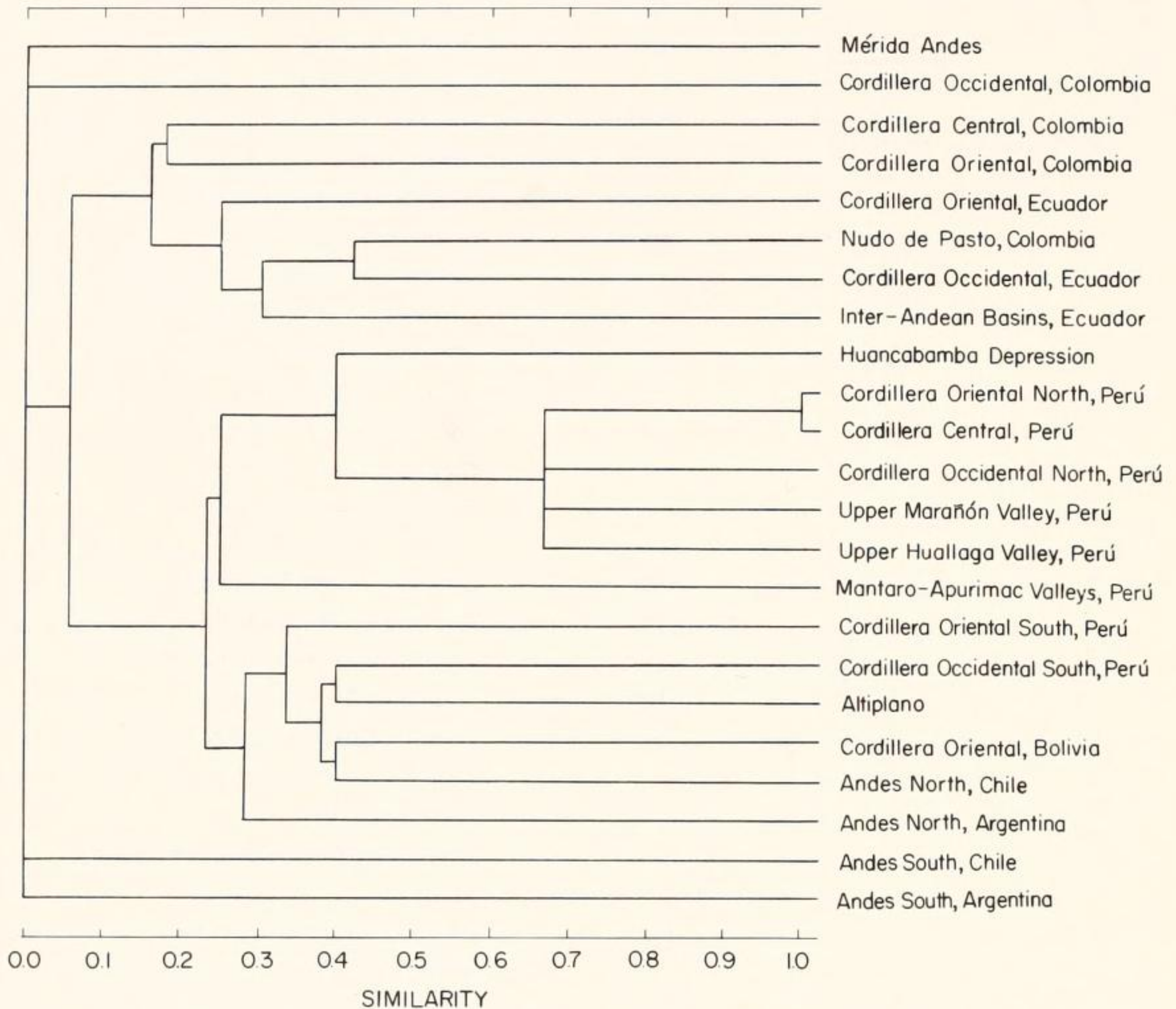


FIG. 15:30. Cluster analysis of 147 species of amphibians and reptiles occurring only above 2500 m in 23 physiographic regions of the Andes; analysis is by the unweighted pair-group method using arithmetic means.

Análisis de agrupación de 147 especies de anfibios y reptiles que habitan solamente por encima de los 2500 m en 23 regiones fisiográficas de los Andes. Método al igual que figura 29.

dillera in the central Andes. Comparatively broad latitudinal transition zones exist between the cloud forest and the deciduous forests on the eastern slopes in northern Argentina, and between the *Nothofagus* forests of the southern Andes and the arid slopes to the north. Faunal comparisons of these eight major ecogeographic regions in the Andes reveal that the regions separated by major geographical barriers or ecological differences have faunal resemblance factors of less than 0.1, whereas those separated by minor physiographic barriers have factors greater than 0.1 (Table 15:3).

It is obvious that species richness is highest in those tropical regions supporting both cloud forest and equable habitats above tree line—Cordillera Oriental in Ecuador (164 species), Cordillera Occidental in Ecuador (137 species), Cordillera Oriental in Colombia (103 species). Between the Equator and 24°S Lat. there is a dramatic decline in species richness, most notable in amphibians; farther south there is little change (Fig. 15:32).

Endemism is as high as 76 percent in the Sierra Nevada de Santa Marta, whereas the average percentage of endemic species in any

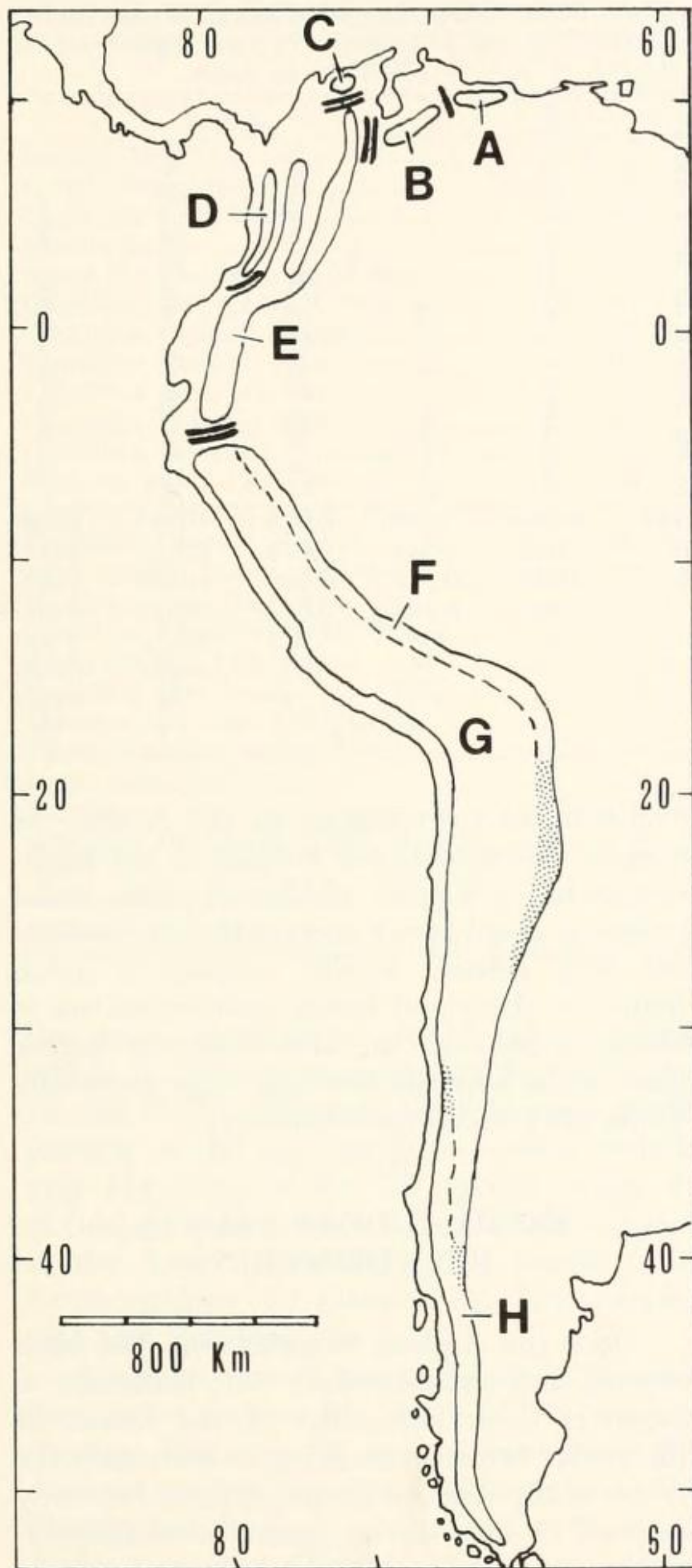


FIG. 15:31. Diagrammatic map of the Andes showing barriers to herpetofaunal dispersal. Two solid lines = major physiographic barriers; single solid lines = minor physiographic barriers; broken lines = major ecological barriers; shaded areas = transition zones between ecologically different regions. A. Cordillera de la Costa; B. Mérida Andes; C. Sierra Nevada de Santa Marta; D. Cordillera Occidental de Colombia; E. Northern Andes; F. Eastern slopes of central Andes; G. Nonforested central and southern Andes; H. Forested southern Andes.

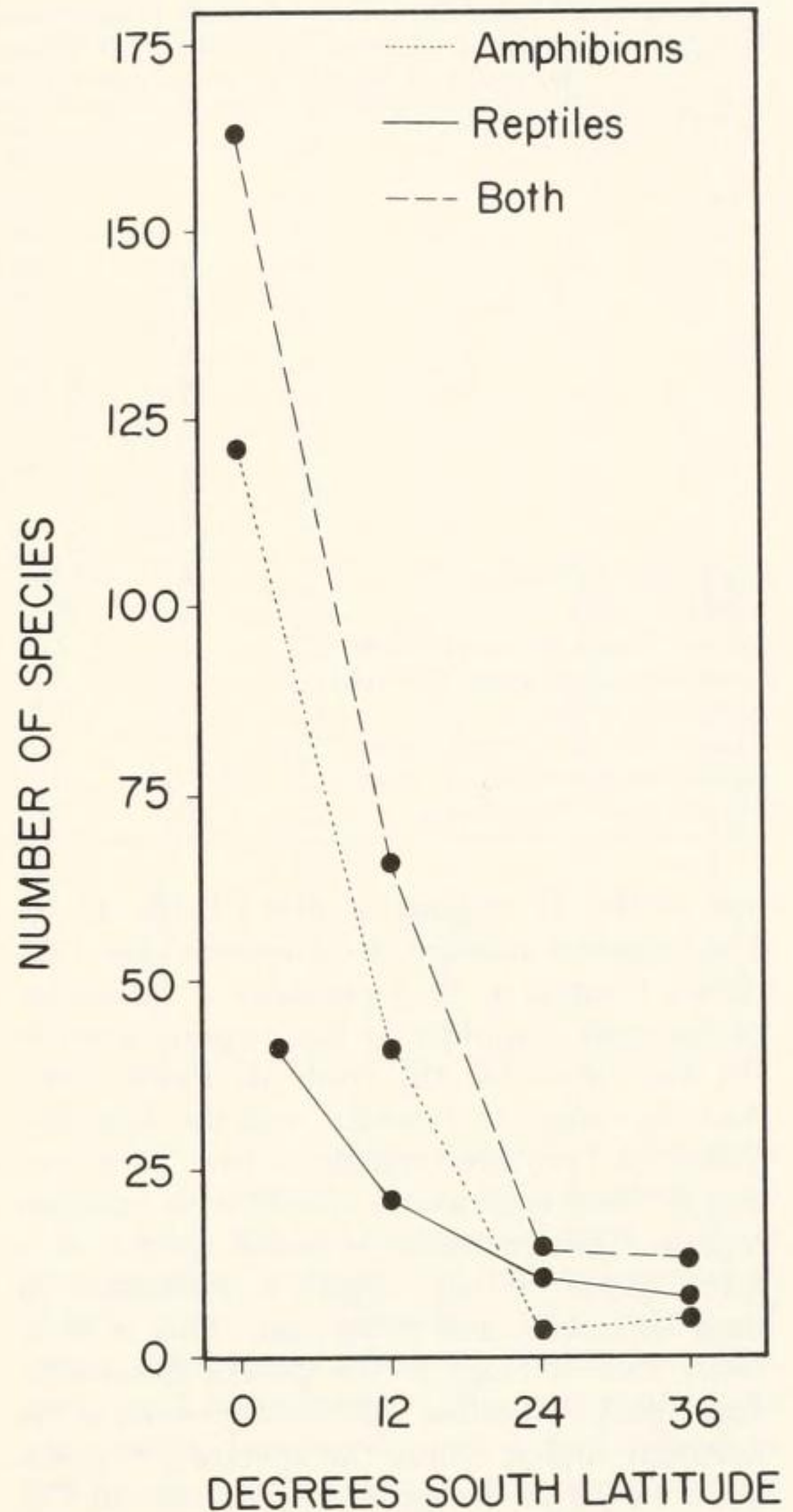


FIG. 15:32. Herpetofaunal species richness at different latitudes in the Andes. Data were accumulated for species within one degree north and south of the latitude given; only species occurring above 1000 m are included.

Riqueza de especie de la herpetofauna a diferentes latitudes en los Andes. Información fue acumulada para las especies dentro de un grado al norte y al sur de la latitud dada; sólo las especies que ocurren por sobre los 1000 m están incluidas.

Mapa diagramático de los Andes mostrando barreras para la dispersión de la herpetofauna. Dos líneas continuas = barreras fisiográficas mayores; una línea continua = barrera fisiográfica menor; líneas discontinuas = barreras ecológicas mayores; áreas sombreadas = zonas de transición entre regiones diferentes ecológicamente.

TABLE 15:3.—Faunal Resemblance of the Herpetofauna in Eight Major Eco-geographic Regions of the Andes. Numbers of species in a given region are in boldface; numbers of species in common to two regions are in Roman, and the faunal resemblance factors [$2C/(N_1 + N_2) = \text{FRF}$] are in italics.

	Cordillera de la Costa	Mérida Andes	Sierra Nevada de Santa Marta	Cordillera Occidental, Colombia	Northern Andes	Eastern Front, Central Andes	Nonforested Cent. & S. Andes	Forested Southern Andes
Cordillera de la Costa	46	<i>0.129</i>	<i>0.030</i>	<i>0.054</i>	<i>0.008</i>	<i>0.013</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
Mérida Andes	5	32	<i>0.075</i>	<i>0.082</i>	<i>0.034</i>	<i>0.014</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
Sierra Nevada de Santa Marta	1	2	21	<i>0.023</i>	<i>0.019</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
Cordillera Occidental, Colombia	3	2	1	66	<i>0.163</i>	<i>0.011</i>	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>
Northern Andes	2	7	4	37	386	<i>0.093</i>	<i>0.004</i>	<i>0.000</i>
Eastern Front, Central Andes	1	1	0	1	23	107	<i>0.049</i>	<i>0.000</i>
Nonforested Cent. & S. Andes	0	0	0	0	1	7	78	<i>0.055</i>
Forested Southern Andes	0	0	0	0	0	0	3	31

one of the 27 regions is 40.9 (Table 15:4). The apparent absence of endemics in the Cordillera Central of Perú probably is indicative of the poor sampling of the region, whereas the low values for the Nudo de Pasto, inter-Andean valleys in Ecuador, and the Marañón Valley in Perú are realistic in that most species in these regions are shared with adjacent regions. The presence of many species of a given genus in one region is indicative of local speciation and endemism. This is especially true of frogs of the genera *Eleutherodactylus*, *Colostethus*, and *Centrolenella* in the northern Andes, where the species per genus is 3.3 to 3.9 in the eastern cordilleras of Colombia and Ecuador and the Cordillera Occidental in Ecuador; this high number is approached only by the Cordillera Oriental in southern Perú (2.8), where there is also great differentiation of *Eleutherodactylus*, and the Altiplano (2.7) where there are six species of *Liolaemus* (Table 15:4). However, there is no direct correlation between the total percentage of endemic species and the numbers of species per genus in that region; for example, the genus per species value is 1.6 in the Sierra Nevada de Santa Marta, where 76 percent of the species are endemic.

Substantial data on altitudinal differences in species richness and endemism are not

available for most regions of the Andes. As already discussed in the account of the northern Andes, a distinct middle elevation fauna occurs in cloud forest and another element on the high ridges; species richness is much higher in the cloud forest, and endemism is likely to be high in both, certainly higher than in the adjacent lowlands (see especially Table 15:4 and Figs. 15:18–19).

EXTRA-ANDEAN FAUNAL RELATIONSHIPS

Once the Andean herpetofauna has been defined and circumscribed, it is necessary to ascertain the relationships of the faunas of the Andes before attempting to determine the origin of the Andean herpetofauna. Primarily this will be done at the generic level. Eighty-eight genera of amphibians and reptiles occur at elevations of more than 1000 m in the Andes. More than half (47) of these genera are not primarily Andean in their distribution. Some are represented in the Andes by lowland species that ascend the highlands to elevations of more than 1000 m (13 genera) and others (23 genera) have species restricted to Andean slopes, although most of the species occur elsewhere. The Andes are peripheral to

TABLE 15:4.—Genera and Species of Amphibians and Reptiles in Each of 27 Regions of the Andes.

Region	Genera	%		%		Species per Genus	
		Northern Genera	Species	Northern Species	Endemic Species		
Serranía de Paria	3	100	4	100	3	75	1.3
Cerro Turumiquire	5	100	7	100	5	71	1.4
Cordillera de la Costa	26	100	46	100	34	74	1.8
Mérida Andes	16	100	32	100	18	56	2.0
Sierra Nevada de Santa Marta	13	100	21	100	16	76	1.6
Cordillera Occidental, Colombia	27	100	66	100	29	44	2.4
Cordillera Central, Colombia	34	100	78	100	42	54	2.3
Cordillera Central, Perú	12	100	16	100	0	0	1.3
Cordillera Oriental, Colombia	30	97	103	99	36	35	3.4
Cordillera Oriental, Ecuador	42	95	164	98	74	45	3.9
Cordillera Occidental, Ecuador	41	93	137	95	65	47	3.3
Nudo de Pasto, Colombia	11	91	23	96	1	4	2.1
Cordillera Oriental North, Perú	30	90	63	92	19	30	2.1
Cordillera Oriental, Bolivia	21	86	36	89	13	36	1.7
Inter-Andean Basins, Ecuador	12	83	22	82	3	14	1.8
Huancabamba Depression	23	83	44	73	29	66	1.9
Cordillera Oriental South, Perú	28	79	76	84	41	55	2.8
Andes North, Argentina	9	33	16	25	10	63	1.8
Cordillera Occidental North, Perú	10	30	17	24	9	53	1.7
Mantaro-Apurimac Valleys, Perú	8	25	12	17	4	33	1.5
Upper Marañón Valley, Perú	4	25	6	17	1	17	1.5
Upper Huallaga Valley, Perú	5	20	5	20	2	40	1.0
Altiplano	6	17	16	6	7	44	2.7
Cordillera Occidental South, Perú	9	0	19	0	5	26	2.1
Andes North, Chile	10	0	21	0	9	43	2.1
Andes South, Chile	9	0	21	0	10	48	2.3
Andes South, Argentina	9	0	20	0	6	30	2.2

the main distributions of 12 other genera, which do have representatives in the Andes (Table 15:5). Although these account for 55 percent of the Andean genera, they include only 144 (20%) of the 727 species. Only six of these 47 genera have more than five species in the Andes: *Caecilia* (12), *Anolis* (18), *Leptotyphlops* (6), *Dipsas* (11), *Leimadophis* (6), and *Bothrops* (9).

Nineteen genera are endemic to the Andes; these contain 94 (13%) of the Andean species. The other 22 genera, containing 491 Andean species, are either widespread in the Neotropical Region or also occur in extra-Andean regions (Table 15:6). Two genera (*Bufo* and *Hyla*) are widespread and speciose in South America (and elsewhere), but are represented in the Andes by distinct groups (*B. spinulosus*, *H. bogotensis*, and *H. larinygion* groups), as well as lowland species on the slopes. The speciose genus *Eleutherodactylus* is represented by 154 species in the Andes, but it occurs widely throughout the American tropics. Four other genera of frogs

—*Atelopus* (27 Andean species), *Colostethus* (39), *Gastrotheca* (33), and *Centrolenella* (45)—and one of snakes—*Atractus* (39)—are primarily Andean, but are widespread in South America. Likewise, two genera of iguanid lizards—*Liolaemus* (24 Andean species) and *Stenocercus* (26)—are speciose in the Andes, but the former is widespread in temperate South America, and the latter also occurs in the Amazon Basin. Of the remaining genera, seven (*Bolitoglossa*, *Rhamphophryne*, *Hemiphractus*, *Anadia*, *Prionodactylus*, *Diaphorolepis*, and *Lygophis*) also occur in the tropical lowlands and in Central America, whereas *Euspondylus* is extra-Andean only in the adjacent tropical lowlands. Three genera (*Alsodes*, *Ctenoblepharis*, and *Tachymenis*) are extra-Andean only in temperate South America, along with *Pleurodema*, which also occurs widely in dry tropical regions.

When viewing the distribution patterns of all 88 genera known from the Andes, we find the greatest similarities with the Amazon

TABLE 15:5.—Patterns of Andean Distributions of Genera that are Principally Extra-Andean.

Lowland Species on Lower Slopes	Differentiated on Low-moderate Slopes	Peripheral to Range of Genus
<i>Leptodactylus</i>	<i>Caecilia</i>	<i>Euparkerella</i>
<i>Phyllobates</i> ¹	<i>Epicrionops</i>	<i>Ischnocnema</i>
<i>Gonatodes</i>	<i>Dendrobates</i>	<i>Flectonotus</i>
<i>Polychrus</i>	<i>Osteocephalus</i>	<i>Phyllodactylus</i>
<i>Tropidurus</i>	<i>Phyllomedusa</i>	<i>Basiliscus</i>
<i>Alopoglossus</i>	<i>Glossostoma</i>	<i>Diplolaemus</i>
<i>Cercosaura</i>	<i>Garthia</i>	<i>Phymaturus</i>
<i>Neusticurus</i>	<i>Lepidoblepharis</i>	<i>Tropidophis</i>
<i>Ptychoglossus</i>	<i>Pseudogonatodes</i>	<i>Lampropeltis</i>
<i>Liotyphlops</i>	<i>Anolis</i>	<i>Liophis</i>
<i>Clelia</i>	<i>Enyalioides</i>	<i>Sibon</i>
<i>Leptophis</i>	<i>Pristidactylus</i>	<i>Sibynomorphus</i>
<i>Micrurus</i>	<i>Leptotyphlops</i>	
	<i>Chironius</i>	
	<i>Dendrophidion</i>	
	<i>Dipsas</i>	
	<i>Leimadophis</i>	
	<i>Mastigodryas</i>	
	<i>Oxyrhopus</i>	
	<i>Philodryas</i>	
	<i>Rhadinaea</i>	
	<i>Tantilla</i>	
	<i>Bothrops</i>	

¹ Most of the species of *Phyllobates* recognized by Silverstone (1976) and listed in Appendix 15:2 have been placed in *Dendrobates* by Myers et al. (1978).

Basin and Central America, each having 47 and 46 genera, respectively, shared with the Andes; these are followed by 42 shared with the Chocó, 36 with southeastern Brasil and 35 with the Guiana Shield. Thirty-three genera are common to the Andes, Amazon Basin, Chocó, and Central America, whereas only 20 are shared by those four regions and the Guiana Shield and southeastern Brasil. The depauperate generic differentiation in temperate South America is reflected in the few number of genera shared by the Andes and Patagonia (11), the Atacama Desert (9), and the austral forests (6). Only four genera are common to all four regions, and only *Bufo* occurs in all of the regions delimited.

The occurrence of genera in the Andes and adjacent areas, such as the Amazon Basin and Patagonia, is expected. More interesting are distributions that are disjunct. Six Andean genera also occur in southeastern Brasil, but are either absent from the intervening area or have peculiarities about their distributions. The frogs (*Flectonotus*, *Euparkerella*, and *Ischnocnema*) each have one species in the Andes and one in southeastern Brasil; *Ischnocnema* also has one species in the upper

Amazon Basin. Marsupial frogs (*Gastrotheca*) are represented by 33 species in the Andes and four in southeastern Brasil, but the genus is unknown in central South America. Two snakes also are represented in the two areas. *Sibynomorphus* has one species in the Andes, one in the Amazon Basin, two in the Chaco, and two in southeastern Brasil.⁵ *Tropidophis* has one species in the Andes, one in southeastern Brasil, and 12 in the West Indies. Other genera that are represented in two or more of the highland regions (Andes, Brazilian highlands, Guiana highlands) also are widespread in the lowlands, although some genera, such as *Atractus*, are speciose in the highland regions and represented by few species in the intervening lowlands.

No strictly highland genus or species is shared by the Andes and the Guiana highlands. However, two closely related hylid frog genera are endemic to the regions—*Cryptobatrachus* (3 species) in the northern Andes and *Stefania* (6 species) in the Guiana highlands.

Thus, although the Andean herpetofauna is comprised of largely endemic species, only

⁵ See footnote, p. 389.

19 genera are endemic to the Andes; the 93 species in these genera and 337 Andean species in eight other genera that are primarily Andean account for about 60 percent of the species in the Andes. The generic relationships of the Andean herpetofauna are primarily with the adjacent lowlands and Central America and not with the Brazilian and Guiana highlands.

ORIGIN OF THE ANDEAN HERPETOFAUNA

The poor fossil record of most Andean groups of amphibians and reptiles precludes any kind of accurate historical assessment of phylogenetic relationships and distribution patterns; see Báez and Gasparini (this volume) for a summary of the fossil evidence. Therefore, phylogenetic relationships must be hypothesized from systematic studies of extant taxa, and past distributions must be inferred from existing knowledge of past geological events and evidence concerning paleoclimates. Our knowledge of the geology of the Andes has been summarized by Simpson (this volume), who also synthesized the evidence for Late Cenozoic and Quaternary climatic changes; these phenomena also have been treated in detail for tropical South America by Haffer (this volume) and for temperate South America by Báez and Scillato Yané (this volume). Modern phylogenetic approaches using cladistics as the basis for vicariance or dispersal biogeography (Croizat, et al., 1974; Rosen, 1975; Platnick and Nelson, 1978) are ideal for analysis of faunal origins and subsequent differentiation, but in most groups of Andean amphibians and reptiles, the phylogenetic relationships have yet to be determined in any such refined manner.

Two current methods of determining centers of dispersal (and possibly of origin) involve generalized tracks (Croizat, et al., 1974) and areas of congruence (Müller, 1973). The former is based on a cladistic approach and the latter simply on patterns of distribution. Because of the inadequate knowledge of the phylogenetic relationships of many components of the Andean her-

petofauna, I have chosen to analyze the herpetofauna first by means of areas of congruence. Subsequent analysis of generalized tracks of those groups that are well known phylogenetically provides corroborating evidence. For purposes of analysis I have used 41 genera and species groups that are primarily Andean in their distribution or at least are highly speciose in the Andes. On the bases of their distributions and known (or presumed) phylogenetic relationships, they have been placed in either a northern assemblage or a southern assemblage (Table 15:7).

Southern Herpetofaunal Assemblage.—Two major areas of congruence incorporate six of the nine groups in this assemblage: 1) Austral Forests—*Alsodes*, *Pleurodema*, *Bufo spinulosus* group, *Tachymenis*; 2) Patagonia—*Pleurodema*, *Ctenoblepharis*, *Liolaemus*. The other three genera (*Batrachophrynus*, *Telmatobius*, and *Stenocercus*) are derived from southern groups (Fig. 15:33).

Studies on iguanid lizards by Cei (1973, 1974a,b), Etheridge (1964, 1966, 1967), Paull, et al. (1976), and Savage (1958) provide substantial evidence for the recognition of a temperate South American adaptive radiation of tropidurine iguanid lizards. Although the taxonomy of the large iguanid genus *Liolaemus* is still in an alpha state, it is evident that there is a major diversity of species groups in Patagonia and the adjacent Andean foothills and that by comparison with these regions, the *Liolaemus* diversity is less in the Austral forests, Atacama Desert, and the high Andes. Cei (1974a, pers. comm.) considers *Ctenoblepharis* to be derived from *Liolaemus*. *Stenocercus* seems to be a highland sister group of the lowland *Ophryoessoides* (Fritts, 1974); these genera apparently are derived from a tropidurine stock, perhaps close to *Proctotretus* (Etheridge, pers. comm.). *Tachymenis* is the only genus of snakes widespread in the cool temperate region and the high Andes; it seems to be related to *Philodryas*, which is most diverse in subtropical South America.

Lynch (1978b) provided a cladistic analysis of the genera of telmatobiine leptodactylid frogs; most of the genera are endemic to the

TABLE 15.6. (Concluded).

Genus	Species	Central America	Chocó	Amazon Basin	Guiana Highlands	South-eastern Brasil	Patagonia	Austral Forests	Atacama Desert
<i>Prionodactylus</i>	4/5	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Proctoporus</i> ^o	17/17	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ptychoglossus</i>	2/6	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Leptotyphlops</i>	6/≅95	+	+	+	-	+	+	-	+
<i>Liotyphlops</i>	1/11	+	-	+	+	+	-	-	-
<i>Tropidophis</i>	1/15	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Atractus</i>	39/≅70	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Chironius</i>	1/16	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Clelia</i>	1/6	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Dendrophidion</i>	4/8	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Diaphorolepis</i>	1/2	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dipsas</i>	11/31	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Lampropeltis</i>	1/12	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Leimadophis</i>	6/≅40	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Leptophis</i>	1/7	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Liophis</i>	1/25	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>Mastigodryas</i>	1/11	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Oxyrhopus</i>	4/11	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>Philodryas</i>	3/15	-	-	+	+	+	+	-	+
<i>Rhadinaea</i>	3/45	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Saphenophis</i> ^o	5/5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sibon</i>	1/9	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sibynomorphus</i>	1/6	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Synophis</i> ^o	3/3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tachymenis</i>	4/6	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tantilla</i>	3/50	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Umbrivaga</i> ^o	1/1	-	-	-	-	-	-	-	-
" <i>Urotheca</i> " ^o	1/1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Micrurus</i>	5/46	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Bothrops</i>	9/59	+	+	+	+	+	+	-	-

TABLE 15.7.—Hypothetical Centers of Origin of the Principal Genera and Species Groups of the Andean Herpetofauna.

(Letters and numbers refer to fig. 15:33.)

A. Southern Assemblage	B. Northern Assemblage
1. From Austral Forests	1. Derived from Tropical Lowland Ancestors
<i>Alsodes</i>	<i>Amblyphrynus</i>
<i>Pleurodema</i> (part)	<i>Phrynopus</i>
<i>Bufo spinulosus</i> group	<i>Geobatrachus</i>
<i>Tachymenis</i>	<i>Atelopus ignescens</i> group
2. From Patagonia	<i>Osornophryne</i>
<i>Pleurodema</i> (part)	<i>Rhampophryne</i>
<i>Ctenoblepharis</i>	<i>Amphignathodon</i>
<i>Liolaemus</i>	<i>Cryptobatrachus</i>
3. Derived from Southern Ancestors	<i>Gastrotheca</i> (part)
<i>Batrachophrynus</i>	<i>Hemiphractus</i>
<i>Telmatobius</i>	<i>Hyla bogotensis</i> group
<i>Stenocercus</i>	<i>Hyla labialis</i> group
	<i>Hyla larinopygion</i> group
	2. From Tropical Lowlands
	<i>Eleutherodactylus unistrigatus</i> group
	<i>Colostethus</i>
	<i>Gastrotheca</i> (part)
	<i>Centrolenella</i>
	<i>Euspondylus</i>
	<i>Prionodactylus</i>
	<i>Atractus</i>

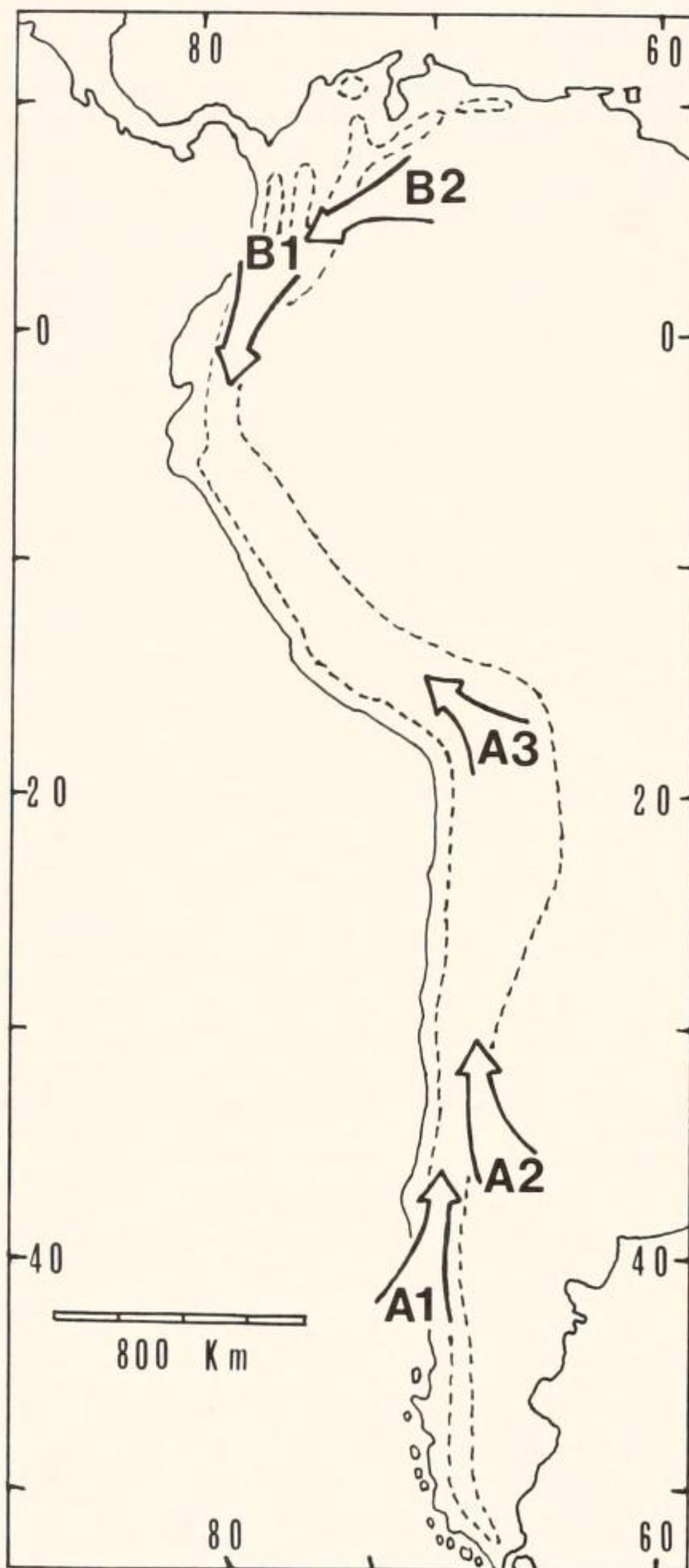


FIG. 15:33. Hypothesized origins and immigrations into Andean region of the historical components of the herpetofauna. Numbers and letters in arrows correspond to those in Table 7.

Orígenes e inmigraciones hipotéticas de los componentes históricos de la fauna dentro de la Región Andina. Los números y letras en las flechas corresponden a aquellos en la Tabla 7.

Austral forests. He showed that *Batrachophrynus* is a derivative of a sister group containing *Caudiverbera* and *Telmatobufo*, both of which are presently restricted to temperate southern Chile, but *Caudiverbera* has an extensive fossil record extending back to the lower Eocene of Patagonia. Lynch (1978b) also demonstrated that *Telmatobius* and *Alsodes* are sister groups and that these are most closely related to *Eupsophus*, a genus restricted to Austral forests. *Alsodes* also inhabits Austral forests as well as Andean slopes in central and southern Argentina and Chile, whereas *Telmatobius* is diverse in the high Andes from Argentina and Chile northward into Ecuador.

Pleurodema is a primitive leptodactyline (Lynch, 1971; Heyer, 1975). Duellman and Veloso (1977) summarized morphological and karyological evidence showing that *Pleurodema* can be derived from an *Eupsophus*-like stock of telmatobiines. Furthermore, Duellman and Veloso's (1977) cladistic analysis revealed two phyletic lines of *Pleurodema*, members of both of which occur in the Andes.

The *Bufo spinulosus* group with the apparently primitive *B. variegatus* confined to cool temperate South America, is primarily Andean, and extends northward into the Huancabamba Depression; some populations occur in the Atacama Desert and in Patagonia. Cei (1972) and Cei, et al. (1972) concluded that the *spinulosus* group is distinctive from other groups of *Bufo* in South America. On the evidence from biochemical analysis of parotoid gland secretions, Low (1972) concluded that the *spinulosus* group is most closely related to the *boreas* and *alvarius* groups in North America, and Blair (1972) suggested that the *spinulosus* group is related to the North American *boreas* group and the Eurasian *viridis* group. Estes and Reig (1973) reported *Bufo* from the late Paleocene of Brasil, and Blair (1972) concluded that the genus arose in South America, although Blair suggested that the *spinulosus* group arrived in South America from North America, a route that is entirely inconsistent with present knowledge of Central American geologi-

cal history and the distribution of the toads in question.

Northern Herpetofaunal Assemblage.—Thirty-two genera and species groups comprise this assemblage. Some of these genera are disjunct from the major area of congruence in the Andes of southern Colombia and Ecuador, where 22 of the groups occur. The disjunct groups are in northern Colombia (*Cryptobatrachus*, *Phenacosaurus*, *Euspondylus*, *Proctoporus*), Sierra Nevada de Santa Marta (*Geobatrachus*), Cordillera de la Costa (*Umbrivaga*, “*Urotheca*”), Huancabamba Depression (*Polychroides*, *Macropholidus*), and southern Perú and Bolivia (*Opipeuter*).

Within the northern herpetofaunal assemblage, two major groups are recognized—1) genera or species groups that evolved in the Andes, and 2) genera that probably or possibly originated elsewhere and subsequently invaded the Andes (Table 15:7, Fig. 15:33). For some genera (*Geobatrachus*, *Atractus*, *Diaphorolepis*, *Saphenophis*, *Synophis*, *Umbrivaga*, “*Urotheca*”), no meaningful statements can be made about their relationships, so they are omitted from the following discussion.

Among those groups that apparently evolved in the Andes, Lynch (1975a) provided a careful assessment of *Phrynopus*, which he showed to be derived from an *Eleutherodactylus fitzingeri* group ancestor; frogs of that group are primarily lowland in distribution, although some species (notably *E. w-nigrum*) inhabit the Andes. Lynch (1975b) analyzed the broad-headed eleutherodactyline frogs and showed that *Amblyphrynus* was most closely related to frogs of the *Eleutherodactylus sulcatus* group in the Amazon Basin; he suggested that *Amblyphrynus* might be an Andean eleutherodactyline prototype. Three bufonid genera occur in the northern Andes—*Atelopus* (*ignescens* group), *Osornophryne*, and *Rhamphophryne*. Although the genus *Atelopus* is widespread in the Neotropics, the thick-skinned, short-legged species of the *ignescens* group are confined to the northern part of the Andes, including the Sierra Nevada de Santa Marta and the Mérida Andes;

Atelopus apparently is most closely related to *Melanophryniscus* in subtropical South America (McDiarmid, 1971). Trueb (1971) offered various alternative hypotheses for the relationships of *Rhamphophryne*; the most plausible one geographically is that *Rhamphophryne* is related to, but not derived from, *Atelopus*. Ruíz and Hernández (1976) demonstrated that *Osornophryne* is a specialized derivative of *Atelopus*.

Within the family Hylidae, *Hyla* is poorly represented in the Andes; three groups of species are Andean—*labialis*, *larinopygion*, and *bogotensis* groups. Only the latter is represented beyond the Andes (one species in the Chocó and one in Central America). There is no evidence to suggest that these groups are more closely related to one another than any is to various lowland groups. The other hylid genera in the Andes (*Amphignathodon*, *Gastrotheca*, *Cryptobatrachus*, and *Hemiphractus*) are egg-brooders, a habit shared with *Stefania* in the Guiana Highlands and *Fritziana* and *Flectonotus* in southeastern Brasil; the latter also occurs in the Cordillera de la Costa and Trinidad. These seven genera share specialized, umbrella-shaped gills in the developing embryos. *Hemiphractus* with its weird morphological modifications seems to be an early vicariant from the egg-brooding stock (Trueb, 1974). *Cryptobatrachus* is an obvious sister group to *Stefania* (Rivero, 1970). Although *Gastrotheca* also occurs in southeastern Brasil, the major center of differentiation is in the northern Andes; *Amphignathodon* seems to be merely a *Gastrotheca* with mandibular teeth.

Although *Centrolenella* is diverse in Central America, southeastern Brasil, and the Guiana Highlands, it is most speciose on the Andean slopes. Members of all species groups of *Centrolenella* occur in the northern Andes, as does the only other genus in the family, the monotypic *Centrolene*.

Only two iguanid genera are considered to be northern Andean. The Colombian *Phenacosaurus* is an apparent derivative of *Anolis* (Lazell, 1969; Gorman, et al., 1969). *Polychroides* is viewed as an upland derivative of *Polychrus*, although Gorman, et al. (1969)

found no karyological differences and considered *Polychroides* to be indistinguishable from *Polychrus*. The other lizards are microteiids; the relationships of these have been partially analyzed by Presch (1978), who considered *Prionodactylus*, *Proctoporus*, and *Opipeuter* to belong to one lineage, *Euspondylus* and *Pholidobolus* to a second, and *Anadia* to a third that also includes the genera *Ecpleopus* and *Placosoma*, which are extra-Andean.

Of the remaining groups in the northern herpetofaunal assemblage, the microteiid lizard genera *Euspondylus* and *Prionodactylus*, also occur in the lowlands and have related (perhaps derived) genera in the highlands—*Pholidobolus* and *Proctoporus*, respectively. The highly speciose dendrobatid genus *Colostethus* has some species in the lowlands, many species on the Andean slopes, and a few species in the high Andes; Edwards (1974) concluded from an analysis of *Colostethus* that most of the high Andean species were derived from groups on the lower slopes.

The most speciose group in the northern Andes is the *Eleutherodactylus unistrigatus* group. Lynch (1976b) identified the center of diversity of the group as the Andes of Colombia and Ecuador, but numerous species occur in the upper Amazon Basin, on the slopes of the Cordillera Oriental in Perú, in the Sierra Nevada de Santa Marta, and the Mérida Andes, and in the Cordillera de la Costa. The greatest species richness at any one site is in the cloud forests and in the upper Amazon Basin. Those species groups in the high Andes were derived from diverse ancestral stocks at lower elevations (Lynch, pers. comm.).

Extra-Andean Groups.—Many species inhabiting the Andes are members of groups that have their greatest diversity, and presumably their centers of origin, in extra-Andean regions. The outstanding example is the salamander genus *Bolitoglossa*, which is most speciose in Central America and probably did not enter South America until the late Pliocene. The Andean species are members of diverse groups of *Bolitoglossa* which also include some lowland and/or Central American species (Brame and Wake, 1971). Other groups in this category are *Caecilia*

and the *Bufo typhonius* group, both of which have species widely distributed in the lowlands of Central America, the Chocó, and the Amazon Basin, but which have species endemic to the Andean slopes.

In summary, the Andean herpetofauna evolved from ancestral stocks from the lowlands. These are readily assignable to two major Andean assemblages—northern and southern. The dispersal of the groups is reflected in their diminishing importance in the faunas of regions more remote from their centers of dispersal (Table 15:4) and the peripheral limits of their distributions (Figs. 15:34–35). It is evident that the central Andes in Perú are a major area of transition between the northern and southern assemblages.

DISPERSAL AND DIFFERENTIATION

By comparison with the other highland regions in South America, the Andes are very young. Although some uplift occurred prior to the Miocene, the major tectonic events that resulted in the uplift of the Andes began only about 20 million years ago with major orogenies occurring toward the end of the Pliocene and through the Pleistocene—all within the last 2.5–4.5 million years. Climatic fluctuation during the Pleistocene is a final factor in the complex and geologically recent series of events that have molded the Andes and their environments into the features that we see today. Thus, the early evolution and dispersal of the herpetofauna must be viewed with respect to the mid-late Cenozoic events, whereas much of the dispersal and differentiation is intricately associated with Quaternary events.

In the early Tertiary, southern South America was more equable than at present; the austral forests of *Araucaria*, *Laurelia*, and *Nothofagus* occurred northward at least to 30°S Lat. in Chile and across Patagonia in the Oligocene (Jeannel, 1967). Subsequent to the Eocene, there was gradual cooling and drying in southern South America. Associated with the rain shadows created by the rising Andes, a semideciduous xerophytic vegetation, termed the Tertiary-Chaco Paleoflora by

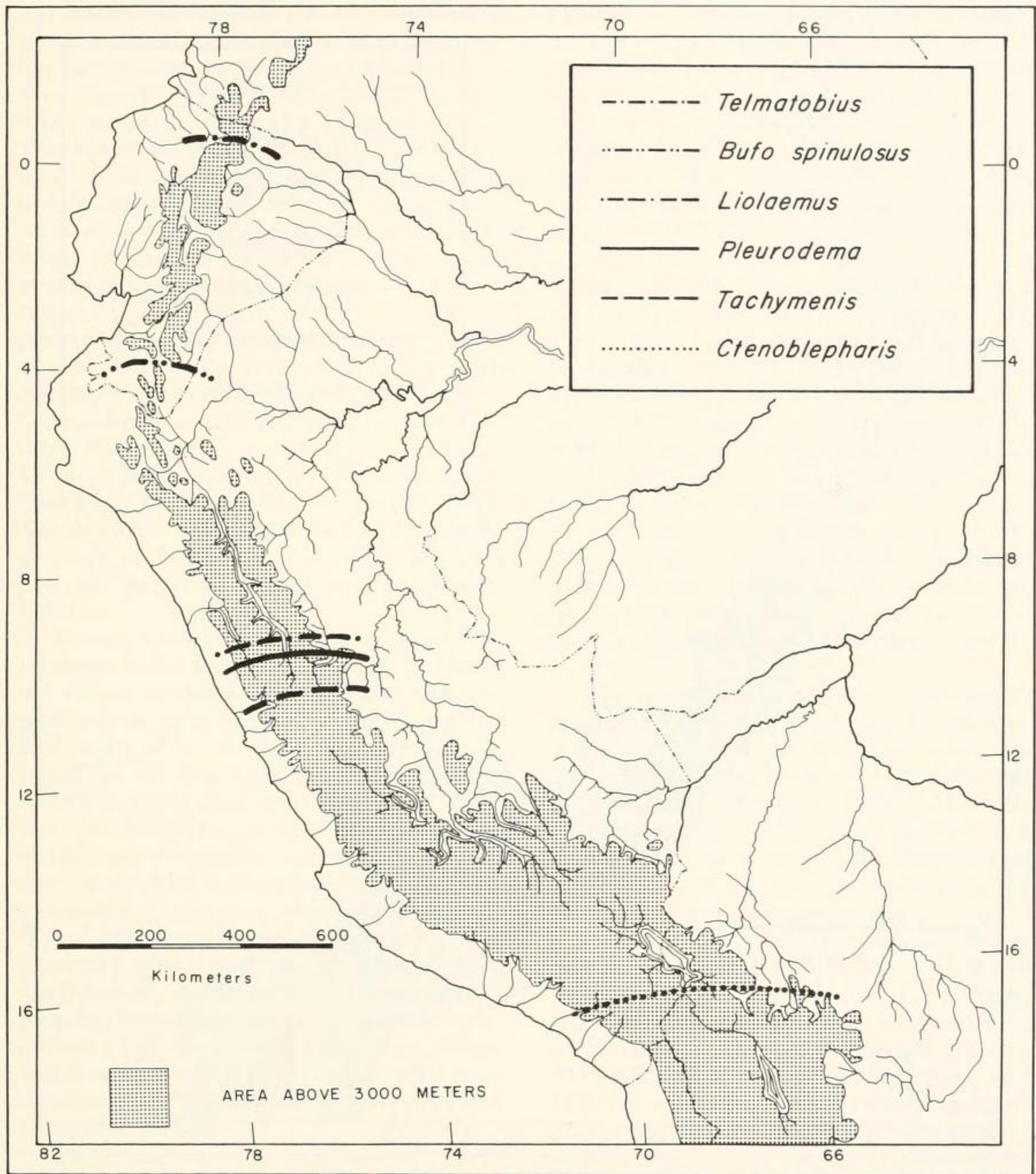


FIG. 15:34. Northern limits of distribution of genera of the southern herpetofaunal assemblage.
 Límites de distribución norte de los géneros del conjunto herpetológico sureño.

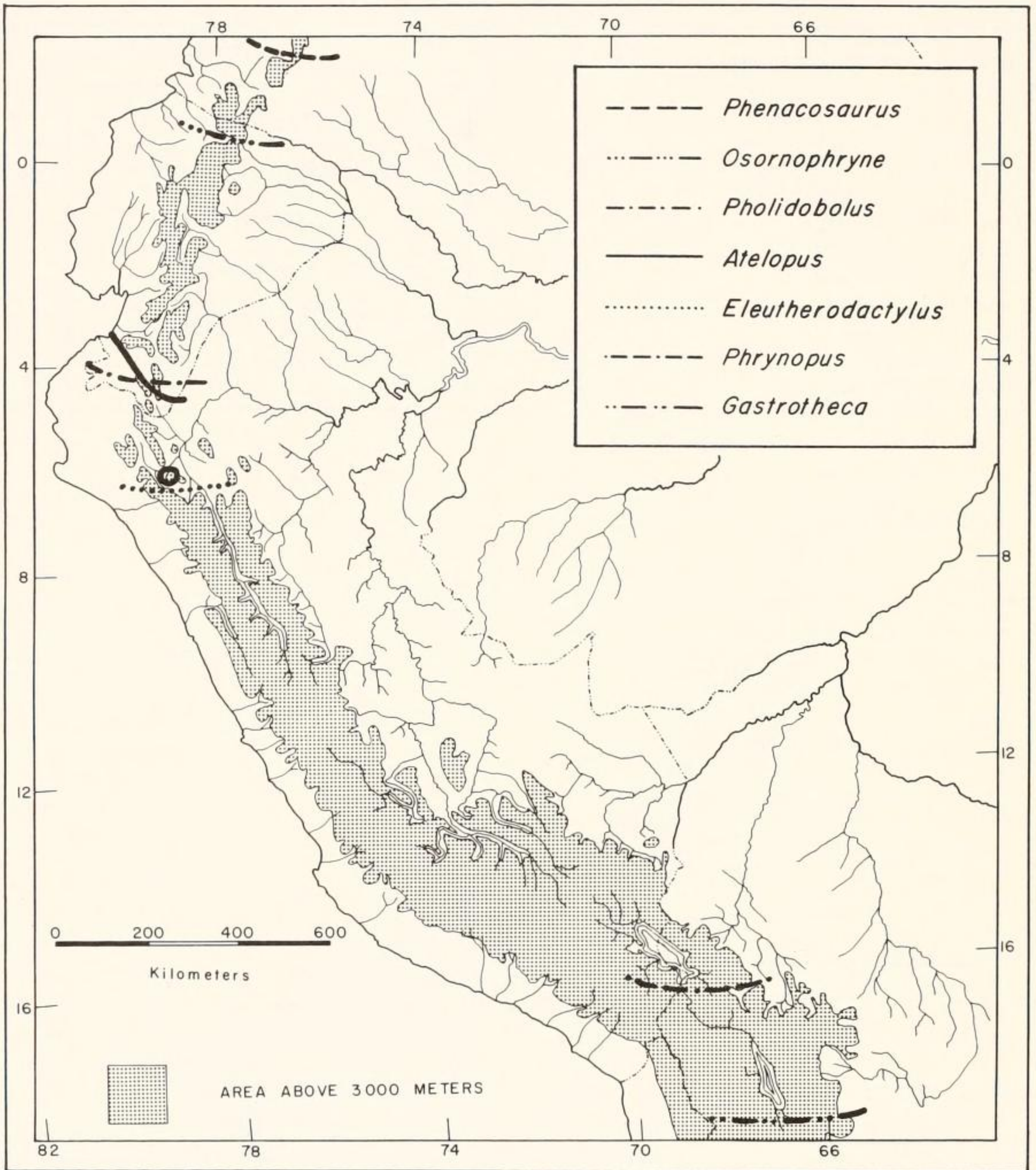


FIG. 15:35. Southern limits of distribution of genera of the northern herpetofaunal assemblage. Additional species of *Atelopus* and *Eleutherodactylus* have entered the eastern slopes of Perú and Bolivia from the Amazonian lowlands.

Límites de distribución sur de los géneros del conjunto herpetológico norteño. Especies adicionales de Atelopus y Eleutherodactylus han entrado a las laderas este de Perú y Bolivia desde las tierras bajas del Amazonas.

Solbrig (1976), developed east and west of the Andes. Continued climatic desiccation along the Pacific coast resulted in the elimination or restriction of the Tertiary-Chaco Paleoflora, leaving disjunct distributions as far north as southern Ecuador (Jeannel, 1967). The development of the extreme xeric conditions of the Atacama Desert and the restriction of chaparral vegetation to central Chile occurred in the Pleistocene, when the Andean orogeny thrust the cordilleras to their present heights, and the cold Humboldt Current assumed its present course. Prior to the present positioning of the Humboldt Current, more precipitation would have fallen on the western slopes of the Andes in Perú and northern Chile (Simpson, 1975a). Furthermore, climatic fluctuation during the Pleistocene provided at least intermittent, less xeric conditions along the coast (Campbell, 1976, 1979). The lacustrine deposits in the Altiplano probably are of Pleistocene age, when the area had an extensive lake system (Lohmann, 1970).

During the Middle and Late Tertiary, the northern Andes were being elevated. Different ranges had somewhat different histories with respect to uplift and volcanism, but the final uplift of all of the tropical ranges occurred in the late Pliocene and Pleistocene (Ahlfeld, 1970; Gansser, 1955; Sauer, 1971; van der Hammen, et al., 1973). Climatic change was principally a cooling effect with continued humid, but probably more equable, temperatures, with the exception of fluctuation of temperatures and precipitation correlated with glacial and interglacial stages (van der Hammen, et al., 1973). The structural depressions between some of the principal cordilleras (e.g., Cauca and Magdalena valleys and Huancabamba Depression) became more significant as the cordilleras were elevated (Simpson, 1975b).

Early workers, such as Chapman (1917) and Chardon (1938), attempting to explain the origin, speciation, and distribution of high Andean biotic components, were hampered by the then persistent ideas of the antiquity and immutability of the lowland forests and little or no knowledge of the Pleistocene climatic changes in the Andes. B. S. Vuilleumier

(1971) summarized existing knowledge about Pleistocene climatic changes in South America and provided profound interpretations of the effects of these changes on the Andean flora and fauna. F. Vuilleumier (1970) examined the páramo avifauna of the northern Andes in light of the theory of island biogeography put forth by MacArthur and Wilson (1967); his results showed close correlations with predictions of numbers of species and endemics with island (= páramo) size and distance from the presumed source of immigration (see also Mauriello and Roskaski, 1974), but he did not consider Pleistocene climatic effects to be important to the avifauna. Haffer (1970, 1974) and van der Hammen (1972) emphasized that Pleistocene climatic fluctuations have been a primary factor in the expansion of ranges of the Andean biota. Simpson (1975b) performed an analysis of distribution of some groups of the páramo flora and found higher correlations between areas of glacial páramos, their distances from source areas, and the number of species than with the modern páramo parameters.

Few systematic and evolutionary studies on Andean amphibians and reptiles have attempted to explain patterns of speciation and distribution as the result of Pleistocene climatic changes (Duellman, 1972, 1974; Fritts, 1974; Montanucci, 1973). It is constructive to examine selected groups of the herpetofauna in light of Late Tertiary and Quaternary tectonic events and climatic changes.

Northern Páramos.—The proposed depression of tree line by about 1000 m at glacial maxima would have resulted in extensive areas of páramo where now only relatively small páramo islands exist (Simpson, 1975b). F. Vuilleumier's (1970) and Simpson's (1975b) results on avian and floral distributions, respectively, suggest that herpetofaunal patterns should show positive correlations between the numbers of species and páramo-island size and distance from areas of emigration. One of the basic tenets of MacArthur and Wilson's (1967) theory of island biogeography is that there is dispersal from a source area and that the number of immigrants that become established on a given island is pro-

portional to the size of the island and inversely proportional to its distance from the source area. An important consideration in this concept is the mode of dispersal—active (birds, bats, some reptiles, mammals, and insects), passive aerial (some plants and some insects), and passive waifing (everything else). With a few exceptions, amphibians and reptiles apparently reach oceanic islands by rafting. However, rafting is not a means of dispersal between montane islands. Therefore, the presence of a species of frog or lizard on presently isolated páramo islands cannot be explained by direct dispersal; instead they must be considered as relictual isolates of former more widespread distributions. Brown (1971) reached the same conclusion with respect to North American montane mammals.

Climatic depression of as much as 1000 m would have united most of the present páramos in the Cordillera Oriental in Colombia into one extensive páramo; the same is true for those in the Cordillera Central of Colombia, the Nudo de Pasto, and the cordilleras in Ecuador (Fig. 15:36). There are groups of species that are endemic to the present páramos in the Cordillera Oriental of Colombia. For example, the *Eleutherodactylus elegans* complex of the *E. unistrigatus* group has three species (*affinis*, *bogotensis*, *elegans*) in the páramos in the vicinity of Bogotá, one species (*lynchi*) farther north in the Páramos de Guantiva, Rusia, and Vigajual, and another (*nicefori*) still farther north in the Páramo de Almorzadero. Only two species occur in sympatry (*bogotensis* and *elegans* in Páramo de Choachí). All of the species currently live at elevations above 2800 m. Thus, the distribution of this species complex can be explained by 1) origin from one stock in the Cordillera Oriental, 2) widespread dispersal during time of climatic depression, 3) isola-

tion and speciation during times of climatic elevation, 4) dispersal and secondary contact resulting in sympatry at subsequent time of climatic depression, and 5) present isolation on páramo islands.

Similar patterns are evident in the microteiid lizards of the genus *Pholidobolus*, five species of which inhabit the Andes from 1800 to 3960 m in Ecuador; with the exception of two cases of sympatry, their distributions are confined to particular combinations of cordilleras and/or inter-Andean valleys (Montanucci, 1973). Likewise, frogs of the *Eleutherodactylus curtipes* complex show allopatric distributions in the high cordilleras in southern Colombia and Ecuador, as do frogs of the genus *Phrynopis* in páramos and subpáramos from Colombia to Perú (Lynch, 1975a) and members of the *Gastrotheca marsupiata* group in Perú (Duellman and Fritts, 1972). The two species of high montane toads (*Osornophryne*) are now isolated in separate páramos in the Cordillera Central of Colombia and the Nudo de Pasto, but climatic depression of 1000 m would have united all of these páramos (Table 15:8).

Some phyletic lineages occur at high elevations in the Cordilleras in Colombia and Ecuador as well as in the Mérida Andes and/or the Sierra Nevada de Santa Marta. Thus, the 11 species in the *Atelopus ignescens* group are distributed principally above 2800 m in the cordilleras of Colombia and Ecuador (8 species), above 2350 m in the Sierra Nevada de Santa Marta (1 species), and above 2010 m in the Mérida Andes (2 species). Assuming that this group dispersed from the major northern Andean ranges, climatic depression would have had to have been more than 1000 m in order to allow them to disperse into the Sierra Nevada de Santa Marta and the Mérida Andes or at the time of dispersal the frogs were able to tolerate warmer condi-

TABLE 15:8.—Genera and Species Groups Endemic, or Primarily Restricted, to Regions of Major Pleistocene Páramo-Islands.

(Letters refer to locations in fig. 36.)

Cordillera Oriental (A)	Cordillera Central (B)	Nudo de Pasto-Ecuador (C)
<i>Eleutherodactylus bogotensis</i> group	<i>Osornophryne</i>	<i>Eleutherodactylus curtipes</i> group
<i>Bolitoglossa adspersa</i> group	<i>Rhamphophryne</i>	<i>Eleutherodactylus unistrigatus</i> group
<i>Phenacosaurus</i>	<i>Gastrotheca aureomaculata</i> group	<i>Gastrotheca plumbea</i> group
		<i>Pholidobolus</i>



FIG. 15:36. The northern Andes showing approximate parameters of páramo islands (heavy lines) assuming a 1000 m climatic depression. Modified from Simpson (1975b). Letters refer to Table 8.

Los Andes del norte mostrando parámetros aproximados de las islas de páramo (líneas gruesas), asumiendo una depresión climática de 1000 m. Modificado de Simpson (1975b). Las letras corresponden a la Tabla 8.

tions than they do now. The same is true for two other montane frogs—*Hyla labialis* (present range: 2000–3000 m) and *Centrolenella buckleyi* (2000–3400 m).

Other groups of amphibians and reptiles in páramos and subpáramos have distributions that also extend down into cloud forests. Their presence as isolates in various ranges in the Andes can be explained by their formerly having wider distributions that included now uninhabitable lowlands. As the climates in the intervening lowlands became less equable, the animals became isolated in various montane habitats. Examples are frogs of the genus *Cryptobatrachus*, lizards of the genus *Anadia*, and salamanders of the genus *Bolitoglossa* (Fig. 15:37). The enigmatic frog *Geobatrachus* in the Sierra Nevada de Santa Marta presumably is a Pleistocene relict of some unknown lowland ancestor.

Cloud Forests.—The montane rainforests or cloud forests are fragmented by low valleys and by high cordilleras. Presumably at times of depression of vegetation zones owing to climatic factors, cloud forest extended across some of the lower areas now supporting lowland tropical rainforest or dry forest. Thus, dispersal routes would have been available between the Sierra Nevada de Santa Marta, the Mérida Andes, the Cordillera de la Costa, and the Cordillera Oriental in Colombia, thereby permitting dispersal of some cloud forest groups, such as *Bolitoglossa*, *Eleutherodactylus*, *Atelopus*, and *Centrolenella* in these areas. Likewise, dispersal between cloud forests in the Ecuadorian and Peruvian cordilleras would have been possible across the Huancabamba Depression, where cloud forests exists now only on isolated ridges. Climatic fluctuation apparently was important in the dispersal and speciation of stream inhabitants such as *Colostethus* and *Centrolenella*, many species of which are isolated in headwaters of confluent drainages but do not occur now in the areas of confluence.

Trans-Andean dispersal of cloud forest inhabitants must have occurred at times of climatic elevation or when the Andes were lower, with continuous cloud forest from the eastern to the western slopes. Numerous species of the genera *Eleutherodactylus*, *Atelo-*

pus, *Rhamphophryne*, *Gastrotheca*, *Hemiphractus*, *Hyla*, and *Centrolenella* have close relatives on opposite sides of the Andes (Fig. 15:38). One member of the predominately lowland *Eleutherodactylus fitzingeri* group (*E. w-nigrum*) occurs at elevations of 1230–2800 m in cloud forests on both slopes of the three cordilleras in Colombia and on the Pacific and Amazonian slopes in Ecuador, and the snake *Chironius monticola* ranges through cloud forests from Venezuela to Bolivia (Fig. 15:39). Some of these groups also occur in the cloud forests in the highlands of Panamá. Each of the following groups—*Rhamphophryne*, *Gastrotheca*, *Hemiphractus*, and the *Hyla bogotensis* group—has one representative there and many in the Andean cloud forests.

Central and Southern Andes.—Although most taxonomic groups of the herpetofauna in the southern Andes are restricted to either the Patagonian or the Pacific slopes, some groups have related species on both sides—*Alsodes*, *Telmatobius*, and *Liolaemus*. In the far south, some Patagonian species follow present continuous Patagonian scrub through low Andean passes; thus Patagonian species such as *Pleurodema bufonina*, *Diplolaemus leopardinus*, *Liolaemus kriegi*, and *Phymaturus palluma* occur on the Pacific slopes of Andean passes. Farther north, mostly different species occupy similar ecological niches on the two slopes, but *Liolaemus fitzingeri* has populations isolated on both slopes. This suggests that in the not too distant past, climatic conditions were elevated sufficiently that the lizards were able to disperse across the Andean divide.

The existing, continuous high montane habitats presently allow dispersal for such widespread species as *Pleurodema marmorata*, *Liolaemus multiformis*, *Tachymenis peruviana* and members of the *Bufo spinulosus* group; all are present on the Altiplano and in the cordilleras and high inter-Andean valleys northward at least to central Perú (Fig. 15:34). The extensive and more continuous high montane regions in the central Andes of Perú, Bolivia, and northern Argentina and Chile seem to have afforded few opportunities for isolation and differentiation

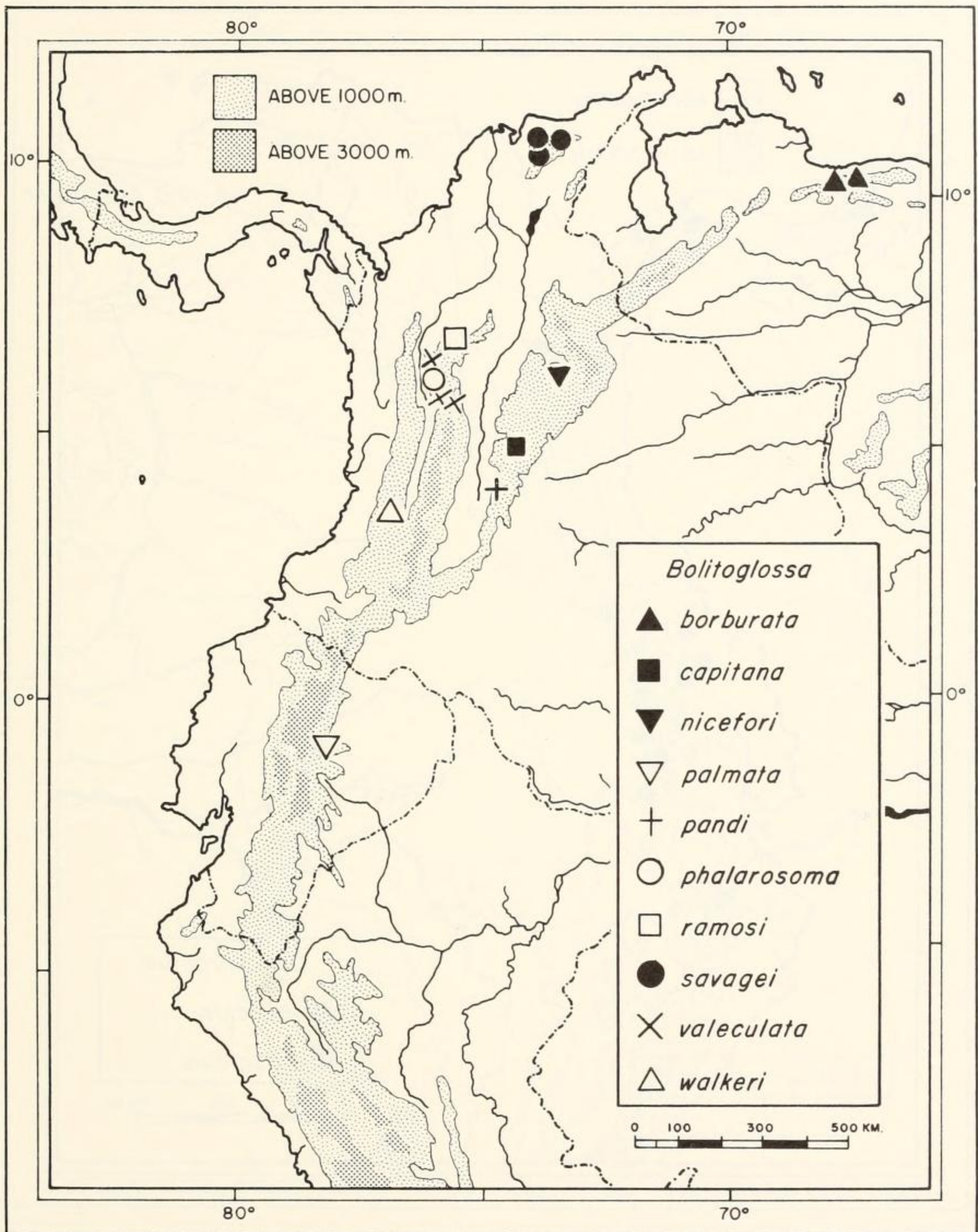


FIG. 15:37. Distribution of salamanders of the genus *Bolitoglossa* in the northern Andes.
 Distribución de las salamandras del género *Bolitoglossa* en los Andes del norte.

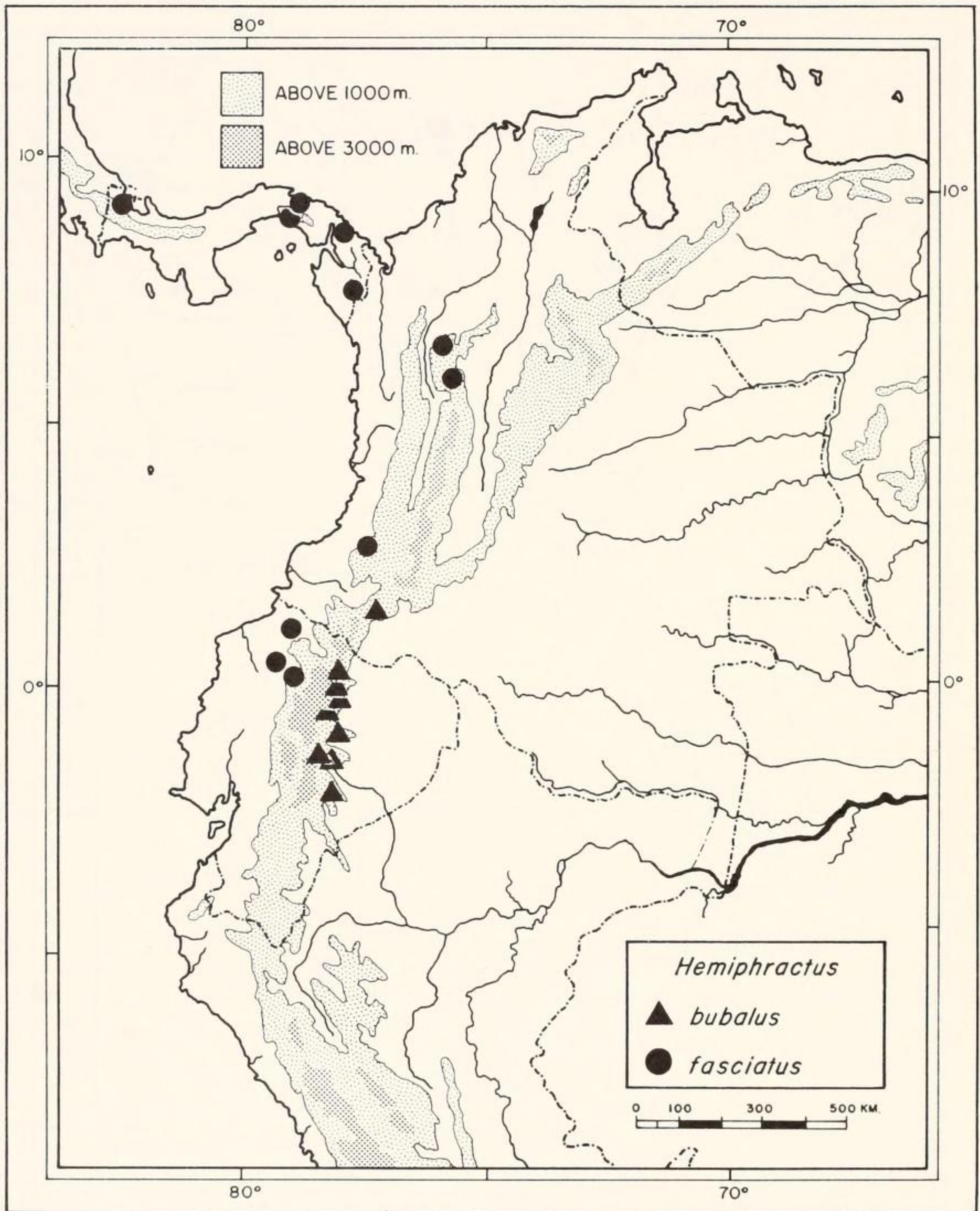


FIG. 15:38. Distribution of the two primarily Andean species of horned frogs, genus *Hemiphractus*.
 Distribución de dos especies primariamente andinas de anuros cornudos, género *Hemiphractus*.

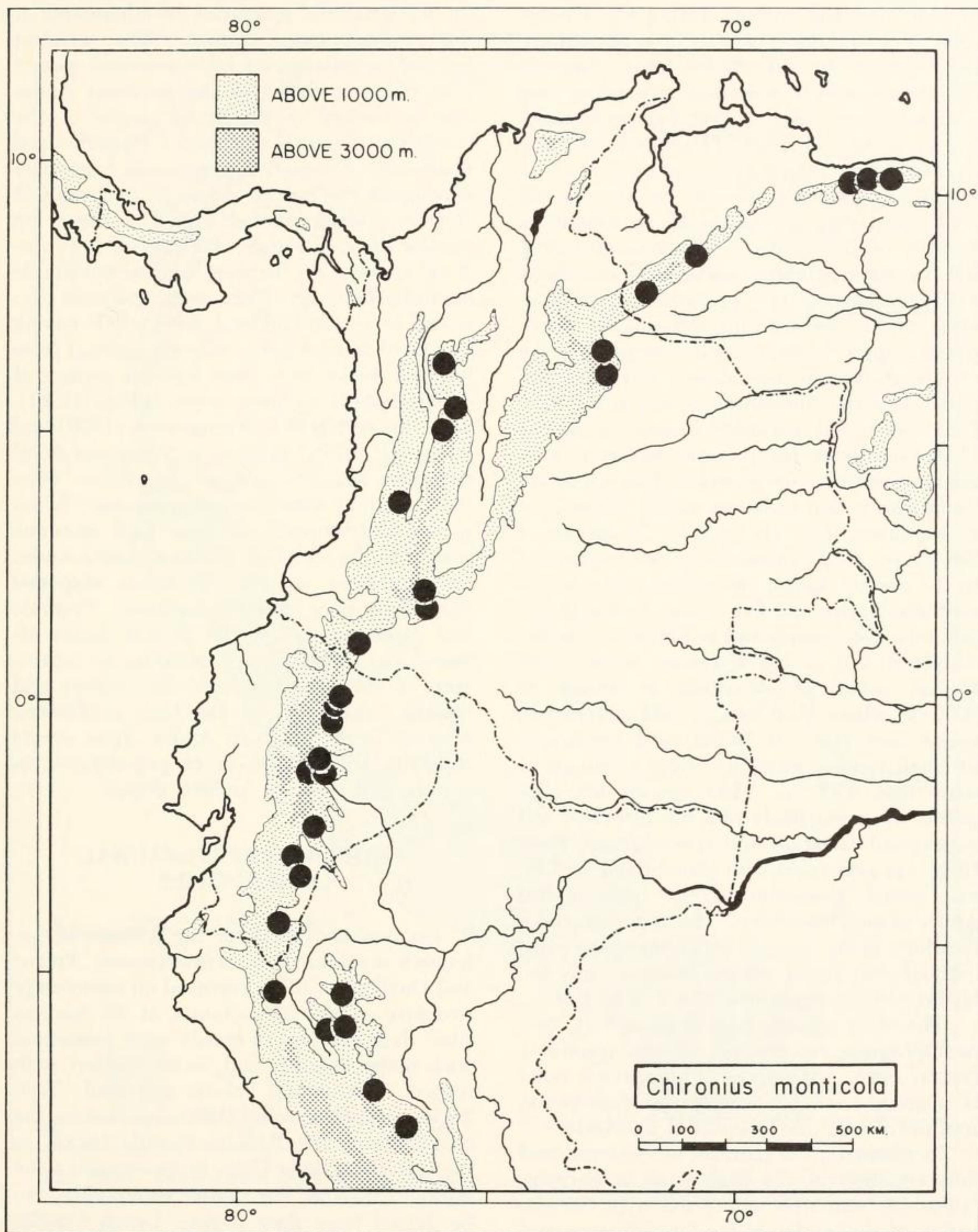


FIG. 15:39. Distribution of the snake *Chironius monticola*, an inhabitant of Andean cloud forests; the range extends southward into Bolivia.

Distribución de la culebra Chironius monticola, un habitante de la selva de neblina; su rango se extiende hacia el sur hasta Bolivia.

of high montane species during the Pleistocene. The notable exception is in the eastern front ranges of the Andes where páramo islands apparently persisted, expanded, and contracted resulting in isolated populations and speciation in frogs (*Phrynopus* and *Gastrotheca*) and lizards (*Proctoporus*).

Two genera are diverse in the central Andes and deserve individual consideration. Lizards of the genus *Stenocercus* primarily live in xeric habitats below 3500 m. Fritts (1974) analyzed the evolutionary relationships of the species and showed that three phyletic lines evolved in different parts of the central Andes; he considered that the complexities of the Andean orogenies in the Plio-Pleistocene and climatic fluctuation in the Pleistocene were the primary factors in speciation events in *Stenocercus*. The important thing here is that isolation was in valleys, not on mountain tops. At present, 23 species of the aquatic frogs, *Telmatobius*, are recognized in the central Andes; two others occur in the southern Andes and five others in the Huanacabamba Depression and in Ecuador. On the Altiplano and in the Peruvian Andes most species occur at elevations in excess of 3000 m, where they live in cold streams; in many cases they are found most commonly in small rivulets near the crests of ridges at more than 4500 m. Most species are allopatric. It seems likely that the dispersal and subsequent isolation and speciation of these frogs was associated with climatic fluctuations and actual glaciation of the high central Andes in the Pleistocene. The systematic relationships of the species of *Telmatobius* presently are too poorly known to assess fully the historical biogeography of the group.

The other aquatic high Andean frog, *Batrachophryne*, represented by two species in central Perú, apparently is an ancient relict of a group having a widespread distribution southward prior to the uplift of the Andes.

In summary, the patterns of dispersal and differentiation of the high Andean herpetofauna are intimately associated with the elevation of the Andes in the late Pliocene and Pleistocene, glacial events during the Pleistocene, and climatic fluctuation during the Pleistocene. Likewise, these events influenced

the dispersal and speciation of inhabitants of the Andean cloud forests. The greatest amount of isolation of high montane species took place in the dissected northern Andes and southward in the front ranges of the Cordillera Oriental in Perú. Hypothesized Pleistocene parameters of páramos commonly encompass the ranges of species or groups of closely related species now isolated on smaller páramo islands. Inability of high Andean species to disperse across unsuitable habitats between Pleistocene páramos resulted in major highland areas each having groups of species independently derived from lowland stocks, or at least separate centers of differentiation in these areas (Fig. 15:40). Thus, the results of F. Vuilleumier (1970) and Simpson (1975b) relating to avian and floral montane island biogeography differ from those dealing with the herpetofauna. Widespread distributions of some high montane species in the Altiplano and the central Andes are indicative of post-Pleistocene dispersal through existing suitable habitats. Tectonic and glacial events in the central Andes affected the dispersal and isolation of inhabitants of the presently xeric dry valleys and aquatic inhabitants of the high cordilleras, whereas in the southern Andes, these events resulted in the isolation of populations on eastern and western Andean slopes.

ANDEAN HERPETOFAUNAL COMMUNITIES

Community studies of the Andean herpetofauna are limited to a few papers. Péfaur and Duellman (1977) reported on community structure of the herpetofauna at 10 Andean sites; their analyses primarily were concerned with niche breadth and niche overlap with respect to structural habitat and food. Test, Sexton, and Heatwole (1966) reported on the reptiles from the Rancho Grande region in the Cordillera de la Costa in Venezuela; some inferences about the reptile community can be gained from their paper. Lynch (1976a, 1979) and Lynch and Duellman (1979) commented on eleutherodactyline frog communities in Ecuador.

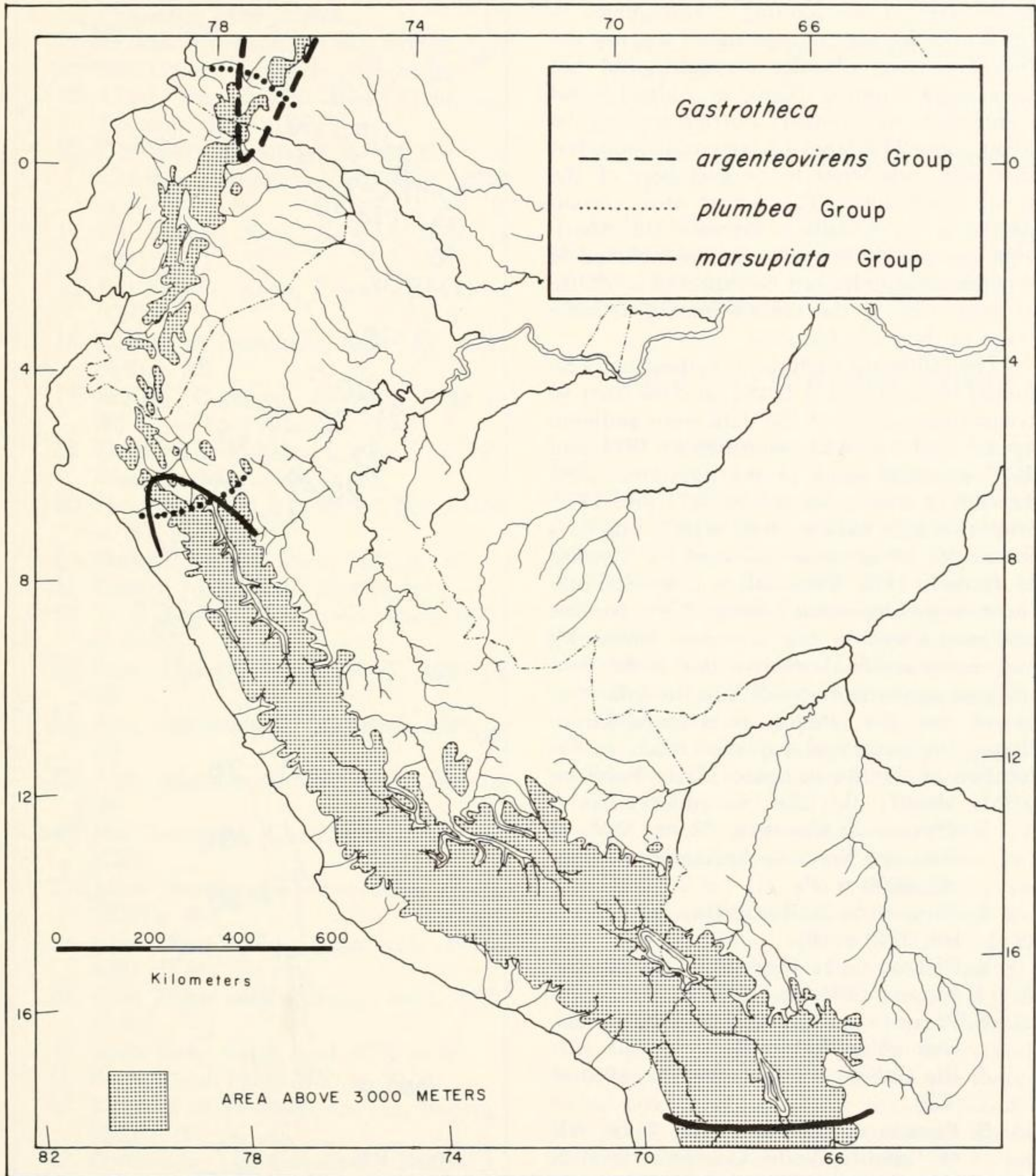


FIG. 15:40. Distributional limits of three species groups of montane marsupial frogs, genus *Gastrotheca*.
 Límites distribucionales de tres grupos de especies de los anuros marsupiales de montaña, género *Gastrotheca*.

Communities may be defined in many ways. Here I am limiting a community to the herpetological components of a given site that are geographically sympatric but not necessarily syntopic. Thus, in a cloud forest community an arboreal *Gastrotheca* may be living some 20 m above a terrestrial *Bufo*, but they are considered to be members of the same community. The actual area encompassed at a given site is variable, but experience has shown that all members included in a given community can be expected to utilize at least some of the same resources at some stage in their life histories.

The following analysis of Andean herpetofaunal communities is based on data from 40 communities; most of the data were gathered by me and my field associates in 1974 and 1975, although some of the data from sites 14 and 16 were collected in 1971 and 1972. Sites 23 and 24 were studied in 1977, and data from sites 19–21 were collected by Thomas H. Fritts in 1970. The analysis is divided into three categories—cloud forest (CF), páramo and subpáramo in the northern Andes (P), and communities above tree line in the central and southern Andes (S). In the following list of sites, the category is given in parentheses; the numerical sequence refers to the location of the site in figure 15:41. Boldface words identify the sites in tables 15:9–14.

1. Páramo de **Guantiva**, 22 km SSW of Susacón, Norte de Santander, Colombia, 3000 m (P).
2. Páramo de la **Rusia**, Boyacá, Colombia, 3340 m (P).
3. Páramo de la **Vigajual**, Vado Hondo, Boyacá, Colombia, 2660 m (P).
4. Páramo de **Choachí**, Cundinamarca, Colombia, 3320 m (P).
5. Río **Calima**, Valle, Colombia, 1230 m (CF).
6. Páramo de las **Hermosas**, 7 km NE of Tenerife, Valle, Colombia, 2850 m (P).
7. Páramo de **Puracé**, Cauca, Colombia, 3300 m (P).
8. Nudo de **Pasto**, 8 km NE of **Pasto**, Nariño, Colombia, 3020 m (P).
9. Nudo de **Pasto**, 12 km E of **Pasto**, Nariño, Colombia, 3050 m (P).

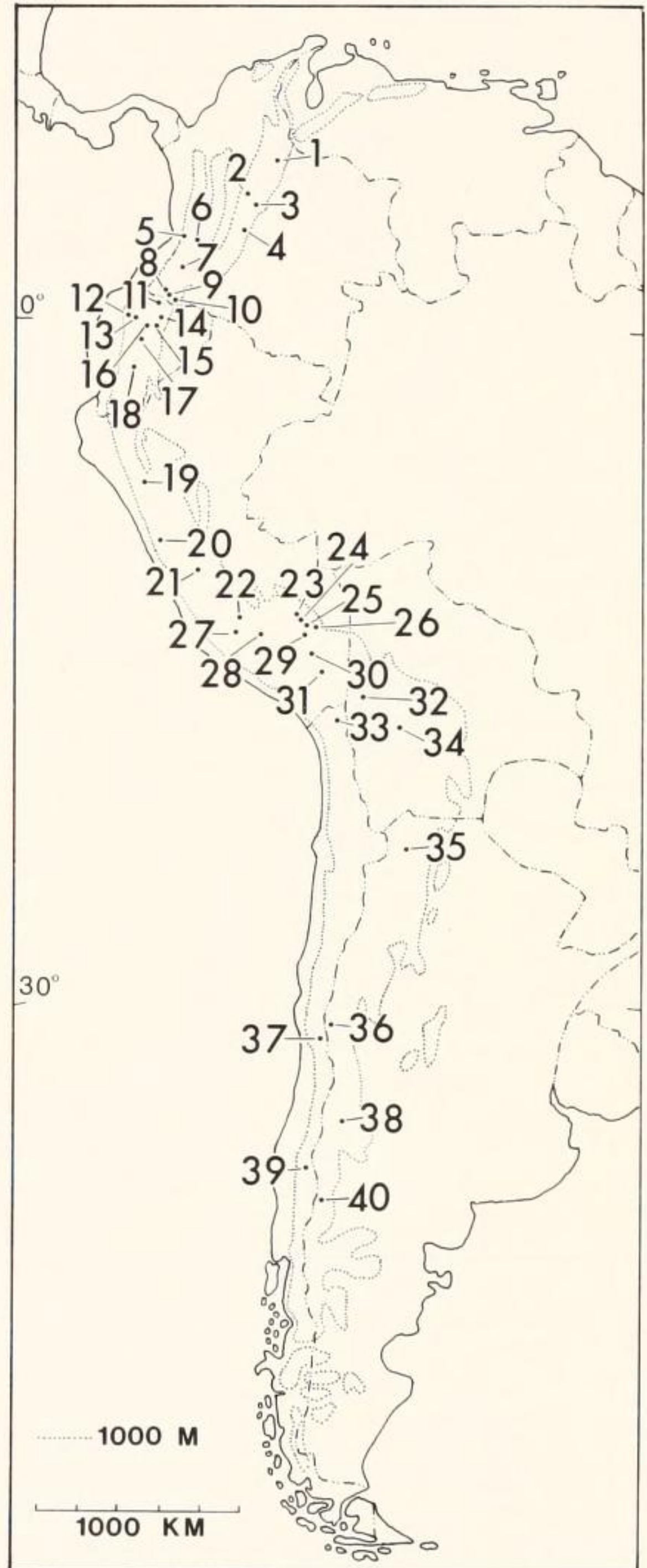


FIG. 15:41. Location of 40 herpetofaunal communities in the Andes. See text for sites designated by numbers.

Localidades para 40 comunidades herpetológicas de los Andes. Ver el texto para los sitios designados por número.

10. 10.3 km W of **El Pepino**, Putumayo, Colombia, 1430 m (CF).
11. Páramo **El Angel**, 14 km SW of Tulcán, Carchi, Ecuador, 3350 m (P).
12. 4 km NE of **Dos Ríos**, Pichincha, Ecuador, 1140 m (CF).
13. Quebrada **Zapadores**, 5 km ENE of Chiriboga, Pichincha, Ecuador, 2050 m (CF).
14. Río **Azuela**, Napo, Ecuador, 1740 m (CF).
15. Río **Salado**, Napo, Ecuador, 1410 m (CF).
16. Laguna de **Papallacta**, Napo, Ecuador, 3330 m (P).
17. **Mulaló**, Cotopaxi, Ecuador, 2990 m (P).
18. Desierto de **Palmira**, 2.5 km S of Palmira, Ecuador, 3110 m (P).
19. **Huamachuco**, La Libertad, Perú, 3350 m (S).
20. **Huaraz**, Ancash, Perú, 3250 m (S).
21. **Comas**, Junín, Perú, 3220 m (S).
22. Abra **Tapuna**, Ayacucho, Perú, 3710 m (S).
23. Abra **Málaga**, Cuzco, Perú, 4080 m (S).
24. Abra **Amparaes**, Cuzco, Perú, 3750 m (S).
25. Abra **Acanacu**, Cuzco, Perú, 3520 m (S).
26. Río **Cosñipata**, Cuzco, Perú, 1700 m (CF).
27. Abra **Toccloccasa**, Ayacucho, Perú, 3920 m (S).
28. Abra **Soraccocha**, Apurímac, Perú, 4080 m (S).
29. Abra **Huancarane**, Cuzco, Perú, 3790 m (S).
30. **Santa Rosa**, Puno, Perú, 4010 m (S).
31. **Puno**, Puno, Perú, 3850 m (S).
32. 13 km E of **Tambillo**, La Paz, Bolivia, 3880 m (S).
33. Portazuelo **Chapiquiña**, Tarapacá, Chile, 4080 m (S).
34. 35 km W of **Chala**, Cochabamba, Bolivia, 4380 m (S).
35. **Río Grande**, Jujuy, Argentina, 3520 m (S).
36. Quebrada del Toro, Sierra de **Uspallata**, Mendoza, Argentina, 2790 m (S).
37. **Lo Valdés**, Santiago, Chile, 2250 m (S).
38. Paso, **El Choique**, Mendoza, Argentina, 2050 m (S).
39. Laguna **La Laja**, Bio-Bio, Chile, 1325 m (S).
40. Laguna **Blanca**, Neuquén, Argentina, 1275 m (S).

In the following discussion of communities, emphasis is placed on the composition of the communities and the utilization of the structural habitat.

CLOUD FOREST COMMUNITIES

Seven communities in cloud forests have a high preponderance of anurans (68–93; $\bar{x} = 83.3\%$). Frogs of the genera *Eleutherodactylus* (23–47; $\bar{x} = 32.1\%$) and *Centrolenella* (5–26; $\bar{x} = 17.1\%$) comprise about half of the species at any given site, although at some sites *Colostethus* make up 13 percent of the fauna, and at others bufonids comprise 15 percent of the fauna (Table 15:9).

Comparison of the species composition of the different communities in cloud forests reveals that even between closely approximated sites there are large differences in the component species (Table 15:10). For example, the highest coefficient (0.44) of community⁶ is between the sites at the Río Azuela (1740 m) and the Río Salado on the eastern slopes of Ecuador; these sites are about 18 km (airline) apart. El Pepino (1430 m) 165 km north of the Río Azuela has coefficients of 0.33 with the Río Azuela and 0.28 with the Río Salado. Still lower coefficients exist among sites on the Pacific slopes and the lowest coefficients are between the Ecuadorian-Colombian sites and the Río Cosñipata, some 1750 km to the southeast. These differences in species composition are to be expected because of the extremely limited latitudinal and altitudinal ranges of many

⁶ Calculated by the formula $CC = 2C / (N_1 + N_2)$, where CC = coefficient of community; C = number of species in common; N_1 = number of species in first community and N_2 = number of species in second community.

TABLE 15:9.—Herpetofaunal Composition of Seven Communities in Andean Cloud Forest.

Group	Calima	Dos Ríos	Zapadores	El Pepino	Azuela	Salado	Cosñipata
<i>Eleutherodactylus</i>	7	6	9	6	10	7	6
Other leptodactylids	--	--	--	1	--	--	2
Dendrobatids	--	2	--	--	4	2	1
Bufonids	--	2	1	--	2	2	4
<i>Hyla</i>	1	3	1	4	1	4	4
Other hylids	1	--	2	3	5	3	2
Centrolenids	5	4	4	1	6	4	4
Gekkonids	--	1	--	--	--	--	--
Iguanids	2	4	2	3	1	1	1
Microteiids	--	--	--	1	--	--	2
Snakes	3	3	--	--	1	1	--
TOTAL SPECIES	19	25	19	19	30	24	26

TABLE 15:10.—Comparison of the Herpetofaunas in Seven Communities in Andean Cloud Forest. (Numbers of species in a given community are in boldface; numbers of species in common to two communities are in Roman, and the Coefficients of Community are in italics.)

	Calima	Dos Ríos	Zapadores	El Pepino	Azuela	Salado	Cosñipata
Calima	19	4	2	1	1	1	--
Dos Ríos	<i>0.18</i>	25	3	--	--	--	--
Zapadores	<i>0.11</i>	<i>0.13</i>	19	1	1	1	--
El Pepino	<i>0.05</i>	--	<i>0.05</i>	19	8	6	1
Azuela	<i>0.04</i>	--	<i>0.04</i>	<i>0.33</i>	30	12	1
Salado	<i>0.04</i>	--	<i>0.04</i>	<i>0.28</i>	<i>0.44</i>	24	1
Cosñipata	--	--	--	<i>0.04</i>	<i>0.04</i>	<i>0.04</i>	26

species inhabiting the cloud forests (see Table 15:1 and Figs. 15:18–19). Thus, even though the structural habitat is essentially the same at sites separated by only 400–500 m elevation or 20–30 km distance (and one or more ridges and valleys) the species composition can be expected to be different by more than 50 percent.

Analysis of structural habitat utilization in cloud forest communities was restricted to the anurans, because they comprise the vast majority of the species in the communities. Four factors were analyzed—1) distance from water, 2) vertical distribution, 3) diel activity (nocturnal and diurnal), and 4) snout-vent length (largest adult male). Multivariate discriminant function analysis of the mean values of each species results in a three-dimensional plot of the component species each placed in a hypervolume of structural habitat utilization (Fig. 15:42). The illustration of the community at the Río Azuela, used as an example, shows that the 28 species of frogs utilize the entire spectrum of the structural habitat. Most species segregate well on two or more axes; only one tight cluster exists (upper left). These are four species of *Cen-*

trolenella, which differ from one another in mating call and calling site—two call from undersides of leaves and two from tops of leaves.

Páramo Communities

Herpetological communities in the páramos of the northern Andes have only 5–8 species, mostly (67–100; \bar{x} = 86.9%) amphibians, with frogs of the genus *Eleutherodactylus* comprising 14–63 (\bar{x} = 35.8) percent of the species in a given community. No more than three species of reptiles (all lizards) are found in any one community (Table 15:11).

In general, differences between communities are primarily a function of distance (also historical connection). As examples, the páramos of Guantiva, Rusia, and Vigajual are within 100 km of one another and differ in species composition only by the addition of one frog, *Atelopus ebenoides*, at Páramo de Vigajual. However, these three sites and Páramo de Choachí, which has at least 50 percent of its species in common with the other three sites, are the only sites in the Cordillera Oriental in Colombia; these four sites have

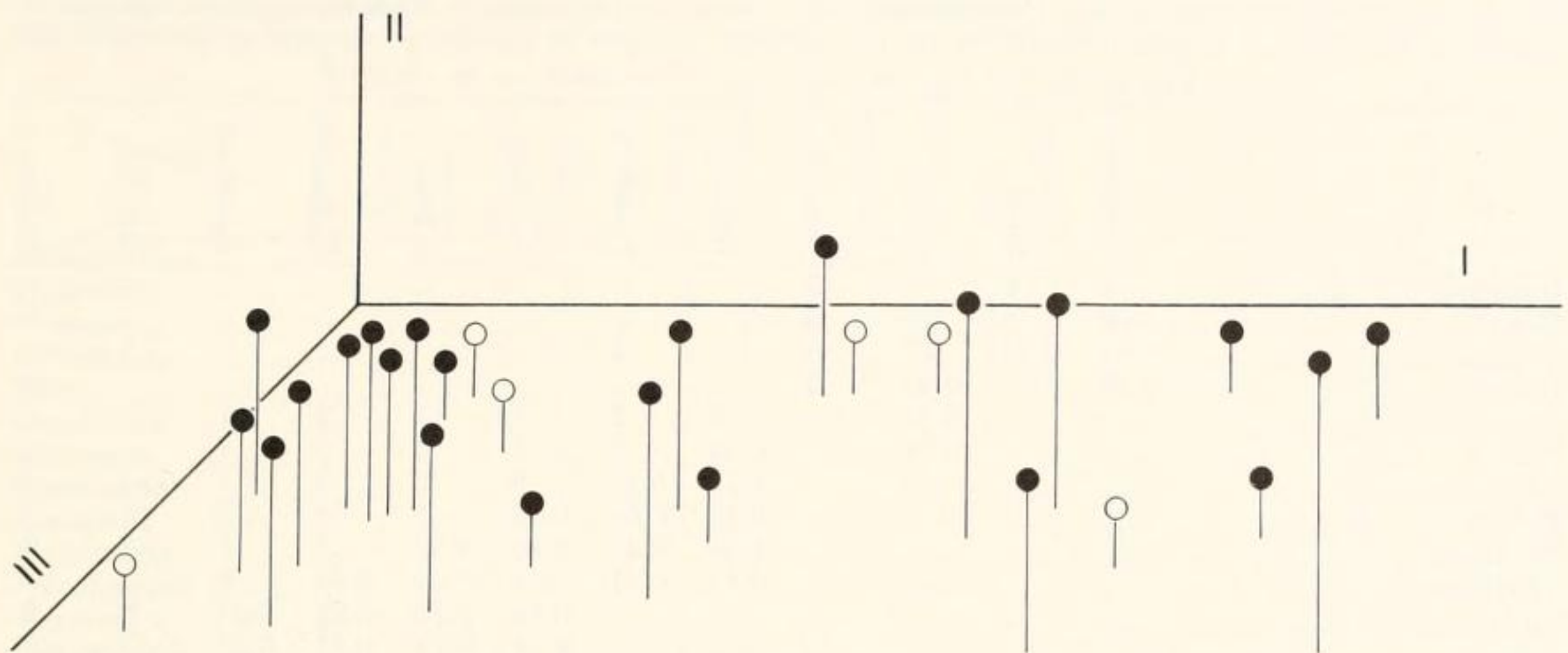


FIG. 15:42. Three dimensional plot of the multivariate means of 28 species of frogs in a cloud forest community at the Río Azuela, Ecuador. Axis I is size, increasing from left to right; Axis II is height above ground, increasing from bottom to top; Axis III is association with water, increasing from front to back. Solid symbols are nocturnal species; open circles are diurnal ones.

Distribución tridimensional de los promedios multivariados de 28 especies de anuros en una comunidad de selva de neblina en el Río Azuela, Ecuador. Eje I es tamaño, incrementándose de izquierda a derecha; Eje II es altura sobre el suelo, incrementándose de abajo hacia arriba; Eje III es asociación con agua, incrementándose desde el frente hacia atrás. Símbolos llenos representan especies nocturnas; círculos claros representan especies diurnas.

TABLE 15:11.—Herpetofaunal Composition of Twelve Communities in Northern Andean Páramos.

Genus	Guantiva	Rusia	Vigajual	Choachi	Hermosas	Puracé	NE Pasto	E Pasto	El Angel	Papallacta	Mulaló	Palmira
<i>Bolitoglossa</i>	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eleutherodactylus</i>	1	1	1	2	3	5	3	5	3	3	1	1
<i>Phrynopus</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Telmatobius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Colostethus</i>	1	1	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Atelopus</i>	-	-	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Osornophryne</i>	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-
<i>Gastrotheca</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	1
<i>Hyla</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Centrolenella</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-
<i>Stenocercus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1
<i>Anadia</i>	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pholidobolus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1
<i>Prionodactylus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Proctoporus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
TOTAL SPECIES	6	6	7	5	7	7	8	8	7	6	6	6

no species in common with sites in the other cordilleras (Table 15:12).

In the relatively simple páramo communities, the differential utilization of resources was measured with respect to 1) distance from water, 2) utilization of rock cover, 3) diel activity, and 4) snout-vent length (larg-

est adult male). The ratio of diurnal to nocturnal species varies from 1:3 to 5:3; all of the reptiles and frogs of the genera *Atelopus* and *Colostethus* are diurnal. Using the Páramo de Vigajual as an example, it can be seen that the seven species in the community are distributed throughout the spectrum of

TABLE 15:12.—Comparison of the Herpetofaunas in Twelve Communities in Northern Andean Páramos. (Numbers of species in a given community are in boldface; numbers of species in common to two communities are in Roman, and the Coefficients of Community are in italics.)

	Guantiva	Rusia	Vigajual	Choachí	Hermosas	Puracé	NE Pasto	E Pasto	El Angel	Papallacta	Mulaló	Palmira
Guantiva	6	6	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Rusia	<i>1.00</i>	6	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Vigajual	<i>0.92</i>	<i>0.92</i>	7	3	1	1	—	—	—	—	—	—
Choachí	<i>0.55</i>	<i>0.55</i>	<i>0.50</i>	5	—	—	—	—	—	—	—	—
Hermosas	—	—	<i>0.14</i>	—	7	3	1	1	2	1	—	—
Puracé	—	—	<i>0.14</i>	—	<i>0.43</i>	7	1	4	3	1	—	—
NE Pasto	—	—	—	—	<i>0.13</i>	<i>0.13</i>	8	3	3	1	1	1
E Pasto	—	—	—	—	<i>0.13</i>	<i>0.53</i>	<i>0.38</i>	8	4	2	1	1
El Angel	—	—	—	—	<i>0.29</i>	<i>0.43</i>	<i>0.40</i>	<i>0.53</i>	7	3	2	2
Papallacta	—	—	—	—	<i>0.15</i>	<i>0.15</i>	<i>0.14</i>	<i>0.29</i>	<i>0.46</i>	6	2	2
Mulaló	—	—	—	—	—	—	<i>0.14</i>	<i>0.14</i>	<i>0.31</i>	<i>0.33</i>	6	5
Palmira	—	—	—	—	—	—	<i>0.14</i>	<i>0.14</i>	<i>0.31</i>	<i>0.33</i>	<i>0.83</i>	6

resources; among the four small species of frogs (left side of Fig. 15:43), two are nocturnal and two are diurnal.

CENTRAL AND SOUTHERN ANDEAN COMMUNITIES

Herpetological communities in the high central and southern Andes have only 3–7 species; this number increases to 10 in communities at lower elevations in the Patagonian

transition zone in the Andean foothills in southern Argentina. Of the 21 communities analyzed (Table 15:13), four are on the eastern ridges of the Cordillera Oriental (Tapuna, Málaga, Amaparaes, Acanacu) and have 60–80 ($\bar{x} = 75.5$) percent of the fauna composed of anurans. Another 12 sites are in the drier central Andes, Cordillera Occidental, and Altiplano, where anurans comprise 33–75 ($\bar{x} = 57.5$) percent of the fauna. Five sites are on the arid slopes of the southern Andes; 0–50

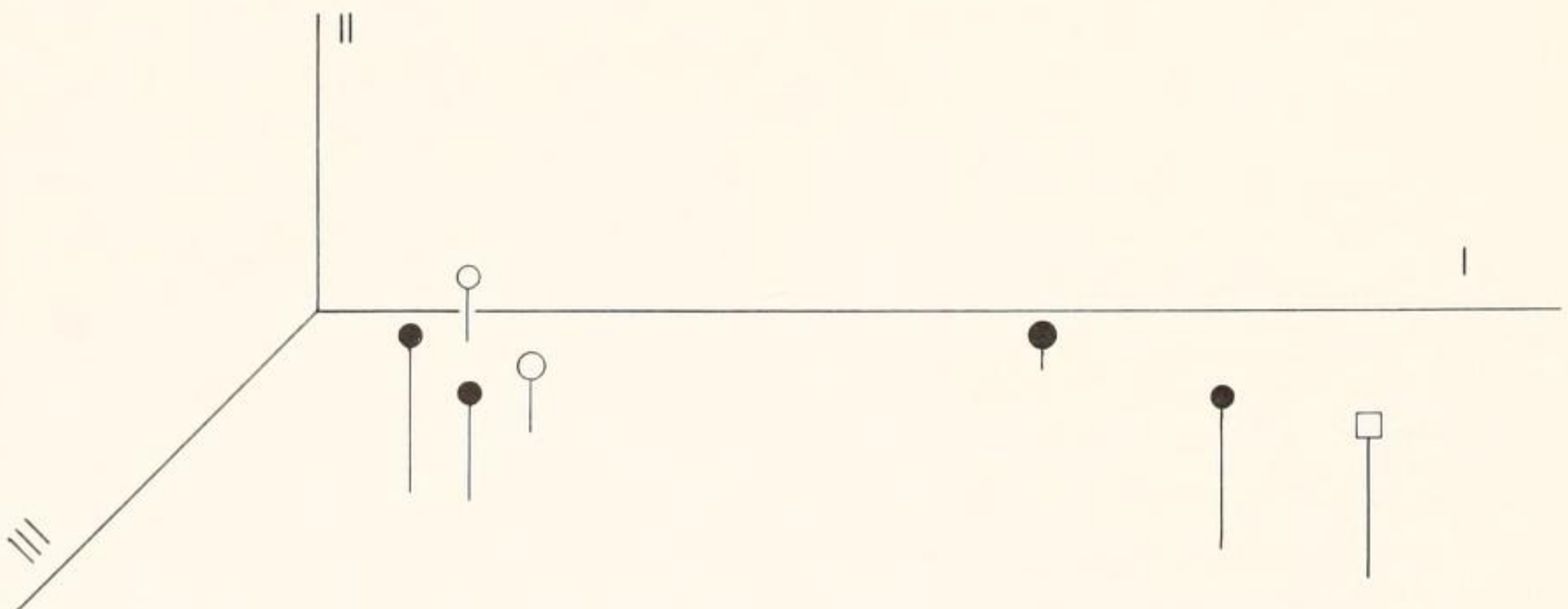


FIG. 15:43. Three dimensional plot of the multivariate means of seven species in a páramo community at the Páramo de Vigajual, Colombia. Axis I and III are the same as in figure 42; Axis II is association with rock, increasing from top to bottom. Solid symbols are nocturnal species, open ones are diurnal; circles are amphibians, squares are reptiles.

Distribución tridimensional de los promedios multivariados de siete especies en una comunidad de páramo en el Páramo de Vigajual, Colombia. Ejes I y III igual que en la figura 42; Eje II es asociación con rocas, incrementándose de abajo hacia arriba. Los símbolos llenos representan especies nocturnas, los símbolos claros diurnas; círculos son anfibios, cuadrados son reptiles.

TABLE 15:13.—Herpetofaunal Composition of Twenty-one Communities in the Central and Southern Andes.

Genus	Huamachuco	Huaráz	Comas	Tapuna	Málaga	Amparaes	Acanacu	Toclococasa	Soraccocha	Huancarane	Santa Rosa	Puno	Tambillo	Chapiquiña	Chala	Río Grande	Uspallata	Lo Valdés	El Choique	La Laja	Blanca
<i>Atelognathus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Phrynopus</i>	-	-	-	1	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pleurodema</i>	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	-	-	-	1	1
<i>Telmatobius</i>	1	-	1	-	1	2	2	1	1	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Bufo</i>	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	-	1	-	1	-	1	1
<i>Gastrotheca</i>	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Homonota</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Diplolaemus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Liolaemus</i>	-	-	-	1	-	-	-	1	1	2	1	1	2	2	2	1	3	3	4	1	4
<i>Phymaturus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1
<i>Pristidactylus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-
<i>Stenocercus</i>	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Proctoporus</i>	-	-	1	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptotyphlops</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Philodryas</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tachymenis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL SPECIES	4	5	5	5	5	5	8	5	5	5	7	7	4	5	3	4	5	4	7	4	10

($\bar{x} = 21$) percent of the fauna is anurans. Lizards of the genus *Liolaemus* are conspicuous members of these communities, except in northern Perú and on most of the humid eastern ridges in central and southern Perú. Elsewhere in the central and southern Andes, 1–4 species of *Liolaemus* are present and account for 14–75 ($\bar{x} = 37.8$) percent of the species within each community.

Within the central and southern Andes, comparative species composition of communities apparently is a function of habitat and distance of sites from one another (Table 15:14). Some species, such as the frogs *Phrynopus cophites* and *Gastrotheca excubitor* occur only in the more humid sites on the easternmost ridges of the Andes, whereas toads (*Bufo*) and lizards of the genus *Liolaemus* are absent at these sites. Farther south in Argentina and Chile, the high uninhabitable backbone of the Andes is an absolute barrier to amphibians and reptiles; thus, species compositions of sites at the same latitude but on opposite sides of the Andes are very different. However, in southern Argentina and Chile, where low passes exist in the Andes, species composition on the two sides of the Andes is more alike.

Resource utilization was analyzed in the same manner as in páramo communities;

again, it is noteworthy that species utilize a broad spectrum of resources within a given community. For example, the community at Santa Rosa on the Altiplano has seven species—five frogs, one lizard, and one snake (Fig. 15:44). All of the amphibians are nocturnal, and the reptiles are diurnal. Among the five frogs, *Telmatobius marmoratus* is aquatic; *Bufo spinulosus* and *Pleurodema marmorata* deposit eggs in shallow temporary pools, whereas *Pleurodema cinerea* constructs a foam nest in ponds, and *Gastrotheca marsupitata* broods its eggs in a pouch and subsequently releases its tadpoles into ponds.

At the southernmost site (Laguna Blanca), three species of amphibians are closely associated with the lake (Fig. 15:45). Of the seven lizards, *Homonota darwinii* is nocturnal. Two species of lizards (*Liolaemus bibronii* and *L. darwinii*) are associated with bunch grass, and the other four are associated with rocks. Of these, the herbivorous *Phymaturus patagonicus* seeks shelter in crevices in extrusive basaltic rocks. The other three species are similar in their size and habitat (clumped at right of Fig. 15:45). Of these, *Diplolaemus darwinii* is carnivorous, *Liolaemus elongatus* is primarily insectivorous, and *L. kriegi* is omnivorous, with more than 50 percent of its diet consisting of plants.

TABLE 15:14.—Comparison of the Herpetofaunas in Twenty-one Communities in the Central and Southern Andes. (Numbers of species in a given community are in boldface; numbers of species in common to two communities are in Roman, and the Coefficients of Community are in italics.)

	Huamachuco	Huaráz	Comas	Tapuna	Málaga	Amparaes	Acanacu	Tocloccasa	Soraccocha	Huancarane	Santa Rosa	Puno	Tambillo	Chapiquiña	Chala	Río Grande	Uspallata	Lo Valdés	El Choique	La Laja	Blanca	
Huamachuco	4	1																				
Huaráz	0.22	5																				
Comas			5	2	1	1	2	3	3	2	2	2	1	1		1		1		1		1
Tapuna			0.40	5	1	1	2	3	3	1	1	1										
Málaga			0.20	0.20	5	4	5	3	3	1	1	1	1	1	1	1						
Amparaes			0.20	0.20	0.80	5	4	3	3	1	1	1	1	1	1	1						
Acanacu			0.31	0.31	0.77	0.62	8	4	4	2	2	2	1	1	1	1						
Tocloccasa			0.60	0.60	0.60	0.60	0.62	5	5	2	2	2	1	1	1	1						
Soraccocha			0.60	0.60	0.60	0.60	0.62	1.00	5	2	2	2	1	1	1	1						
Huancarane			0.40	0.20	0.20	0.20	0.31	0.40	0.40	5	4	4	4	3	3	3		1		1		1
Santa Rosa			0.33	0.17	0.17	0.17	0.27	0.33	0.33	0.67	7	7	3	3	2	4		1		1		1
Puno			0.33	0.17	0.17	0.17	0.27	0.33	0.33	0.67	1.00	7	3	3	2	4		1		1		1
Tambillo			0.22		0.22	0.22	0.17	0.22	0.22	0.89	0.55	0.55	4	3	3	3		1		1		1
Chapiquiña			0.20		0.20	0.20	0.15	0.20	0.20	0.60	0.50	0.50	0.67	5	2	3		1		1		1
Chala					0.25	0.25	0.18	0.25	0.25	0.75	0.40	0.40	0.86	0.50	3	2		1		1		1
Río Grande			0.22		0.22	0.22	0.17	0.22	0.22	0.67	0.73	0.73	0.75	0.75	0.57	4		1		1		1
Uspallata																	5		3		2	2
Lo Valdés			0.22							0.22	0.18	0.18	0.25	0.22		0.25		4		1		1
El Choique																			7	1		5
La Laja			0.22							0.22	0.18	0.18	0.25	0.22		0.25		0.25	0.18	4		3
Blanca			0.13							0.13	0.06	0.06	0.14	0.13		0.14		0.14	0.59	0.43		10

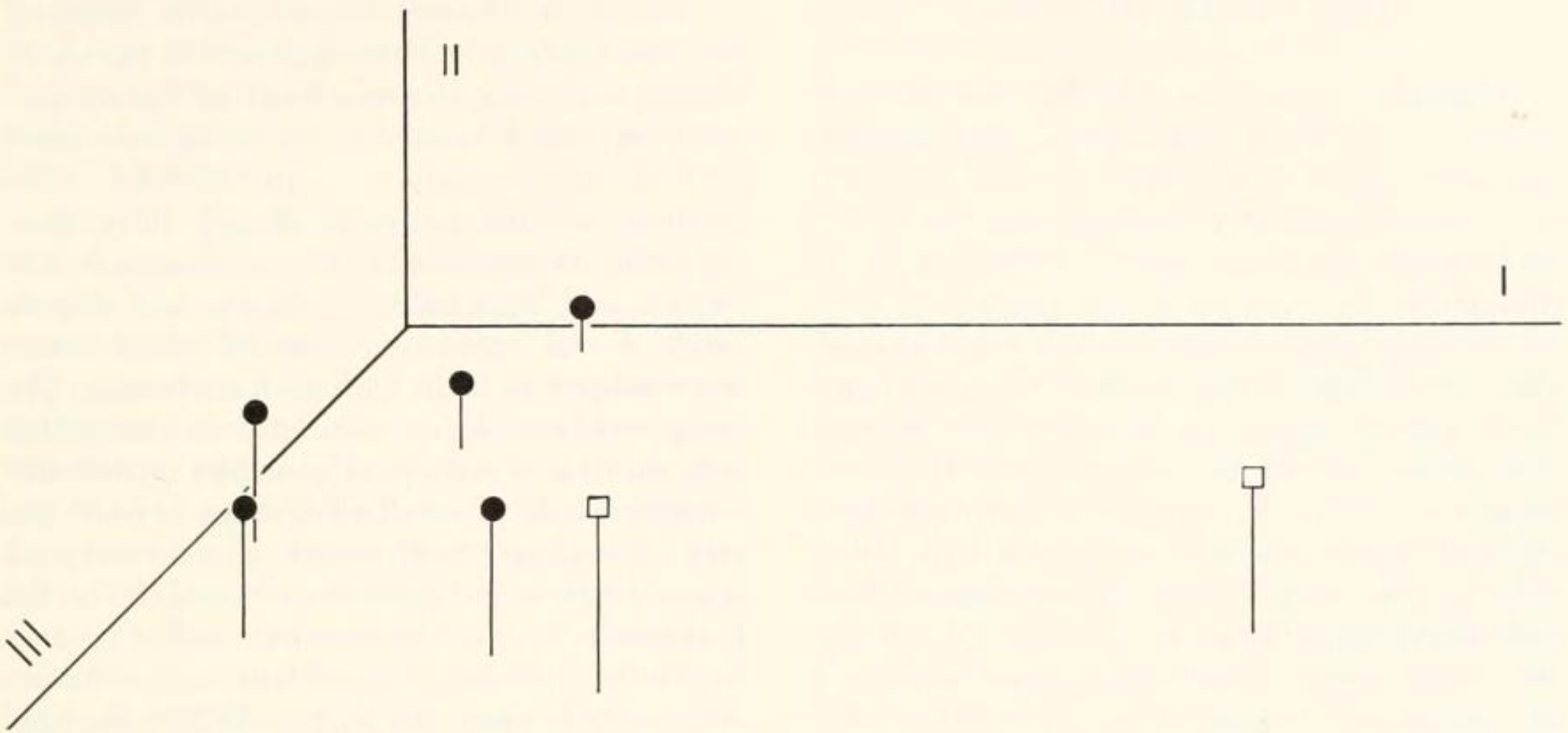


FIG. 15:44. Three dimensional plot of the multivariate means of seven species in a high Andean community at Santa Rosa, Perú. Axes and symbols are the same as in Figure 43.

Distribución tridimensional de los promedios multivariados de siete especies en una comunidad altoandina en Santa Rosa, Perú. Ejes y símbolos son los mismos que en la figura 43.

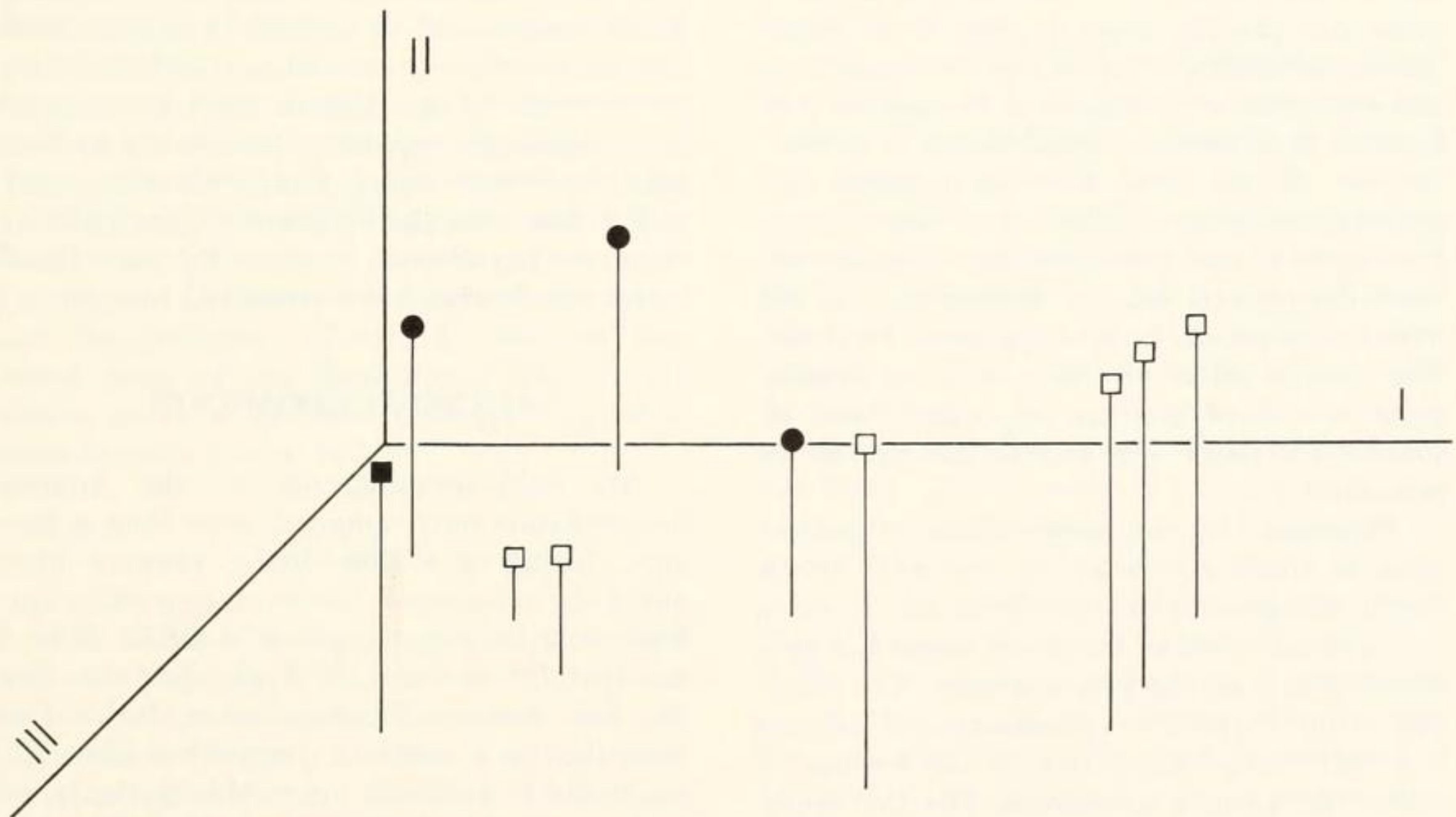


FIG. 15:45. Three dimensional plot of the multivariate means of ten species in a Patagonian-Andean community at Laguna Blanca, Argentina. Axes and symbols are the same as in figure 43.

Distribución tridimensional de los promedios multivariados de diez especies en una comunidad patagónico-andina en Laguna Blanca, Argentina. Ejes y símbolos son los mismos que en la figura 43.

INFLUENCE OF MAN

Human occupation of the Andes has existed for at least 10,000 years, and densely populated, heavily cultivated areas have been in continual, or nearly continual, use for about 8000 years (Engel, 1976). Although it is impossible to state with any degree of certainty that human activities have not caused the extirpation of any species of amphibian or reptile, it seems as though most human disturbance in the high Andes may be beneficial to most members of the herpetofauna. At least at the present time, man is a predator only on the large frogs *Telmatobius culeus* and *Batrachophrynus* in Andean lakes. On the other hand, some agricultural practices are extremely beneficial to amphibians and reptiles. Irrigation systems, mostly small channels, provide sites for the development of tadpoles of *Gastrotheca*, *Bufo*, *Pleurodema*, *Centrolenella*, and *Telmatobius*, as well as adults of the latter. The clearing of fields of rocks and placing these in piles or as fences creates seemingly ideal habitat for some frogs and especially some lizards of the genera *Lio-laemus*, *Stenocercus*, *Pholidobolus*, and *Proctoporus*. Fence rows of planted *Agave* also provide excellent shelter for *Gastrotheca*, *Stenocercus*, and *Pholidobolus*. Perhaps the most detrimental human disturbance in the high Andes results from overgrazing by sheep. The indirect effect of overgrazing on populations of insects that are important food resources for frogs and lizards has yet to be measured.

Whereas human-herpetofaunal interactions in the high Andes do not seem to be highly detrimental to amphibians and reptiles, man's disturbance of the cloud forest has profound effects on the herpetofauna. The clearing of the forest for agriculture and grazing not only completely destroys the habitat of many species in a given area, but the consequent deleterious effects of erosion, silting, and chemical changes influence streams below the destroyed areas. Although the clearing of cloud forests is detrimental or even devastating to most species, some frogs and lizards reach large populations in *cafetales* or in forest-edge habitats.

The high Andean herpetofauna seems to be reasonably safe from extirpation owing to human activities, because most of the species with restricted ranges occur in areas above normal human activity. Furthermore, some of these isolated páramos already have been set aside as national parks, especially in Colombia and Venezuela. Until the last decade most of the extensive areas of cloud forest were subject to little human disturbance. The steep Andean slopes mostly were accessible only on foot or with pack animals; settlements consisted only of small *ranchos* or *tambos* one day's travel apart. However, in recent years, many roads are being constructed from the highlands to the Amazonian and Chocóan lowlands; following the roads are colonists who quickly clear the forest. When the road from Papallacta to Lago Agrio, Ecuador, was opened in October 1971 it was possible to drive for many kilometers through pristine cloud forest. By April 1972 many of the areas of cloud forest already were gone. Certainly if the unique and diverse biota of the cloud forests is to be preserved, several large reserves must be set aside in the very near future. Although steps have been taken in Perú with the Parque Manú and preliminary work in Ecuador with the Proyecto Cayambe-Coca, these are insufficient, because so many cloud forest inhabitants have restricted ranges.

ACKNOWLEDGMENTS

My field investigations on the Andean herpetofauna have spanned more than a decade; during that time many persons have aided me in innumerable ways, especially during a year-long sojourn in 1974–1975. Thus, I am grateful to Stephen Ayala, José M. Cei, the late Roberto Donoso-Barros, Pedro Durrant, Ramón Formas C., Jorge Hernández C., Raymond F. Laurent, Bruce MacBryde, Jaime E. Péfaur, and Alberto Veloso M. for logistic support and introduction to terrain new to me. Much information utilized herein was gathered by my field companions; for their efforts I thank David C. Cannatella, Dana K. Duellman, Thomas H. Fritts, Stephan Halloy, Oscar Ochoa M., and especially John E.

Simmons and Linda Trueb. Field studies in the Andes were supported by grants from the National Geographic Society (1304) and the National Science Foundation (DEB 74-01998, DEB 76-09986).

John D. Lynch and Jaime E. Péfaur have been constant sources of information and ideas while I have been preparing this manuscript. Furthermore, Péfaur has brought to my attention much pertinent literature and translated the Spanish resumé. Lynch generously shared with me his first-hand knowledge of the Andes and his unequalled knowledge of *Eleutherodactylus*. Linda Trueb and Stephen R. Edwards attempted to answer my multitudinous questions about *Telmatobius* and *Colostethus*, respectively. José M. Cej, Richard E. Etheridge, and Thomas H. Fritts provided insights into problems related to the Andean iguanid lizards, and the latter tried to relieve my frustrations in dealing with the Andean microteiid lizards. John A. Wiest, Jr., generously provided data on *Chironius*, and John W. Wright shared with me his knowledge of the arid Peruvian slopes and the Huancabamba Depression. The manuscript benefited from reviews by David C. Cannatella, Thomas H. Fritts, John D. Lynch, Jaime E. Péfaur, John E. Simmons, Beryl B. Simpson, and Linda Trueb, but, of course, I assume responsibility for any and all errors of omission, commission, and interpretation. Debra K. Bennett executed many of the illustrations. My sincere thanks go to all of these colleagues for their contributions in my behalf.

RESUMEN

Los Andes se prolongan por cerca de 8000 km cubriendo casi 66° de latitud desde el trópico hasta la región temperada del sur. Por ende, los climas y ambientes en los Andes son extremadamente variados, incluyendo desde selvas de neblina hasta páramos, puna, selvas secas, selvas australes y otros ambientes de montaña, donde la lluvia raramente cae. Algunas áreas tienen clima estable; otras tienen fluctuaciones diarias de hasta 20°C, y todavía otras tienen períodos fríos y sequías.

Las 727 especies de anfibios y reptiles que

habitan a elevaciones mayores que 1000 m en los Andes fueron tabulados de acuerdo a sus distribuciones altitudinales y a los ambientes ocupados en 27 regiones fisiográficas de los Andes (Apéndices 15:1-3). Estas regiones fueron agrupadas en seis categorías mayores para propósitos de análisis de los patrones de distribución.

Cada una de las cuatro regiones dentro de los Andes venezolanos tiene especies endémicas de anfibios y/o reptiles; aquellos de las dos pequeñas regiones de altura—Cerro Turumiquire y la Serranía de Paria—parecen haber derivado de la Cordillera de la Costa, la cual comparte pocas especies con los Andes de Mérida. De las 32 especies en los Andes de Mérida, solo siete se encuentran en la Cordillera Oriental en Colombia. En la aislada Sierra Nevada de Santa Marta, 16 de las 21 especies en la selva nublada y páramo son endémicas. Cuatro de las especies no-endémicas también ocurren en la Cordillera Oriental en Colombia, y una es compartida con los Andes de Mérida.

Los Andes del norte, en Colombia y Ecuador, forman un complejo de montañas que irradian desde el Nudo de Pasto y se separan en Colombia por profundos ríos de orientación sur-norte, mientras que en Ecuador se separan por una serie de hoyas interandinas. De las 415 especies en los Andes del norte, 345 (88%) son endémicos; los sapos y ranas, con 262 especies (225 endémicos) son el más diverso grupo. Siete géneros de anfibios y reptiles (*Amphignathodon*, *Centrolene*, *Osornophryne*, *Phenacosaurus*, *Pholidobolus*, *Saphenophis*, y *Synophis*) son endémicos en los Andes del norte, y *Cryptobatrachus* es endémico—con la excepción de una especie en la Sierra Nevada de Santa Marta. Varias (43) de las 70 especies no-endémicas se comparten con las tierras bajas adyacentes. Sólo 23 especies son comunes con los Andes peruanos, y 14 especies con comunes con las tierras altas de Centroamérica; la mayoría de éstas son especies con distribución en baja elevaciones de las selvas de neblina o en las tierras bajas con selva tropical. Si únicamente las 73 especies que no bajan de 2500 m se consideran, todas menos una son endémicas; la culebra *Tropidophis taczanowskyi* es común con los

Andes peruanos. Dentro de los Andes del norte, 250 especies con endémicas en una de las siete regiones fisiográficas, con el mayor número de endemismos en la Cordillera Oriental en Ecuador (74), y en la Cordillera Occidental en Ecuador (65), pero con el mayor porcentaje de endemismo (54%) en la Cordillera Central en Colombia. La mayor diversidad y el más alto porcentaje de endemismo en los Andes del norte ocurre en los sapos y ranas (especialmente *Colostethus*, *Eleutherodactylus*, y *Centrolenella*), quienes conforman al 65 por ciento de la herpetofauna del área. La herpetofauna de las hoyas interandinas parece haber derivado principalmente de las cordilleras adyacentes. La más alta similitud faunística dentro de los Andes del norte ocurre entre las cordilleras del este en Colombia y Ecuador, pero cuando las especies de sobre 2500 m se consideran únicamente, estas regiones no tiene especies en común. En esta misma línea de análisis todas las especies altoandinas de la Cordillera Occidental en Colombia son endémicas.

La Depresión de Huancabamba es la mayor discontinuidad en la cadena principal de los Andes; el paso más bajo (Abra de Porculla) tiene 2145 m. Aparte de la predominante fauna de tierras bajas, 43 especies de anfibios y reptiles habitan la Depresión de Huancabamba; de ellos, 29 son endémicas a la región, incluyendo los géneros monotípicos *Polychroides* y *Macropholidus*. Seis especies ocurren en la depresión y en los Andes al norte; dos ocurren en la depresión y en los Andes al sur; y dos son comunes a las tres regiones.

Los Andes centrales en Perú son divididos (para propósito de análisis) en cinco cadenas mayores y en tres valles intermontanos, más la Cordillera Oriental en Bolivia. La herpetofauna consiste en 159 especies (76 endémicas). Dos géneros (*Batrachophrynus* y *Opipeuter*) son endémicos, y varios géneros tienen múltiple número de especies—*Phrynopus*, *Telmatobius*, *Gastrotheca*, *Euspondylus*, *Proctoporus*, y *Stenocercus*. Sólo 12 especies son comunes con los Andes del sur (incluyendo el Altiplano), y 15 especies son comunes con las tierras bajas del este. Tres especies de anuros (*Pleurodema marmo-*

rata, *Telmatobius marmoratus*, *Bufo spinulosus*), una de saurios (*Liolaemus multiformis*), y una culebra (*Tachymenis peruviana*) se distribuyen ampliamente y son las únicas especies que ocurren en las cordilleras del este y del oeste. La más alta tasa de endemismo en los Andes centrales ocurre en la parte sur de la Cordillera Oriental en Perú, donde 41 de las 76 especies son endémicas.

Los Andes del sur incluyen las cordilleras en Argentina y Chile y el Altiplano. Allí la herpetofauna consiste en 64 especies constituidas por 30 anuros, 31 saurios y tres culebras. Ningún género es endémico de los Andes del sur, pero ciertos endémicos australes como *Alsodes* se comparten con las selvas de tierras bajas, como *Diplolaemus* y *Phymaturus* con la Patagonia, y como *Garthia* con el desierto de la costa pacífica. De las 64 especies, 36 son endémicas; de las restantes 28, 12 son comunes con la Patagonia, seis con las selvas australes, cinco con las tierras bajas áridas del Pacífico, y 12 con los Andes centrales. La mayoría de los endémicos son anuros de los géneros *Alsodes* y *Telmatobius* restringidos a particulares sistemas de drenaje, y saurios de altura del género *Liolaemus*. Sólo *Bufo spinulosus* y *Tachymenis peruviana* se distribuyen a lo largo de los Andes del sur.

Un análisis distribucional de todas las 727 especies, y de las 147 especies distribuidas a alturas mayores de 2500 m (Figs. 15:29–30) provee las bases para reconocer ocho regiones ecogeográficas mayores en los Andes (Fig. 15:31). Estas regiones están separadas por barreras fisiográficas o ecológicas.

De los 88 géneros de anfibios y reptiles que viven a alturas mayores de 1000 m en los Andes, 19 son endémicos a estas montañas; estos contienen sólo 94 (13%) de las especies andinas. Cuarenta y siete géneros son primariamente no-andinos; estos contienen 144 (20%) de las especies andinas. Los otros 22 géneros contienen 491 (67%) de las especies andinas y son de distribución amplia en la región Neotropical o bien ocurren en regiones extrandinas también. Los Andes comparten 47 géneros con la selva amazónica, 46 con Centroamérica, 42 con el Chocó, 36 con el sureste brasileño, 35 con el Escudo Guayanés, 11 con la Patagonia, seis con las selvas aus-

trales, y nueve con el desierto de Atacama. Las relaciones genéricas de la herpetofauna andina se establecen primariamente con las tierras adyacentes y no con las tierras de alturas del Brasil o de las Guayanas.

La herpetofauna andina se originó por invasiones separadas desde las tierras bajas. Un conglomerado faunístico sureño está compuesto de grupos derivados de antiguos inmigrantes a la región andina y por inmigrantes tardíos de la Patagonia y selvas australes. El conglomerado faunístico norteño consiste en grupos derivados de antiguos y tardíos inmigrantes de tierras bajas tropicales. Los modelos de dispersión y especiación de la herpetofauna altoandina están estrechamente asociados con los movimientos orogénicos del Plio-pleistoceno y con las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno.

Un análisis de la composición específica de 40 comunidades andinas incluyó siete comunidades de selvas nubladas, 12 comunidades de páramos, y 21 comunidades en los Andes centrales y del sur. Las comunidades de selvas nubladas contienen hasta 30 especies, la mitad de ellas aproximadamente pertenecen a *Eleutherodactylus* y *Centrolenella*. Los bajos coeficientes de comunidad reflejan un rango restringido de la mayoría de los habitantes de las selvas nubladas. En las comunidades de páramo, los anfibios conforman cerca 87 por ciento de 5-8 especies de cada comunidad (*Eleutherodactylus* conforma cerca del 36%). Las diferencias entre comunidades de páramos son una función de la distancia. Las comunidades en los altos Andes del centro y del sur tienen entre 3 y 7 especies, incrementándose hasta 10 en las comunidades de las laderas patagónicas de los Andes. Los reptiles, especialmente *Liolaemus*, son dominantes en las comunidades a excepción del frente este de los Andes peruanos, donde los anuros conforman hasta un 88 por ciento de las especies. La composición diferencial de las comunidades parece ser una función del ambiente y distancia entre sitios. Análisis multivariados de la utilización de la estructura del ambiente muestran que dentro de las comunidades las especies están utilizando un amplio espectro de recursos y que sólo

algunas especies quedan agrupadas, en aquellos casos, características de comportamiento o reproducción tienden a separar a aquellas especies.

La actividad humana en los altos Andes aparentemente ha contribuido poco al detrimento de la herpetofauna; por el contrario, la construcción de canales de irrigación y el apilamiento de rocas y cercos ha provisto con importantes ambientes para varios anfibios y reptiles. El sobre pastoreo puede tener efectos negativos en los insectos que son importantes como alimento de la herpetofauna. La explotación de las selvas nubladas en las laderas andinas ha tenido graves consecuencias sobre la herpetofauna; sólo algunas especies son capaces de sobrevivir en los claros resultantes. Se necesitan reservas naturales para preservar la peculiar fauna de las selvas de neblina, donde la mayoría de las especies endémicas altoandinas viven.

LITERATURE CITED

- AGUERREVERE, S. E., ZULOAGA, G. 1937. Observaciones geológicas en la parte central de la Cordillera de la Costa. Bol. Geol. Min. 2-4:3-22.
- AHLFELD, F. 1970. Zur Tektonik des Andien Bolivien. Geol. Rundsch. 59:1124-1140.
- AUBODIN, J., BORRELLO, A. V., CECIONI, G., CHARRIER, R., CHOTIN, P., FRUTOS, J., THIELE, R., VICENTE, J.-C. 1973. Esquisse paléogéographique et structurale des Andes Méridionales. Rev. Geogr. Phys. Geol. Dyn. 15:11-72.
- BARBOUR, T., NOBLE, G. K. 1920a. Amphibians and reptiles from southern Peru collected by the Peruvian expedition of 1914-1915 under the auspices of Yale University and the National Geographic Society. Proc. U.S. Natl. Mus. 58: 609-620.
- BARBOUR, T., NOBLE, G. K. 1920b. Some amphibians from northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard Univ. 63:395-427.
- BARRIO, A. 1965. Las subespecies de *Hyla pulchella* Duméril y Bibron (Anura: Hylidae). Physis 25: 115-128.
- BLAIR, W. F. 1972. Summary, pp. 329-343 in BLAIR, W. F. (ed.). Evolution in the genus *Bufo*. Univ. Texas Press, Austin, 459 p.
- BRAME, A. H., JR., WAKE, D. B. 1963. The salamanders of South America. Contrib. Sci. Los Angeles Cty. Mus. (69):1-72.
- BRAME, A. H., JR., WAKE, D. B. 1971. New species of salamanders (genus *Bolitoglossa*) from Colombia, Ecuador, and Panamá. Ibid. (219):1-34.

- BROWN, J. H. 1971. Mammals on mountaintops: Nonequilibrium insular biogeography. *Amer. Nat.* 105:467-478.
- BÜRGL, H. 1961. Historia geológica de Colombia. *Rev. Acad. Colombiana Cien. Exactas, Fis. Nat.* 11:137-191.
- CABRERA, A. L. 1968. Ecología vegetal de la puna, pp. 91-116 in TROLL, C. (ed.). *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. *Colloq. Geog.* 9:1-223.
- CAMPBELL, K. E., JR. 1976. The late Pleistocene avifauna of La Carolina, southwestern Ecuador, pp. 155-168 in OLSON, S. L. (ed.). *Collected papers in avian paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore*. *Smithsonian Contrib. Paleobiol.* (27):1-211.
- CAMPBELL, K. E., JR. 1979. The Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, northwestern Peru. *Roy. Ontario Mus. Life Sci. Contrib.* (In press)
- CARRIKER, M. A., JR. 1922. Description of the Santa Marta Region, pp. 7-29 in RUTHVEN, A. G. *The amphibians and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* (8):1-69.
- CEI, J. M. 1962. *Batracios de Chile*. Ed. Univ. Chile, Santiago, 128 + cviii p.
- CEI, J. M. 1968. Remarks on the geographical distribution and phyletic trends of South American toads. *Pearce-Sellards Ser. Texas Mem. Mus.* (13):1-21.
- CEI, J. M. 1971. Consideraciones sobre las relaciones taxonómicas de *Phymaturus patagonicus* y *Phymaturus palluma*. *Acta Zool. Lilloana* 28:37-46.
- CEI, J. M. 1972. *Bufo* of South America, pp. 82-92 in BLAIR, W. F. (ed.). *Evolution in the genus Bufo*. Univ. Texas Press, Austin, 459 p.
- CEI, J. M. 1973. Comentarios sobre algunos géneros de iguanidos: *Diplolaemus*, *Leiosaurus*, *Aperoprists* y *Cupriganus*. *Physis* 32:269-276.
- CEI, J. M. 1974a. Two new species of *Ctenoblepharis* (Reptilia, Iguanidae) from the arid environments of the Central Argentina (Mendoza Province). *J. Herpetol.* 8:71-75.
- CEI, J. M. 1974b. Revision of the Patagonian iguanids of the *Liolaemus elongatus* complex. *Ibid.* 8:219-229.
- CEI, J. M. 1977. A new species of *Telmatobius* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the northern mountains of San Juan, Argentina. *Ibid.* 11:359-361.
- CEI, J. M. 1979. Amphibians of Argentina. *Monit. Zool. Italiano Monog. Zool.* (In press)
- CEI, J. M., CASTRO, L. P. 1973. Taxonomic and serological researches on the *Phymaturus patagonicus* complex. *J. Herpetol.* 7:237-247.
- CEI, J. M., ERSPAMER, V., ROSEGHINI, M. 1972. Biogenic amines, pp. 233-243 in BLAIR, W. F. (ed.). *Evolution in the genus Bufo*. Univ. Texas Press, Austin, 459 p.
- CHAPMAN, F. M. 1917. The distribution of bird life in Colombia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 36:1-730.
- CHARDON, C. E. 1938. Apuntaciones sobre el origen de la vida de los Andes. *Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat.* 5:1-47.
- COCHRAN, D. M., GOIN, C. J. 1970. Frogs of Colombia. *U.S. Natl. Mus. Bull.* (288):1-655.
- CROIZAT, L., NELSON, G., ROSEN, D. E. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23:265-287.
- CUATRECASAS, J. 1968. Paramo vegetation and its life forms, pp. 163-186 in TROLL, C. (ed.). *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. *Colloq. Geog.* 9:1-223.
- DAVEY, J. C. 1949. The Venezuelan Andes and the Coastal and Interior ranges. Part 3. The eastern Coastal Range. *Min. Mag.* 80(3):137-144.
- DIXON, J. R., HUEY, R. B. 1970. Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Cty. Contrib. Sci.* (192):1-78.
- DIXON, J. R., WRIGHT, J. W. 1975. A review of the lizards of the iguanid genus *Tropidurus* in Peru. *Ibid.* (271):1-39.
- DOLLFUS, O. 1960. Presentation de la structure des Andes centrales peruviennees. *Trav. Inst. Francais Etud. Andines* 7:53-64.
- DONOSO-BARROS, R. 1966. *Reptiles de Chile*. Ed. Univ. Chile, Santiago, 458 p.
- DONOSO-BARROS, R. 1968. The lizards of Venezuela (checklist and key). *Caribb. J. Sci.* 8:105-122.
- DONOSO-BARROS, R. 1970. Catálogo herpetológico Chileno. *Mus. Nac. Hist. Nat. Bol. (Santiago de Chile)* 31:49-124.
- DONOSO-BARROS, R. 1972. Contribución al conocimiento del género *Ctenoblepharis* Tschudi y *Phrynosaura* Werner (Sauria: Iguanidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción* 44:129-134.
- DOTT, R. H., JR., WINN, R. D., JR., DEWIT, M. L., BRUHN, R. L. 1977. Tectonic and sedimentary significance of Cretaceous Tekerika Beds of Tierra del Fuego. *Nature* 266:620-622.
- DUELLMAN, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Monogr.* (1):1-753.
- DUELLMAN, W. E. 1972. A review of the Neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (11):1-31.
- DUELLMAN, W. E. 1973. Descriptions of new hylid frogs from Colombia and Ecuador. *Herpetologica* 29:219-227.
- DUELLMAN, W. E. 1974. A systematic review of the marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*) of the Andes of Ecuador. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (22):1-27.
- DUELLMAN, W. E. 1976. Centrolenid frogs from Perú. *Ibid.* (52):1-11.
- DUELLMAN, W. E. 1977. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Hylidae, Centrolenidae, Pseudidae. *Das Tierreich* (95):1-225.
- DUELLMAN, W. E. 1978a. Two new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Peruvian Andes. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 81:65-71.

- DUELLMAN, W. E. 1978b. New species of leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Cosñipata Valley, Perú. *Proc. Biol. Soc. Washington* 91:418-430.
- DUELLMAN, W. E. 1978c. Three new species of *Eleutherodactylus* from Amazonian Perú (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 34:264-270.
- DUELLMAN, W. E., ALTIG, R. 1978. New species of tree frogs (family Hylidae) from Colombia and Ecuador. *Ibid.* 34:177-185.
- DUELLMAN, W. E., FRITTS, T. H. 1972. A taxonomic review of the southern Andean marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*). *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (9):1-37.
- DUELLMAN, W. E., SIMMONS, J. E. 1977. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Colombia. *Proc. Biol. Soc. Washington* 90:60-65.
- DUELLMAN, W. E., TOFT, C. A. 1979. Anurans from Serranía de Sira, Amazonian Perú: Taxonomy and biogeography. *Herpetologica* 35:60-70.
- DUELLMAN, W. E., VELOSO M., A. 1977. Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): A biogeographic model. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occas. Pap.* (64):1-46.
- EDWARDS, S. R. 1974. A phenetic analysis of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). Ph.D. Dissert. Univ. Kansas. 419 p.
- EDWARDS, S. R. MS. Systematics of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae).
- ENGEL, F. A. 1976. An ancient world preserved. Crown Publ., New York, 314 p.
- ESTES, R., REIG, O. A. 1973. The early fossil record of frogs: A review of the evidence, pp. 11-63 in VIAL, J. L. (ed.). *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*. Univ. Missouri Press, Columbia, 470 p.
- ETHERIDGE, R. 1964. Comparative osteology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia* 1964(4):610-631.
- ETHERIDGE, R. 1966. The systematic relationships of West Indian and South American lizards referred to the iguanid genus *Leiocephalus*. *Ibid.* 1966 (1):79-91.
- ETHERIDGE, R. 1967. Lizard caudal vertebrae. *Ibid.* 1967(4):699-744.
- FRITTS, T. H. 1974. A multivariate evolutionary analysis of the Andean iguanid lizards of the genus *Stenocercus*. *San Diego Soc. Nat. Hist. Mem.* (7):1-89.
- GALLARDO, J. M. 1961. Three new toads from South America: *Bufo manicorensis*, *Bufo spinulosus altiperuvianus* and *Bufo quechua*. *Breviora* (141): 1-8.
- GALLARDO, J. M. 1962. Los géneros *Telmatobius* y *Batrachophrynus* (Amphibia, Leptodactylidae) en la Argentina. *Neotropica* 8:45-58.
- GALLARDO, J. M. 1967. *Bufo gnustae* sp. nov. del grupo de *B. ockendeni* Boulenger, hallado en la Provincia de Jujuy, Argentina. *Ibid.* 13:54-56.
- GANSSER, A. 1955. Ein Beitrage zur Geologie und Petrographie der Sierra Nevada de Santa Marta (Kolumbien, Südamerika). *Schweiz. Mineral. Petrogr. Mitt.* 35:209-279.
- GANSSER, A. 1973. Facts and theories on the Andes. *J. Geol. Soc. London* 129:93-131.
- GORHAM, S. W. 1966. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhinophrynidae. *Das Tierreich.* (85):1-222.
- GORMAN, G. C., HUEY, R. B., WILLIAMS, E. E. 1969. Cytotaxonomic studies on some unusual iguanid lizards assigned to the genera *Chamaeleolis*, *Polychrus*, *Polychroides*, and *Phenacosaurus*, with behavioral notes. *Breviora* (316):1-17.
- HAFER, J. 1970. Entstehung und Ausbreitung nord-Andiner Bergvögel. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere* 97:301-337.
- HAFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttall Ornithol. Club* (14):1-390.
- HAM, C. K., HERRERA, L. J., JR. 1963. Role of sub-andean fault system in tectonics of eastern Peru and Ecuador, pp. 47-61 in CHILDS, O. E., BEEBE, B. W. (eds.). *Backbone of the Americas*. Mem. Amer. Assoc. Pet. Geol. 2:1-320.
- HARRINGTON, H. J. 1956. Main morphostructural regions of South America, pp. xii-xviii in JENKS, W. F. (ed.). *Handbook of South American geology*. Geol. Soc. Amer. Mem. 65:1-378.
- HARRINGTON, H. J. 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Amer. Assoc. Pet. Geol.* 46:1773-1814.
- HASTENRATH, S. I. 1967. Observations on the snow line in the Peruvian Andes. *J. Glaciol.* 6:541-550.
- HERD, D. G., NAESER, C. W. 1974. Radiometric evidence for pre-Wisconsin glaciation in the northern Andes. *Geology* 2:603-604.
- HEUSSER, C. J. 1974. Vegetation and climate of the southern Chilean lake district during and since the last interglacial. *Quat. Res. (New York)* 4: 290-315.
- HEYER, W. R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contrib. Zool.* (199): 1-55.
- JAHN, A. 1931. Los páramos venezolanos, sus aspectos físicos y su vegetación. *Soc. Venezolana Cienc. Nat. Bol.* 3:93-127.
- JAHN, A. 1934. Las temperaturas medias y extremas de las zonas altitudinales de Venezuela. *Ibid.* 14:135-172.
- JAMES, D. E. 1971. Plate tectonic model for the evolution of the central Andes. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 82:3325-3346.
- JAMES, D. E. 1973. The evolution of the Andes. *Sci. Amer.* 229(2):60-70.
- JEANNEL, R. 1967. Biogeographie de l'Amérique australe, pp. 401-460 in DELAMERE DEBOUTTEVILLE, C., RAPOPORT, E. (eds.). *Biologie de l'Amérique australe*, 3. C. N. R. S. Groupe Français Argiles C. R. Reun. Etud., Paris, 834 p.