

RANAS PEQUEÑAS, LA GEOMETRÍA DE EVOLUCIÓN, Y LA ESPECIACIÓN EN LOS ANDES COLOMBIANOS¹

por

John D. Lynch²

Resumen

Lynch, J. D. : Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* **23** (86): 143-159, 1999. ISSN 0370-3908.

Los cladogramas nos permiten detectar distintos modos de especiación, los cuales difieren en las distribuciones de las apomorfias y en la necesidad de cambios correlacionados con el hábitat. Utilizando la fauna colombiana, excepcionalmente rica de *Eleutherodactylus*, y las hipótesis cladísticas disponibles para 65 especies, se encuentra que la alopatria es predominante (94%). Aunque la mayoría de eventos de la especiación para estas especies de ranas no corresponden a cambios del hábitat, la frecuencia de cambios (uno en tres eventos de especiación o uno en cuatro eventos) es notable en comparación con estimaciones anteriores. Estos datos también permiten rechazar la idea popular de que la fauna de las tierras altas se ha derivado de la de las tierras bajas porque, en general, los taxones de las tierras altas están relacionados con otros taxones de las tierras altas y no con taxones de las tierras bajas. Hay un sesgo en el cual los cambios del hábitat en los estratos de baja altitud son más comunes que en los estratos altos. Este sesgo representaría al fantasma de la última glaciación o indicaría que la adaptación a climas más calientes es, en cierta forma, más fácil para las ranas del género *Eleutherodactylus* que su adaptación a climas más fríos.

Palabras claves. Cladística, *Eleutherodactylus*, especiación, historia geológica, vicarianza

Abstract

Cladograms allow us to detect different modes of speciation which differ in the distributions of apomorphies and the necessity of correlated habitat changes. Using the exceptionally rich Colombian fauna of *Eleutherodactylus* and cladistic hypotheses available for 65 species, one

¹ Dedicado a la memoria de mi gran compañero, el fallecido Pedro Miguel Ruíz-Carranza.

² Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. jlynch@ciencias.ciencias.unal.edu.co. Trabajo presentado con ocasión de la posesión como miembro correspondiente de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

finds that allopatry is predominant (94%). Although most events of speciation for these frogs do not correspond to habitat changes, the frequency of changes (one change-per three events or one per four) is notable relative to earlier estimates. These data also permit one to reject the popular notion that the highland faunas have been derived from lowland faunas because in general highland taxa are more closely related to other highland taxa. There is a bias in that habitat changes to lower elevational strata are more common than those to higher strata. This bias could represent the ghost of the last glaciation or may indicate that adaptation to warmer climates is somehow easier for frogs of the genus *Eleutherodactylus* than is adaptation to cooler climates.

Key words. Cladistics, *Eleutherodactylus*, geological history, speciation, vicariance.

Introducción

La especiación es un concepto clave en la teoría de la evolución de Charles Darwin pero permanece siendo un tema relativamente evasivo y raro, dirigido en todos los sentidos, excepto como un proceso (pero véase **Brooks & McLennan**, 1991; **Lynch**, 1989; **Mayden**, 1992; **Wiley & Mayden**, 1985). Ya no recuerdo cuándo las ranas del género *Eleutherodactylus* y el interés por la especiación se unieron para mí, pero ninguno de los dos ha estado lejos de mis pensamientos en los últimos treinta años.

Aunque la especiación es un proceso a la espera de ser aceptado y estudiado por medio de experimentos, es también un patrón, cuyo estudio podría llevarse a cabo utilizando cladogramas y la sistemática filogenética. Este último me ha fascinado desde hace muchos años. Cada nudo en un cladograma es un evento de especiación (Fig. 1) y un ancestro común. Los organismos actuales y los cladogramas basados en ellos nos permiten confrontar los puntos débiles en nuestras teorías favoritas y exigir un reconocimiento a la filosofía, especialmente en las ciencias biológicas (**Kluge**, 1997).

Existe un modelo muy popular de la especiación (peripátrico), originalmente formulado por el gran evolucionista/ y ornitólogo, Ernest Mayr (**Mayr**, 1954), y ahora utilizado en ideas tan disímiles como la del equilibrio puntuado (**Eldredge & Gould**, 1973; **Eldredge & Cracraft**, 1980). Es una hipótesis seductora, cuyas bases no son los datos sino su racionalidad aparente (**Lynch**, 1989) pero se postula que en un evento de la especiación, uno de los linajes derivados será desplazado ecológica y geográficamente con relación al otro, mientras este último no se verá modificado como resultado de la especiación (Fig. 2). Los resultados de tal evento de especiación serían una especie monofilética y otra parafilética. Debemos aceptar que se asume, por falta de evidencia, que cada producto debe ser una especie (por la autoridad del "experto").

Como era de esperarse, este modelo se enseña como un hecho virtual en la mayoría de las universidades y como modelo de la especiación presente en la mayoría de los libros de texto, se sugeriría que está ampliamente confirmado. Sin embargo, se han aplicado metodologías cladísticas al modelo (y a los modelos paralelos), dando como resultado que el modelo peripátrico está pobremente sustentado (**Brooks & McLennan**, 1991; **Lynch**, 1989).

Se puede reconocer el modelo de Mayr (Fig. 3 a) sólo si la estasis evolutiva en realidad se presenta en uno de los linajes derivados. Aun permanece ambiguo el significado de un ambiente "marginal" y cómo se puede medir la "marginalidad", pero por el momento se puede aceptar el cambio ecológico de **Ross** (1972) como una aproximación. En términos cladísticos, Mayr sostiene que para un evento de especiación, una y sólo una de las especies hermanas presentará una autapomorfía (carácter derivado y no compartido). Esto es equivalente a la sustentación de que algo sobre la arquitectura genética de la otra especie hermana (o madre) prevenirá la adquisición de una autapomorfía. Los argumentos tradicionales (**Wiley**, 1981) invocan la inercia en poblaciones de tamaños muy grandes (**Fisher**, 1930; **Haldane**, 1957) lo cual podría superarse bajo la estructura poblacional imaginada por Sewell Wright. Si cada especie tiene la habilidad de adquirir autapomorfias (evoluciona), el modelo de Mayr fallará porque será irrealizable descubrir cual de las dos especies derivativas (Fig. 3 b) era la madre y el ancestro común será hipotético (especies "X").

La fauna de batracios de Colombia es muy impresionante, pues cuenta con casi 600 especies conocidas en la actualidad. Las familias y subfamilias de las tierras bajas de América del Sur están relativamente poco representadas en Colombia, en contraste con otros cuatro grupos de ranas (*Bufo*idae, *Centrolenidae*, *Dendrobates*idae, y la tribu *Eleutherodactylini* de la familia *Leptodactylidae*), para los cuales Colombia tiene un número significativo de especies. Cada uno de estos grupos

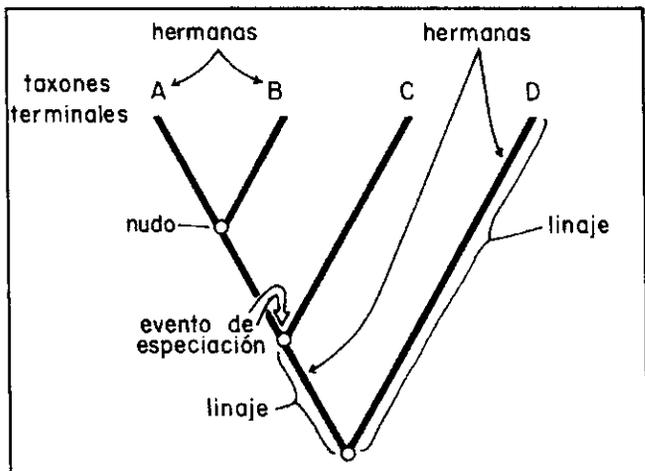


Figura 1. Un cladograma y sus componentes. Cada nudo es un ancestro común y un evento de la especiación y debería ser soportado por una sinapomorfía.

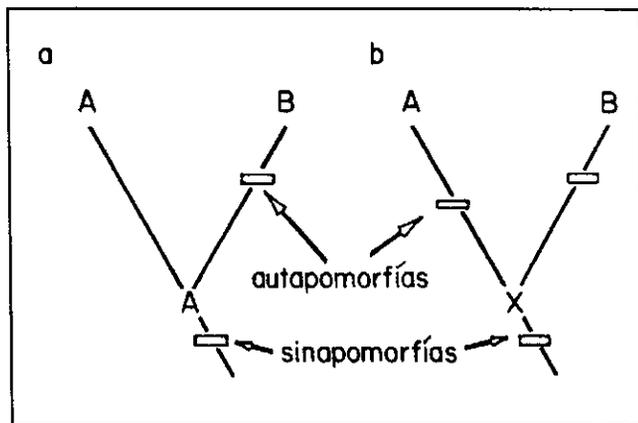


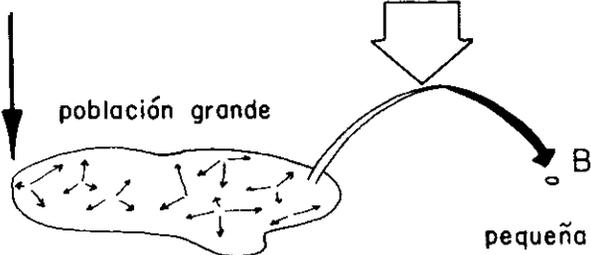
Figura 2. El modelo de especiación adelantado por Ernest Mayr. El proceso necesita un desplazamiento ecológico y geográfico (dispersión sobre una barrera). El patrón es asimétrico con respecto a la distribución de las autapomorfías.

UN MODELO DE LA ESPECIACIÓN (de E. MAYR)

la especie se distribuye hasta las límites de las condiciones marginales y no más

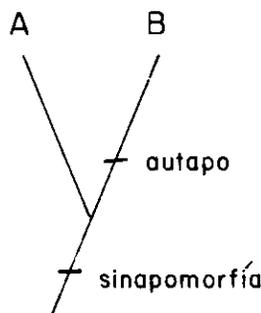
DISPERSIÓN cruzando barreras--fluja génica más selección fuerte en un "ambiente submarginal"

Patrón cladístico



Dentro la distribución se encuentra difusión

Proceso



la distribución de los caracteres es asimétrica

Figura 3. (a). La distribución de todos los caracteres para el modelo de Mayr permite la identificación de una especie actual simultáneamente como un descendiente y como el ancestro común. (b). Cuando cada linaje tiene la posibilidad de evolucionar (adquiere caracteres derivados), nunca se puede identificar el ancestro común como una especie actual.

presenta una distribución andina. Existe una segunda particularidad de la fauna de ranas de Colombia: aproximadamente 1/3 de su diversidad está comprendida por un sólo género de ranas (*Eleutherodactylus*).

El género *Eleutherodactylus* es el género más grande dentro de los vertebrados contando con más de 600 especies (Lynch & Duellman, 1997). Para los no herpetólogos, estas ranas son muy peculiares porque carecen

de una etapa larval (renacuajos) en su ciclo de vida. En lugar de esto, las hembras ponen sus huevos en sitios terrestres, usualmente en la hojarasca húmeda, y después de más o menos un mes, las miniaturas de los adultos usan un diamante (diente del huevo) para hendir la cápsula del huevo y la ranita sale. Esta biología reproductiva se ve favorecida los sitios húmedos. En áreas geográficas con una época seca prolongada (más de cuatro meses) o de pocas lluvias, no existen ranas del género *Eleutherodactylus*. Aunque se encuentran 200 especies del género en Colombia, no hay especies en la zona Caribe (exceptuando en la Sierra Nevada de Santa Marta, **Lynch & Ruiz**, 1985) ni en los Llanos Orientales. Estas ranas se distribuyen desde la parte suroccidental de los Estados Unidos de Norte América hacia el sur y al oriente sobre América Central y las Antillas hasta el norte de Argentina. Se encuentran especies en las selvas al nivel del mar y otras por encima de los 4500 metros.

La distribución de las especies es muy desigual. En cuanto a la distribución general, de éstas ranas se encuentran menos de cinco especies en un solo sitio. Este tipo de distribución separa unos focos muy ricos en especies (en Colombia occidental, en el Ecuador, La Española). Cada uno de estos focos se encuentra en una zona montañosa pero hay zonas montañosas en otros países que no poseen una diversidad de *Eleutherodactylus* correspondiente a éstos. En el occidente de Colombia, la diversidad de estas ranas es notable - 26 especies en las tierras bajas del Pacífico y más de 76 especies en la cordillera adyacente por encima de los 1000 metros. Los sitios más ricos soportan 20-27 especies simpátricas y todos estos se encuentran en el occidente colombiano. La forma en que tantas especies pueden coexistir se constituye en un problema para los ecólogos. Mis intereses están enfocados en tratar de entender cómo y por qué se han generado tantas especies.

Estas ranas presentan una alta variación (Figs. 4-15). El dimorfismo sexual en cuanto al tamaño es tal, que las hembras adultas generalmente miden 130-140% del tamaño de los machos adultos. Las especies más pequeñas (tres especies cubanas) apenas alcanzan 10 mm de longitud rostro-cloacal (LRC) y en Colombia se encuentran tres especies miniatura (hembras adultas de 12-17 mm LRC), en el Chocó biogeográfico y sobre la Cordillera Occidental. En cambio, las especies más grandes miden hasta 110-120 mm LRC. Hay especies terrestres, tanto grandes (por ejemplo, *E. biporcatus*), como pequeñas, que carecen de discos expandidos (por ejemplo, *E. mantipus*, Fig. 14). La mayoría carecen de palmeaduras (*Eleutherodactylus* quiere decir dedos sin palmeaduras) pero

algunas especies chocoanas tienen palmeaduras pediales extensivas (por ejemplo, *E. zygodactylus*, Fig. 9). Casi todas son nocturnas, incluso, las de páramos. Se encuentran dos grupos de especies "cabezonas" (Fig. 7), así como también especies muy delgadas con miembros alargados, y otras con miembros muy cortos. La mayoría tienen discos digitales apreciables pero otras carecen de discos solo en los dedos manuales, y otras carecen de discos en cualquier dedo (Fig. 6).

La Amazonia es una área de una diversidad biológica considerable (tanto como el Chocó biogeográfico); sin embargo, si se comparan las listas de especies de localidades distintas en tales áreas, pronto se nota que las listas no difieren de manera apreciable, aún cuando las distancias entre las localidades son grandes (**Duellman & Thomas**, 1996). La diversidad de estas selvas de las tierras bajas es una diversidad alfa (gran número de especies simpátricas) con poca diversidad beta (una diversidad que se refleja en el reemplazo geográfico de las especies). La fauna guayanense difiere netamente de la de la Amazonia por tener una diversidad alfa relativamente baja pero una diversidad beta alta (**Duellman**, 1997). La fauna de la zona andina es parecida a la de la guayanense y disímil con la de la Amazonia o el Chocó biogeográfico. Superpuesto al patrón de la diversidad beta está la disminución en el número de las especies cuando se asciende por las faldas andinas. En los páramos, la fauna de ranas es modesta (generalmente menos de diez especies).

La concentración masiva de la diversidad de especies en una área geográfica tan pequeña recuerda al un efecto archipiélago (**Udvardy**, 1969) pero éstas son cordilleras masivas. En las cordilleras, las especies de ranas, especialmente del género *Eleutherodactylus*, tienen áreas de distribución pequeñas y exhiben una diversidad beta alta, asemejándose al área de un archipiélago de islas. El nivel alto de endemismo significa que estas cordilleras relativamente jóvenes han sido un verdadero crisol de la especiación.

Dos casos paradigmáticos

Dos casos que involucran ranas del género *Eleutherodactylus* nos permiten confrontar de inmediato cuáles son precisamente los problemas en este asunto. Una rana que identifiqué (**Lynch**, 1986 a) como *E. gaigei* (Dunn) se distribuye desde Costa Rica hasta los alrededores de Buenaventura así como también por las extremidades norteñas de las cordilleras Central y Occidental y el valle del Río Magdalena (Fig. 16). Las ranas de es-



Figura 4. *Eleutherodactylus elegans*. Alto de Chipaqué, Cundinamarca. ICN 40269, macho, 23.3 mm LRC. Una especie terrestre de los páramos.

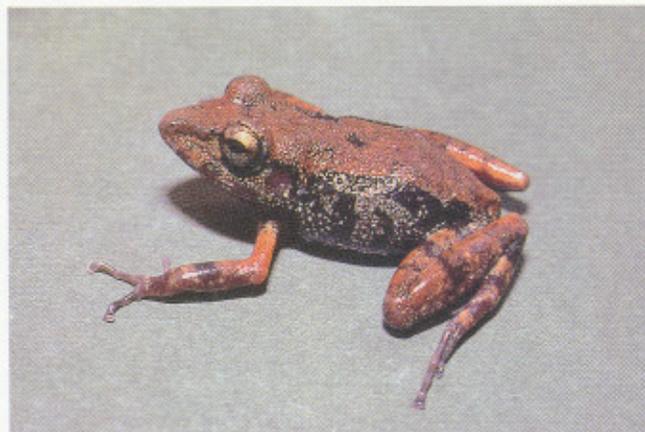


Figura 5. *Eleutherodactylus gaigei*. Samaná, Caldas. ICN 34977, hembra, 36.9 mm LRC. Foto por Pedro M. Ruíz.



Figura 6. *Eleutherodactylus nervicus*. Chingaza, Cundinamarca. ICN 41449, hembra, 28.0 mm LRC.



Figura 7. *Eleutherodactylus ruizi*. Bosque de Yotoco, Valle del Cauca. ICN 35086, hembra juvenil, 48.5 mm LRC.



Figura 8. *Eleutherodactylus tribulosus*. Florencia, Caldas. ICN 37169, hembra, 26.5 mm LRC. Foto por Juan M. Renjifo ©.



Figura 9. *Eleutherodactylus zygodactylus*. La Italia, Chocó. ICN 41243, hembra juvenil, 51.9 mm LRC. Una especie riberiana con palmeaduras extensivas.

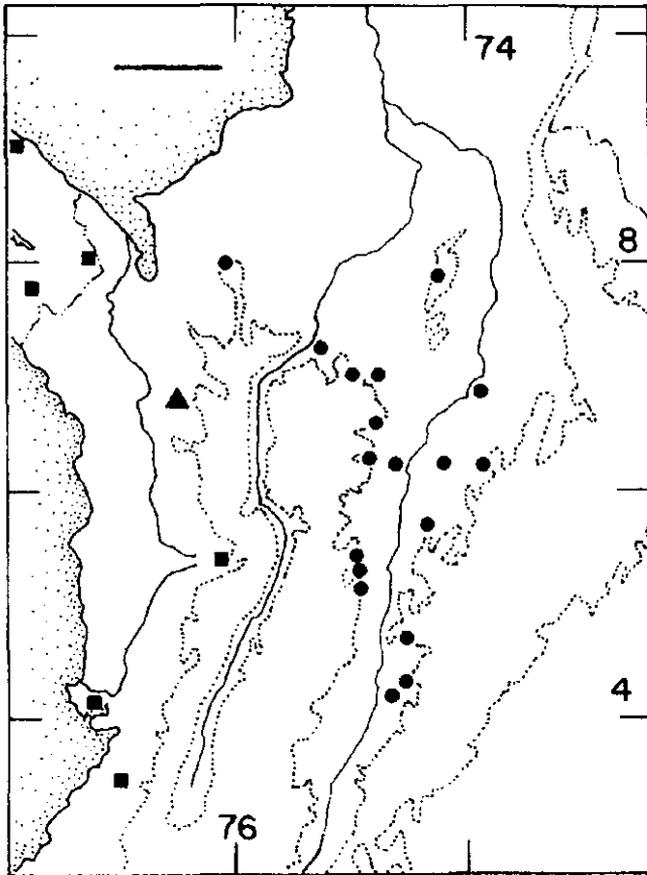


Figura 16. La distribución de *Elutherodactylus gaigei* en Colombia (los símbolos representan uno o más registros). Círculos, el patrón de matices de café; cuadros, patrón de negro con líneas dorsolaterales de amarillo; triángulo, patrón de negro uniforme. La línea de puntos muestra la cota de los 1000 m.s.n.m. La escala es a 100 kms.

tas poblaciones son idénticas morfológicamente (dentro de lo que puedo determinar) pero presentan tres patrones de coloración. Todas las del Chocó biogeográfico son negras, en contraste con los matices de café observados en las poblaciones del medio Magdalena (Fig. 5) y las estribaciones norteñas de la Cordillera Central y la Occidental. Todas las poblaciones del Chocó biogeográfico (exceptuando a la de Amparradó, Antioquia) presentan líneas dorsolaterales de un color amarillo brillante. El único individuo disponible de Amparradó presenta una coloración negra uniforme. Utilizando el método de comparación con el grupo ajeno, la coloración negra es la condición derivada, tal como la condición de líneas dorsolaterales amarillas (aparentemente es un patrón mimético de adultos y/o juveniles de las ranas altamente tóxicas del género dendrobátido *Phyllobates*; Lynch, 1986 a). Las tres poblaciones comparten las peculiarida-

des morfológicas, dentro del grupo de *E. conspicillatus*, de dimorfismo sexual en la forma del tímpano, los dedos largos y delgados, y la forma del paladar. Estas características las considero como sinapomorfias uniendo las distintas poblaciones (definidas o bien geográficamente, o por la combinación de la geografía y los patrones de coloración).

Cuando estaba considerando la nominación taxonómica de las poblaciones distintas fenotípicamente de las áreas del oriente del Chocó biogeográfico, busqué cualquier tipo de diferencia morfológica, sin tener éxito (Lynch, 1986 a). El no haber encontrado ninguna diferencia no es razón suficiente para decir que estas ranas son idénticas morfológicamente, pero me representó una sorpresa, no obstante mi experiencia de 30 de años con ranas del género *Elutherodactylus* (nunca he encontrado un par de especies que no pudiera distinguir por morfología). Sin embargo, el reto de teoría era lo más serio — ¿como afirmaría que las entidades “reunidas” por la ausencia de caracteres derivados constituyen en una entidad? Mi decisión final se basó en hacer lo posible por evitar tomar decisiones arbitrarias (la división de una entidad monofilética en un subconjunto monofilético, del Chocó biogeográfico, y uno parafilético, del medio Magdalena, es arbitraria). Las poblaciones aparentemente permanecen distribuidas alopatricamente (lo usual para animales) y no podía utilizar la opción ecológica (la simpatria) para concluir que tienen que ser especies distintas. El método más moderno para resolver cuestiones sobre el estado de las especies es uno potencialmente útil, aún cuando la alopatría es la explicación dominante de la especiación (Mayr, 1942, 1954, 1963, 1970, 1982, 1997). Una manera menos arbitraria es necesaria para juzgar interrogantes sobre el estado de las especies cuando las poblaciones son alopatricas, en comparación con “el grado de diferencia.” El caso de *E. gaigei* sería citado como “evidencia” positiva para el modelo de Mayr (1954) aunque concibo las poblaciones como coespecíficas (para evitar arbitrariedad).

El segundo caso tiene que ver con las ranas del grupo *E. galdi* (Lynch, 1996; Lynch & Rueda, 1997), en el cual las cuatro especies que lo conforman se encuentran alopatricamente en Colombia y el Ecuador (Fig. 17). El cladograma (Fig. 18) para las cuatro especies está totalmente resuelto y es más interesante porque en este caso pueden identificarse las autapomorfias de cada una de las especies. El hecho de que las autapomorfias fueran identificadas para las cuatro especies se opone a las predicciones del modelo peripátrico (ese diría que únicamente la mitad de las especies tendría autapomorfias, y



Figura 10. *Eleutherodactylus boulengeri*. Ucumarí, Risaralda. ICN 36074, hembra, 32.2 mm LRC.



Figura 11. *Eleutherodactylus brevifrons*. Finca San Pedro, Valle del Cauca. ICN 35909, macho, 16.1 mm LRC.



Figura 12. *Eleutherodactylus helvolus*. Guatapé, Antioquia. ICN 41664, hembra, 25.6 mm LRC.



Figura 13. *Eleutherodactylus lemur*. Guatapé, Antioquia. ICN 40791, macho, 17.7 mm LRC.



Figura 14. *Eleutherodactylus mantipus*. Guatapé, Antioquia. ICN 41479, macho, 23.4 mm LRC.



Figura 15. *Eleutherodactylus platytilus*. Finca San Pedro, Valle del Cauca. ICN 36906, hembra, 47.0 mm LRC.

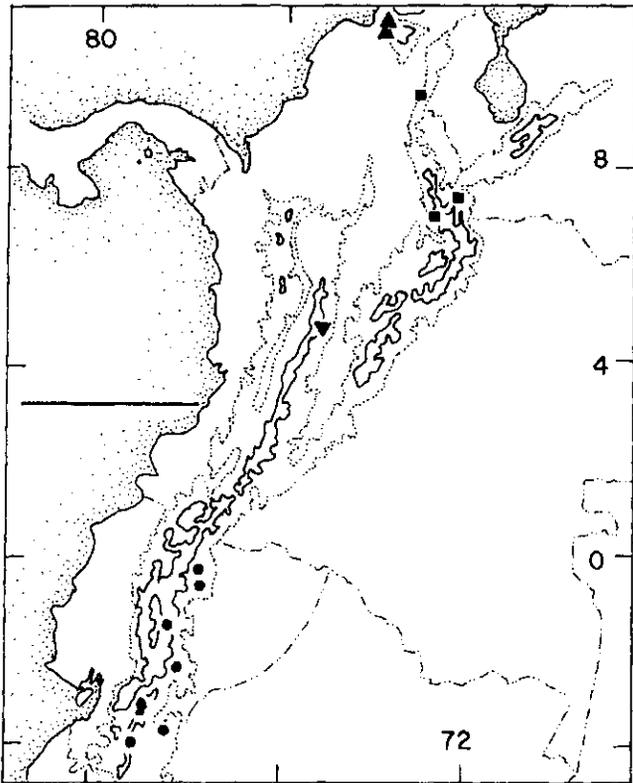


Figura 17. Las distribuciones de las cuatro especies del grupo *Eleutherodactylus galdi*. Círculos, *E. galdi*; cuadros, *E. douglasi*; triángulos, *E. delicatus*; triángulos invertidos, *E. tribulosus*. La línea de puntos muestra la cota de los 1000 m.s.n.m. La línea sólida indica la cota de los 3000 m.s.n.m. La escala es a 400 kms.

eso implicaría la necesidad de explicar por qué es posible, en la primera bifurcación, cada linaje esté apoyado por su apomorfia, siendo simétrico con respecto a la evidencia (los caracteres derivados).

Bajo el modelo implícito de evolución de **Mayr (1954 et seq.)**, uno debería encontrar los cladogramas asimétricos (Fig. 19 a), trazando un mapa de la regla de la progresión de **Hennig (1966)**, o encontrar las politomias (multifurcaciones) no resueltas (Fig. 19 b). Esta última posibilidad fue citada por **Wiley & Brooks (1982)**, sin desarrollar los argumentos de por qué ocurriría, como soporte indirecto a sus hipótesis de la Evolución como una forma de Entropía. El modelo de Mayr genera ilusiones acerca de que los mamíferos son más avanzados que los reptiles, los anfibios, los osteictios, etc., es decir, un grupo monofilético por encima de una serie de grupos parafiléticos (o privativos), "probando" la teoría de la evolución para los que necesitan tales pruebas.

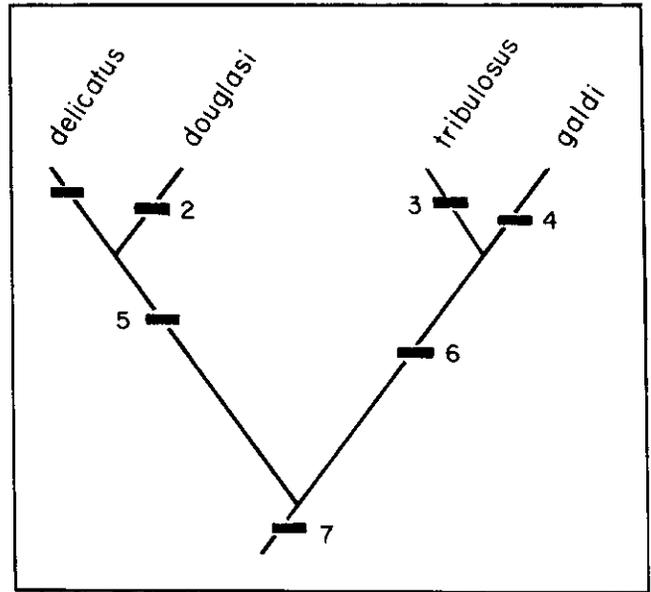


Figura 18. Cladograma de las especies del grupo *Eleutherodactylus galdi*. Nótese que cada taxon terminal tiene su autapomorfia. Las apomorfias: 1. El dedo quinto abreviado. 2. Manchas blancas y negras en las superficies ocultas. 3. Ramo zigomático profundo. 4. Tubérculos grandes sobre el vientre. 5. Fusión de la vértebra VIII y el sacro. 6. Cresta elevada en la parte posterior del frontoparietal. 7. Tubérculos oscos en los márgenes laterales de los frontoparietales.

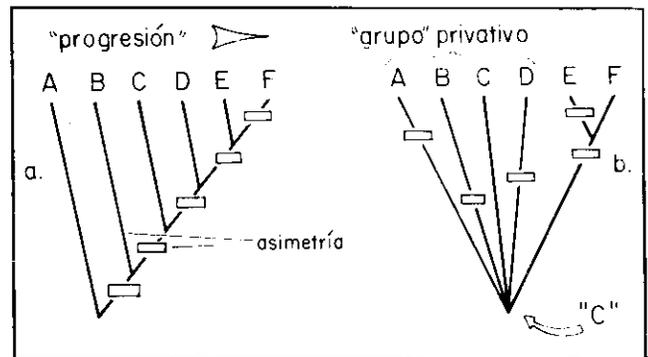


Figura 19. Dos consecuencias de la forma de la evolución implícita con base en el modelo de especiación de Ernest Mayr. (a). Un resultado que se parece a la progresión evolutiva. (b). Un resultado no restringido en el cual un linaje carece de apomorfias y los otros las tienen (puede producir grupos privativos, definidos por la ausencia de evidencia).

En las ranas del grupo *E. galdi*, no hay cambios ecológicos obvios (pero esto puede reflejar mi incapacidad de identificarlos) porque todas las especies (Fig. 8) viven en el bosque andino en altitudes comparables (o hay un cambio entre el bosque andino bajo y los bosques andinos medianos, véase lo anterior). Aunque algunas

localidades para *E. gaigei* se sitúan en áreas de precipitación muy alta y otras en áreas mucho menos húmedas, la variación entre las localidades hace difícil aseverar cuál cambio ecológico sería concordante con los tres patrones de coloración. En el caso de las ranas del grupo *E. galdi*, una hipótesis de especiación más consistente sería la del modelo de vicarianza (Lynch, 1989). Ese modelo de especiación también se parece al modelo general, por lo menos para los vertebrados (Lynch, 1989; Miner & Dimmick, MS)

El grado al cual los cambios ecológicos trazan un mapa de eventos de especiación es crítico para cualquier evaluación de modelos de especiación. Ross (1972), reseñando sus datos de varios grupos de insectos, sugirió que se encontraría un cambio ecológico entre treinta casos de especiación (una cifra no consistente con el modelo de especiación de Mayr, 1954, sino aparentemente consistente con el modelo de vicarianza).

Durante los últimos años, he venido recopilando un conjunto de datos para las ranas del género *Eleutherodactylus* en las cordilleras colombianas. Dentro de algunos clados, como los de las ranas del grupo *E. thymelensis*, todos los taxones se encuentran en el mismo hábitat pero en sitios diferentes geográficamente (Lynch *et al.* 1997:242), y no hay cambios ecológicos aparentes. En otros casos, como el del grupo *E. loustes* (Fig. 20), hay una evidencia fuerte a favor de un cambio ecológico.

Entre los conjuntos de datos disponibles para mí, hay una propensión muy fuerte (casi uniforme) a que las especies hermanas sean alopátricas (el tema central del argumento largo de Mayr, 1942-1997). Los patrones de distribución y los parentescos vistos en las ranas del grupo *E. anomalus* (Fig. 21) y del grupo *E. acatallelus* son típicos. En cada caso, hay evidencia de reemplazo altitudinal pero del modo estrictamente geográfico. Además, las distribuciones son normalmente restringidas a nivel altitudinal y atenuadas geográficamente (Fig. 22).

Dos casos de simpatria entre especies hermanas están disponibles (Lynch, 1998). Dentro del grupo de *E. sulculus*, la especie *E. xylochobates* sólo se conoce en la Serranía de los Paraguas, mientras su especie hermana, *E. chrysopeps*, se conoce desde los Farallones de Cali hasta la Serranía de los Paraguas. No se puede afirmar que las dos sean especies simpátricas ecológicamente en la Serranía de los Paraguas (tal vez porque cada una es una especie rara) pero la macrosimpatria sugiere que se pueden encontrar como simpátricas ecológicamente con más trabajo de campo. El segundo caso incluye un par de ra-

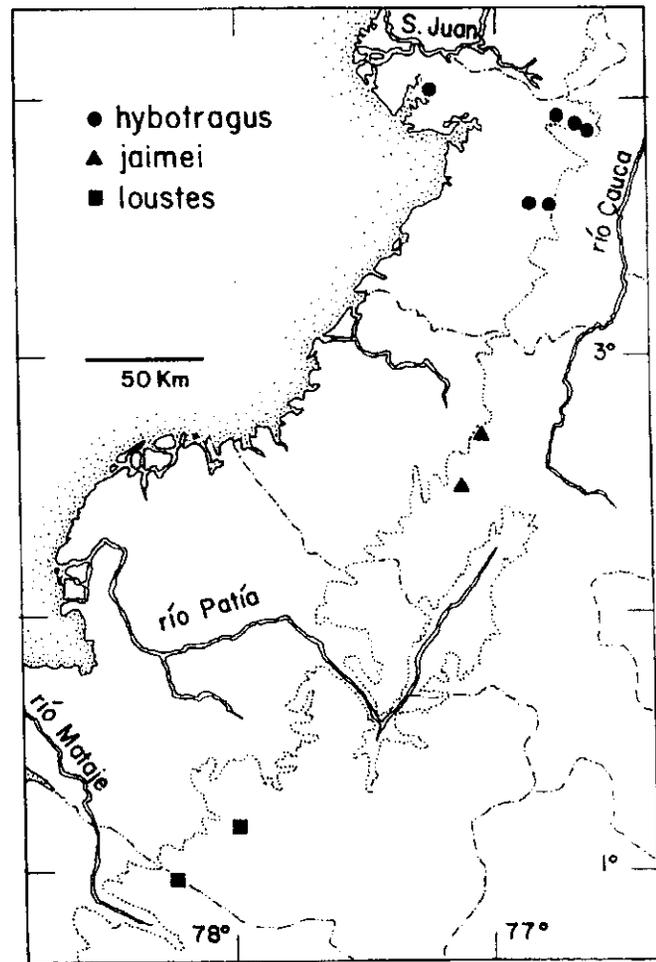


Figura 20. Las distribuciones de las especies del grupo *Eleutherodactylus loustes*. La línea de puntos muestra la cota de los 1000 m.s.n.m.

nas minúsculas, especies hermanas putativas, *E. myops* y *E. quantus*, que están en simpatria en dos localidades de la Serranía de los Paraguas pero en cada localidad una especie diferente es predominante (insinuando una diferenciación ecológica).

Normalmente, las ranas del género *Eleutherodactylus* se distribuyen a manera de bandas (Fig. 21) sobre la Cordillera Occidental. Llegamos a esa conclusión por haber trazado una serie de perfiles altitudinales a lo largo de la Cordillera Occidental, y por el hallazgo de dichas especies ocupaban los mismos rangos altitudinales dentro cada perfil (Lynch, 1998). Esto sugiere que las ranas están limitadas geográficamente por la altitud o la temperatura, uno de sus conceptos correlativos obvios. Con base en el razonamiento de Janzen (1967) y la evidencia ex-

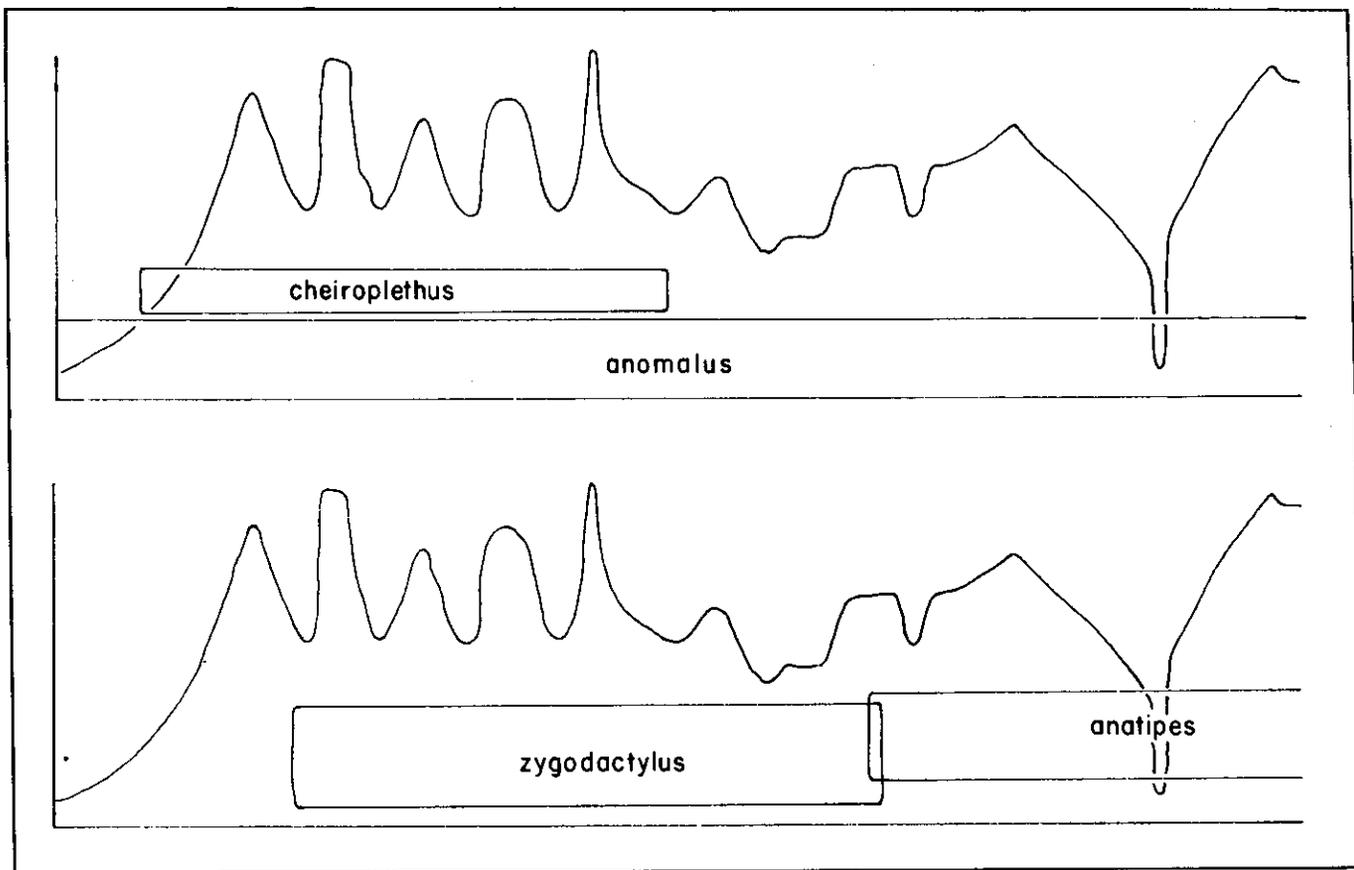


Figura 21. Diagramas de las distribuciones de las especies del grupo *Eleutherodactylus anomalus* sobre un fondo que representa la Cordillera Occidental vista desde el Pacífico. La izquierda es el norte y el mapa cubre 7° de latitud y tiene una exageración vertical de 55 veces.

perimental de Zweifel (1968), sugiero que el éxito en el desarrollo temprano de los embriones está limitado a los dos valores de temperatura (el inferior y el superior). Únicamente este tipo de argumento puede explicar el patrón tan marcado de distribución observado en tantas especies de centrolénidos y *Eleutherodactylus* (y también en otros grupos de ranas).

Utilizando esta hipótesis y los límites inferiores y superiores de las distribuciones para la rica fauna de ranas eleuterodactilinas en el occidente de Colombia (Lynch, 1998), dividí un perfil altitudinal idealizado en cinco entidades (Fig. 23), identificándolas por las letras A-E. Uno puede evaluar el grado en el cual los cambios ecológicos corresponden a los eventos de especiación cuando se substituye el nivel altitudinal por los nombres de los taxones en un cladograma.

Siete cladogramas incluyen cuatro especies o más y los otros dos incluyen tres especies cada uno. Los otros diez

grupos de especies ofrecen datos solamente para pares putativos de especies hermanas y son mucho menos informativos. En los casos de estos diez pares de especies hermanas putativas, siete pares (*appendiculatus-silverstonei*, *bellonamars*, *calcaratus-kelephus*, *deinops-torrenticola*, *juanchoi-helvolus*, *myops-quantus*, y *ptochus-suetus*) ocupan el mismo nivel altitudinal (BB, CC) mientras que los otros tres pares (*bufoniformis-necerus*, *capitonis-verecundus*, y *phalarus-sp*) ocupan niveles adyacentes (AB, BC).

Mucho más informativos son los cladogramas de grupos de tres o más especies. Las cuatro especies del grupo *E. anomalus* [(*anomalus cheiroplethus*) (*anatipes zygodactylus*)] están conformadas por dos pares (AB y AA) mientras que cinco de las seis especies del grupo *E. curtipes* [*cryophilus* ((*curtipes gentryi*) (*buckleyi* (*satagius xestus*)))] ocupan los páramos (E) y una especie (*E. gentryi*) se presenta en el bosque alto-andino (D). Las cuatro especies del grupo *E. diaphonus* [(*diaphonus diogenes*) (*albericoi lichenoides*)] comprenden dos pares

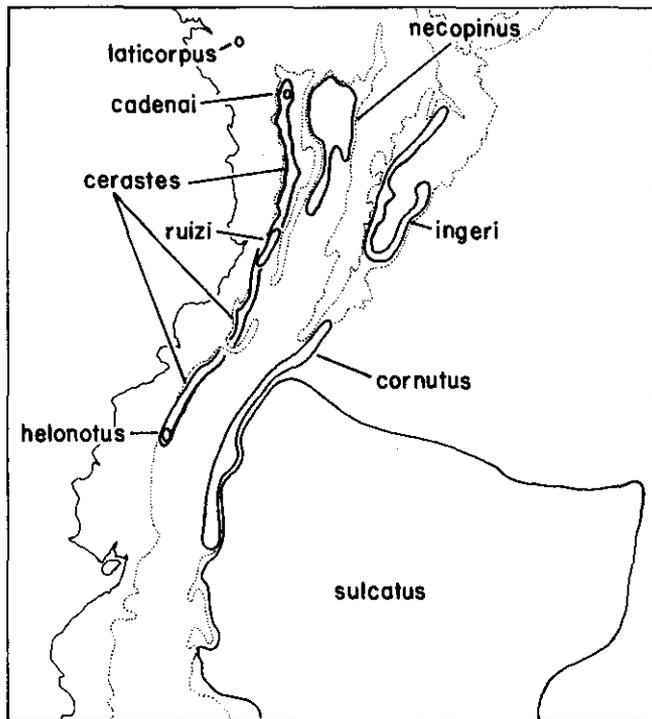


Figura 22. Mapa de las distribuciones de las especies del grupo *Eleutherodactylus sulcatus*.

(BB y BC), al igual que las cuatro especies del grupo *E. galdi* [(*galdi tribulosus*) (*delicatus douglasi*)] (BC y CC). Las cuatro especies del grupo *E. sulculus* [*sulculus* (*cacao*) (*chrysops xylochobates*)] se encuentran en el nivel C y todas las seis especies del grupo *E. thymelensis* [*orecesi thymelensis* (*simoterus*) (*simoteriscus*) (*racemus obmutescens*)] se encuentran en el nivel E. El grupo *E. sulcatus* (nueve especies) es complejo y su cladograma (Lynch, 1997) está bastante resuelto [*laticorpus sulcatus* (*cerastes helonotus*) ((*cadenai ingeri*) (*cornutus*) (*necopinus ruizi*)))]]. Dos pares de especies hermanas aparecen en el mismo nivel (CC y CC) y la especie hermana (*E. cornutus*) de uno de los pares aparece en el nivel B, a igual que las dos especies relacionadas con ese grupo de cinco especies (una tricotomía). En la base del cladograma se encuentran dos especies, una en el nivel A y la otra en el B (otra tricotomía). Cada uno de los dos conjuntos de tres especies, es decir, el grupo de *E. acatallelus* [*siopelus* (*acatallelus* sp B)] y de *E. loustes* [*loustes* (*jaimiei hybotragus*)] incluye un par de especies hermanas en niveles adyacentes con la hermana del par en uno de esos niveles [C (CB) y B (BA)].

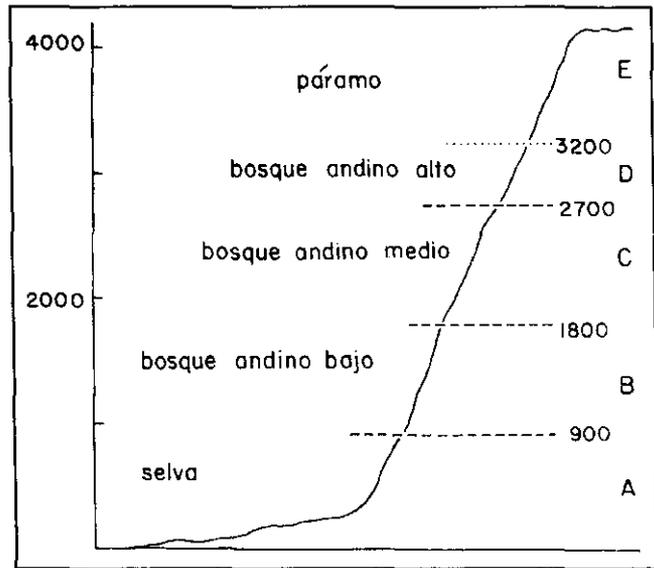


Figura 23. Diagrama de un perfil de una cordillera dividida en pisos altitudinales (basado en los límites inferiores y superiores de las especies del género *Eleutherodactylus*, principalmente de la Cordillera Occidental de Colombia).

El hábitat no es un carácter primario para la sistemática y no puede ser polarizado independientemente de los cladogramas. Como consecuencia, los diez conjuntos de especies hermanas putativas representan solamente datos descriptivos. Para los otros nueve conjuntos, podemos optimizar el hábitat sobre el cladograma para obtener una estimación más parsimoniosa de los hábitats de los ancestros cuando dos o más hábitats están ocupados por las especies del grupo (siete de nueve casos). En estos siete casos, la optimización da como resultado que el nivel A es primitivo para el grupo *E. anomalus* (Fig. 9), el nivel B lo es para los grupos *E. diaphonus* y *E. loustes*, el nivel C para los grupos *E. acatallelus* y *E. galdi* (Fig. 8), y el nivel E para el grupo *E. curtipes*. El par de tricotomías en el cladograma primario del grupo *E. sulcatus*, cuando se combina con sus distribuciones ecológicas, indica que los dos estados-ancestrales más basales no pueden ser determinados con precisión. Sin embargo, un subclado de cinco especies del grupo *E. sulcatus* (Fig. 7) tiene al nivel C como su condición ancestral (Fig. 24).

Una vez las condiciones ancestrales están identificadas, se puede subir a través de los linajes filogenéticos, a fin de ubicar los sitios donde se producen cambios, lo cual se puede determinar únicamente por las identifica-

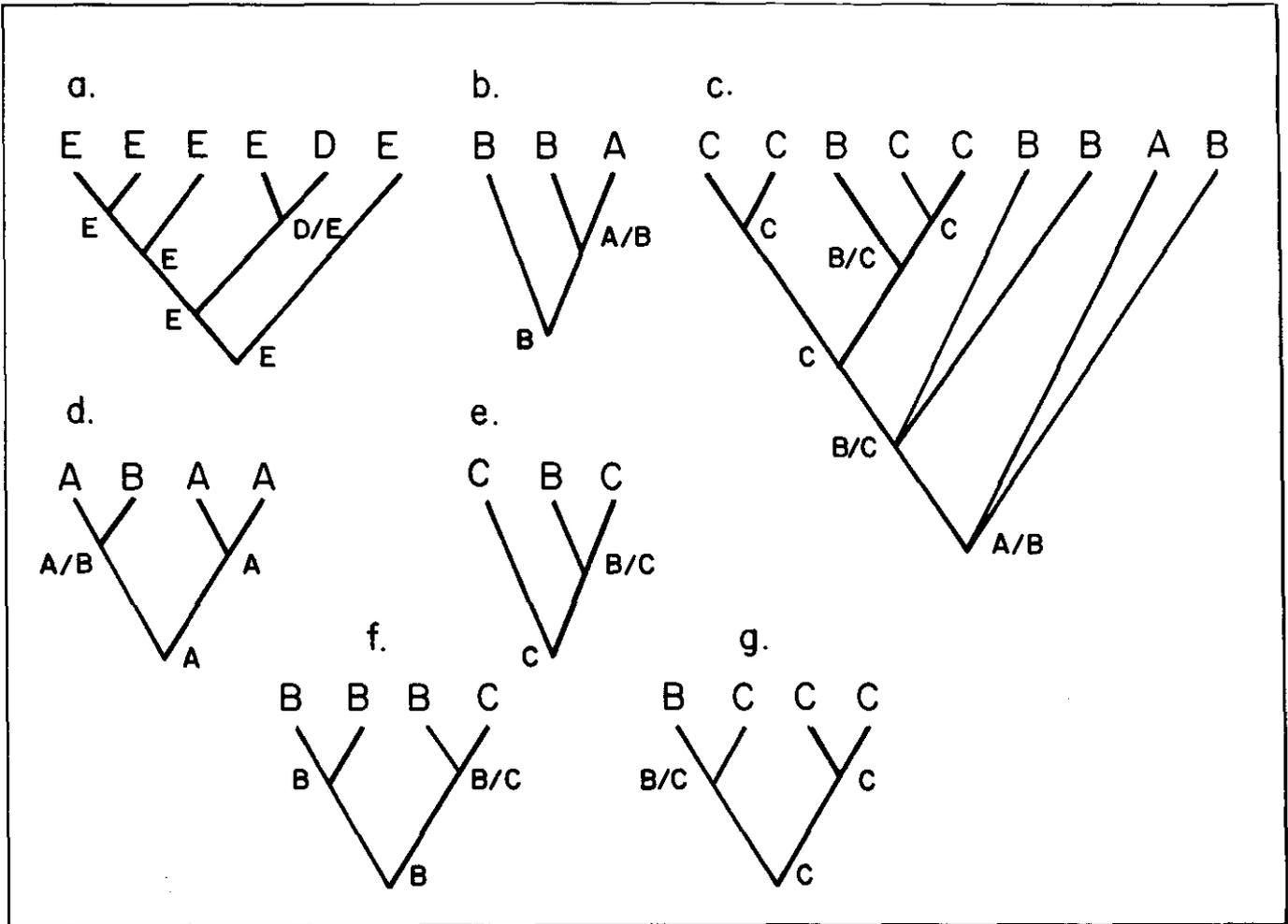


Figura 24. Cladogramas de siete grupos de *Eleutherodactylus* en los cuales el hábitat (véase Fig. 23) es substituido por los nombres y la condición del hábitat para los ancestros está determinada por la parsimonia. (a) Grupo *E. curtipes*, (b) grupo *E. loustes*, (c) grupo *E. sulcatus*, (d) grupo *E. anomalus*, (e) grupo *E. acatallelus*, (f) grupo *E. diaphonus*, (g) grupo *E. galdi*. Cuando la decisión es ambigua, se incluyen las dos posibilidades (p. ej. A/B).

ciones definitivas del hábitat (Fig. 25). Están identificados dos cambios sin ambigüedad hacia arriba (grupos *E. anomalus* y *E. diaphonus*), así como uno ambiguo (grupo *E. sulcatus*). También se han identificado cinco cambios sin ambigüedad hacia abajo (grupos *E. acatallelus*, *E. curtipes*, *E. galdi*, *E. loustes*, y *E. sulcatus*) y uno ambiguo (grupo *E. sulcatus*). El número de cambios sin ambigüedad en el hábitat (siete) es bajo con relación al número de eventos resueltos de la especiación (28) pero alto con relación a la estimación de Ross (1972).

Los diez pares de especies hermanas putativas aportan datos nuevos a los previos porque aún sin disponer de una estimación de cuál estado es primitivo, hay diferen-

cias del hábitat en tres pares, lo cual quiere decir que debe haber tres cambios adicionales (sin saber la dirección) para estos diez eventos de especiación. Utilizando los pares de especies hermanas putativas (un cambio/ tres eventos de especiación) o los cladogramas (un cambio/ cuatro eventos de especiación), encontramos resultados comparables.

El único tipo de cambio posible para los páramos es un cambio hacia abajo y el único para las selvas es un cambio hacia arriba, mientras que para los bosques andinos cualquier cambio es posible. Examinando los datos disponibles, parece ser que la frecuencia de cambios del hábitat no se da al azar con respecto al hábitat

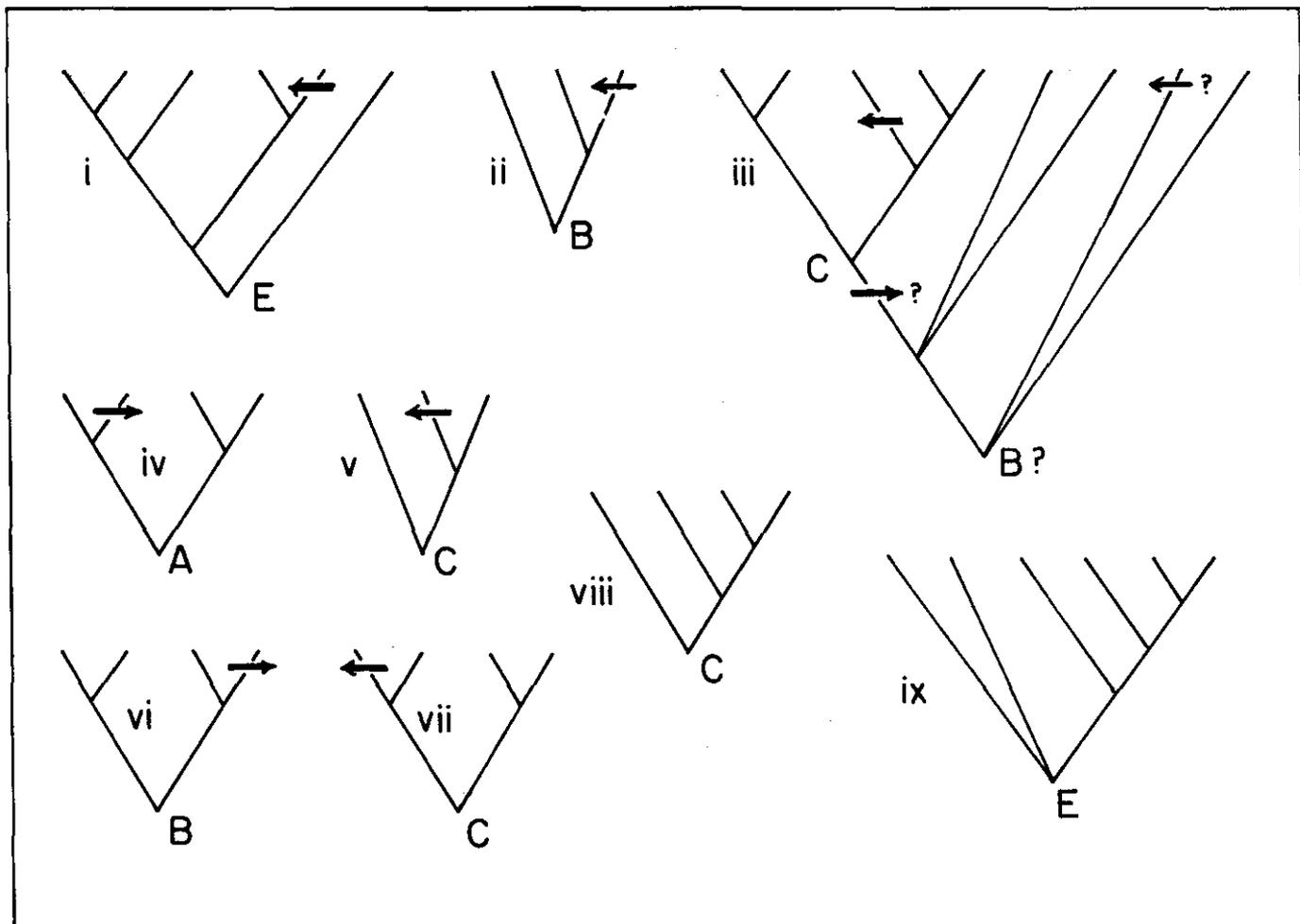


Figura 25. Cladogramas mostrando los sitios de cambios ecológicos. Las flechas hacia la derecha representan cambios hacia arriba mientras que las flechas hacia la izquierda representan cambios hacia abajo. Las topologías de los cladogramas están basadas en los cladogramas primarios de nueve grupos del género *Eleutherodactylus*. (i) Grupo *curtipes*, (ii) grupo *loustes*, (iii) grupo *sulcatus*, (iv) grupo *anomalus*, (v) grupo *acatalleus*, (vi) grupo *diaphomus*, (vii) grupo *galdi*, (viii) grupo *sulcatus*, (ix) grupo *thymelensis*.

ancestral y se aproxima a las expectativas de **Mayr** (1954) en bosques andinos bajos pero no se aproxima en otros niveles (Tabla 1). Los pares de especies hermanas putativas también parecen concordar con esta conclusión (uno A/B, dos B/C).

En estos datos, hay un sesgo numérico en los cambios hacia abajo (5 + 1?) versus arriba (2 + 1?), pero también hay una desviación en relación con la altitud (los cambios hacia abajo se presentan, en su mayor parte, en estratos más altos, y los cambios hacia arriba principalmente en estratos bajos). Una parte de este sesgo es una consecuencia del efecto de los límites (ver atrás), y otra de la desigualdad en las distribuciones de los grupos

(hay únicamente un grupo disponible de las tierras bajas) pero el patrón me parece real.

Explicaciones Generales de los Datos

Me parece que de estos datos surgen cinco explicaciones generales.

La Alopatria es el Factor Principal en la Especiación. Dentro de las 65 especies mencionadas en este trabajo, hay únicamente dos casos que reflejarían la especiación simpátrica. Aunque aquí no hago esfuerzo directo por distinguir la especiación peripátrica de la vicarianza, la frecuencia baja (6%) de la especiación simpátrica es con-

Tabla 1. Cambios ecológicos en relación con el número de eventos de especiación, en varios pisos altitudinales, para los datos de nueve cladogramas de ranas del género *Eleutherodactylus*.

Hábitat ancestral	Número de grupos	Cambios	Número de eventos de especiación	Frecuencia de cambios
E	2	1 abajo	10	10%
C	3	2 abajos	12	17%
B	3	1 (+1?) arriba, 2 (+1?) abajos	9	56%
A	1	1 arriba	3	33%

sistente con mi anterior evaluación (Lynch, 1989) usando aves, peces, y otras ranas.

Ecológica. La forma particular de las distribuciones me parece explicable al involucrar la hipótesis probable (es decir, rechazable) de que las primeras etapas del desarrollo de las ranas tropicales son muy sensibles a cambios de la temperatura ambiental (tal vez con mayor fuerza en pisos más altos, extrapolado de Janzen, 1967). Dicha hipótesis proporciona los límites abióticos inferiores y superiores de las distribuciones. La forma de las distribuciones de las especies andinas no está restringida a las especies de *Eleutherodactylus* sino parece ser general (Ruiz-C. et al., 1996) pero se necesita un análisis ordenando los taxones en modos reproductivos distintos para ver si algunos modos (por ejemplo, desarrollo directo y terrestre) son más sensibles que otros.

Novedad de los Grupos en el Area. Los pocos cambios aparentes en dirección ascendente se encuentran en especies del subgénero *Craugastor*, un grupo predominantemente (94%) de América Central. Presuntamente, estas son especies inmigrantes recientes a Colombia, después de la unión pliocénica de América del Sur y América Central. Estos son los únicos casos de cambios de las tierras bajas por encima de los flancos andinos, y constituye una explicación filogenética que me parece más racional que una adaptativa independiente que pasa por alto los parentescos.

La Historia Geológica. Hay un patrón reiterativo (Fig. 26) entre el sector central de la Cordillera Occidental y la parte norte de la Cordillera Central (CC). Cuatro pares de especies aparentemente hermanas muestran el mismo patrón (*deinops-torrenticola*, *juanchoi-helvolus*, *ptochus-suetus*, y *ruizi-necopinus*). Un quinto par (*albericoi-lichenoides*) difiere solamente porque tiene un cambio ecológico concomitante (BC) pero muestra el mismo patrón geográfico. Ya que esto se presenta en cuatro (o cinco) clados separados, es una evidencia

fuerte para una explicación eco-geológica única. Hasta el momento no he tenido éxito en la identificación de un patrón geográfico común dentro de la Cordillera Occidental, para el cual mi base de datos es mucho más grande, pero muchos taxones quedan a la espera de un análisis.

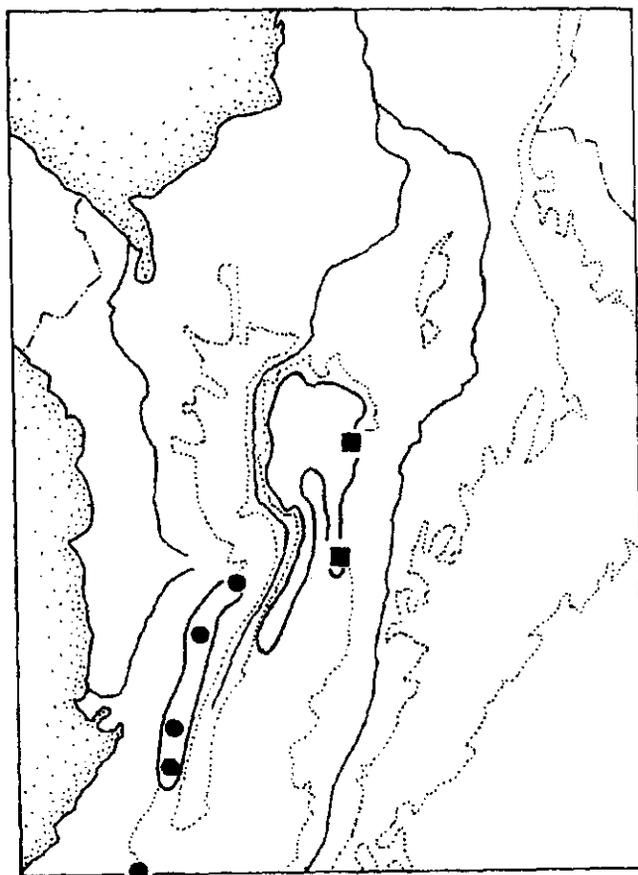


Figura 26. Áreas de endemismo vistas en cinco grupos del género *Eleutherodactylus* (líneas sólidas). Los símbolos representan las distribuciones conocidas para un par de especies, *E. helvolus* (cuadros) y *E. juanchoi* (círculos). La línea de puntos muestra la cota de los 1000 m.s.n.m.

Un segundo aspecto de la historia geológica es pertinente en estos datos. Se ha dicho frecuentemente que la fauna andina debería ser joven y debería ser derivada de la fauna de las tierras bajas. No puedo hablar directamente sobre la primera aserción, lo cual me parece el mismo error avanzado por los estudiantes de las islas (cuyo argumento es como sigue: como la tierra tiene únicamente tantos millones de años, los taxones que la ocupan no podrían tener más años). El argumento de que los taxones andinos se derivan de las tierras bajas está relacionado también con la analogía de las islas, pero podemos confrontar esto directamente utilizando cladogramas (Lynch, 1986 b; Lynch & Duellman, 1997). El hecho de que los grupos discutidos en este trabajo son predominantemente andinos (únicamente cuatro grupos tienen parientes en las tierras bajas) es contrario a la suposición (o mito) de los orígenes de las tierras bajas. En el caso de dos de los grupos bajo estudio (de *E. loustes* y *E. sulcatus*), el hábitat ancestral es andino, no de tierras bajas (y para los otros dos grupos, el argumento de la novedad del grupo en el área es igualmente efectivo). Además, estos cuatro casos incluyen únicamente selvas y el bosque andino bajo. Como tal, apenas proporcionan un soporte para esta idea (o mito) popular.

Las hipótesis filogenéticas no están disponibles para la mayor parte de la fauna colombiana de ranas, pero lo que está disponible es la aseveración de que la mayoría de los grupos de las tierras bajas no tiene ningún pariente de los Andes y la mayoría de los grupos andinos no tienen ningún pariente en las tierras bajas (Lynch *et al.*, 1997). Para los grupos que comparten los Andes y las tierras bajas (tal como *Eleutherodactylus*), se requiere de más cladogramas para distinguir entre mitos y posibilidades.

La historia biogeográfica del grupo *E. sulcatus* es compleja y un subclado (*cornutus* (*necopinus ruizi*)) es congruente con las tres cordilleras (oriental (central occidental)). Lynch (1997) surgió que un par de especies (*cadnai ingeri*) representa una manifestación (en el sentido de Nelson & Platnick, 1981) del subclado *cornutus-necopinus-ruizi*, en el cual la tercera especie (de la Cordillera Central) era o extinta o desconocida. Su hipótesis está sujeta a ser rechazada potencialmente (si se descubre, y no es la especie hermana de *E. cadnai*) o a no serlo (si es extinta, y no se puede descubrir). Sin embargo, debido a que el grupo de *E. sulcatus* está tan claramente asociado con los Andes y muestra cierto patrón redundante de áreas, surgieron que los eventos iniciales de especiación fueron pre-andinos, tal vez apareciendo en las colinas o en los arcos de islas, y que los eventos posteriores correspondieron al surgimiento de las cadenas montañosas durante las orogenias andinas.

Glaciación. La perturbación general más próxima a estos ambientes fue la serie de eventos de glaciación que en su momento generó ciclos húmedos y secos, influyendo en la distribución de los bosques (Haffer, 1969; Simpson, 1979) y en los niveles del hábitat sobre el transecto altitudinal (Van der Hammen, 1974; Van der Hammen & Cleef, 1986).

La disminución de la humedad ambiental tendría efectos dramáticos sobre la capacidad de las ranas eleutherodactílicas de permanecer en un área, y el aumento daría paso a la expansión de la distribución de las áreas hoy cerradas por deficiencias de humedad. Si mi hipótesis sobre la importancia de temperaturas (en sitios más altos) en la delimitación de las distribuciones es correcta, entonces, el descenso o el aumento de la temperatura global tendría un efecto directo sobre las distribuciones de las especies de *Eleutherodactylus*, independientemente del supuesto efecto de la estructura de la vegetación (respondiendo a la pregunta planteada por Lynch & Duellman, 1980). En el curso de los eventos glaciales, los páramos disminuyeron los límites de los flancos andinos, y en el curso de los períodos interglaciales, se retiraron dichos flancos hacia arriba (Simpson, 1979; Van der Hammen & Cleef, 1986).

Los efectos glaciales (descensos o ascensos de las zonas ecológicas) obviamente proveen un mecanismo poderoso para explicar cualquier patrón y este es el punto débil de cada uno de tales mecanismos. La desviación hacia los cambios descendentes representaría el fantasma del último ciclo glacial y/o sugeriría que la adaptación a un clima más caliente podría ser más fácil (de alguna manera) para las ranas del género *Eleutherodactylus* que la adaptación a un clima más frío. Esta última posibilidad representa otro argumento en contra de la opinión popular de que la fauna de las tierras altas es derivada de la de las tierras bajas.

No he probado nada aquí utilizando estos datos. Más bien, espero haber integrado una buena cantidad de datos y una serie de hipótesis previas-distintas. Únicamente más datos y pruebas más precisas (tal vez de hipótesis mejor articuladas) nos capacitarán para conseguir una hipótesis menos rechazada de la Historia Natural, para la cual los datos biológicos y los datos geológicos representen estimaciones independientes de la única historia del planeta y de la vida (Rosen, 1975).

Agradecimientos

Por su camaradería en el campo, especialmente a Cristina Ardila, Fernando Castro, Taran Grant, Juan Renjifo.

Jorge Restrepo, Vicente Rueda, el difunto Pedro Ruíz, y Ricardo Sánchez. Por sus contribuciones (directas o indirectas) en debates sobre mis ideas (y sus precursores) durante los últimos diez a veinte años, a Byron Adams, Daniel R. Brooks, William E. Duellman, Jaime Galvis, Jürgen Haffer, Jorge Hernández, Tony Joern, Mary Mickevich, Orlando Rangel, Edward O. Wiley, los difuntos Donn E. Rosen y Pedro M. Ruíz, y los estudiantes de mis cursos de Especiación y Conservación (U. Nacional 1996), Introducción a la Sistemática (U. Magdalena 1998), "Macroevolución" (U. Nebraska 1996-97), Sistemática Animal (U. Nacional 1998), Sistemática Vegetal (1997), Sistemática Filogenética (U. Nacional 1997-98) y el Primer Curso-Taller de Sistemática Filogenética, Biogeografía y sus Aplicaciones en Biodiversidad y Conservación (Villa de Leyva 1997). Por su ayuda de eliminar mi español, a Gina Paola Méndez, Ana Restrepo, y Angela Suárez.

Varias versiones de este manuscrito sirvieron como base de conferencias y se beneficiaron de las discusiones en los Jueves de la Biodiversidad (U. Nacional), el 33° Congreso de la Asociación de Ciencias Biológicas (U. Tolima), y el V° Simposio de Biología (Univalle).

Por último, a un grupo de amigos muy queridos quienes siempre estuvieron dispuestos a responder a una encuesta particular que en el momento me pareció importante aprender: Alberto Cadena, Santiago Díaz, Jaime Galvis, el "Mono" Hernández, y especialmente el fallecido Pedro Miguel Ruíz-Carranza.

Bibliografía

- Brooks, D. R. & D. A. McLennan.** 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Duellman, W. E.** 1997. Amphibians of the La Escalera region, southeastern Venezuela: taxonomy, ecology, and biogeography. *Scientific Papers, Natural History Museum, the University of Kansas* (2): 1-52.
- Duellman, W. E. & R. Thomas.** 1996. Anuran amphibians from a tropical dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon Basin. *Occasional Papers of the Natural History Museum, the University of Kansas* (180): 1-34.
- Eldredge, N. & J. Cracraft.** 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process/ Method and Theory in Comparative Biology*. Columbia University Press, New York.
- Eldredge, N. & S. J. Gould.** 1973. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. pp. 82-115. In _____.
- T. J. M. Schopf** (Ed.). *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper & Co., San Francisco.
- Fisher, R. A.** 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**: 131-137.
- Haldane, J. B. S.** 1957. The cost of natural selection. *Journal of Genetics* **55**: 511-524.
- Hennig, W.** 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Janzen, D. H.** 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* **101**: 233-249.
- Kluge, A. G.** 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics* **13**: 81-96.
- Lynch, J. D.** 1986a. Mimetic and non-mimetic populations of *Eleutherodactylus guigeae* in Lower Central America and Colombia (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **20**: 195-202.
- _____. 1986b. Origins of the high Andean herpetological fauna. pp. 478-499. In **F. Vuilleumier & M. Monasterio** (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- _____. 1989. The gauge of speciation: on the frequencies of modes of speciation. pp. 527-553. In **D. Otte & J. A. Endler** (Eds.), *Speciation and Its Consequences*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- _____. 1996. A new frog (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae) from the Andes of eastern Colombia, part of a remarkable pattern of distribution. *Copeia* **1996**: 103-108.
- _____. 1997. Intra-generic relationships of mainland *Eleutherodactylus* II. A review of the *Eleutherodactylus sulcatus* group. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **21** (80): 353-372.
- _____. 1998. New species of *Eleutherodactylus* from the Cordillera Occidental of western Colombia with a synopsis of the distributions of species in western Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **22** (82): 117-148.
- Lynch, J. D. & W. E. Duellman.** 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). *Museum of Natural History of the University of Kansas, Miscellaneous Publications* (69): 1-86.
- _____. & _____. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. *Natural History Museum of the University of Kansas, Special Publications* (23): 1-236.
- Lynch, J. D. & J. V. Rueda-Almonacid.** 1997. Three new species of frogs (*Eleutherodactylus*) from cloud forests in eastern Departamento Caldas, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **21** (79): 131-142.
- Lynch, J. D. & P. M. Ruiz-Carranza.** 1985. A synopsis of the frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* (711): 1-59.
- Lynch, J. D., P. M. Ruiz-Carranza & M. C. Ardila-Robayo.** 1997. Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Revista de la Aca-*

- demia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales **21** (80): 237-248.
- Mayden, R. L.** 1992. Systematics, Historical Ecology and North American Freshwater Fishes. Stanford University Press, Stanford.
- Mayr, E.** 1942. Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.
- _____. 1954. Change of genetic environment and evolution, pp. 157-180. In, **J. Huxley, A. C. Hardy & E. B. Ford** (Eds.), Evolution as a Process. Allen & Unwin, London.
- _____. 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- _____. 1970. Populations, Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- _____. 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- _____. 1997. This is Biology/ The Science of the Living World. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Miner, M. K. & W. W. Dimmick.** MS. Estimating the frequency of modes of speciation and the frequency of punctuated equilibrium: examples from fourteen marine lineages.
- Nelson, G. & N. Platnick.** 1981. Systematics and Biogeography/ Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, New York.
- Rosen, D. E.** 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. Systematic Zoology **24**: 431-464.
- Ross, H.** 1972. An uncertainty principle in ecological evolution, pp. 133-157. In, **R. T. Allen & F. C. James** (Eds.), A Symposium on Ecosystematics. University of Arkansas Museum, Fayetteville, Arkansas.
- Ruiz-Carranza, P. M., M. C. Ardila-Robayo & J. D. Lynch.** 1996. Lista actualizada de la fauna de Amphibia de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales **20** (77): 365-415.
- Simpson, B. B.** 1979. Quaternary biogeography of high montane regions of South America, pp. 157-188. In, **W. E. Duellman** (Ed.), The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal. Museum of Natural History, the University of Kansas, Monograph (7).
- Udvardy, M. D. F.** 1969. Dynamic Zoogeography. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Van der Hammen, T.** 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Journal of Biogeography **1**: 3-26.
- Van der Hammen, T. & A. M. Cleef.** 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation, pp. 153-201. In, **F. Vuilleumier & M. Monasterio** (Eds.), High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, Oxford.
- Wiley, E. O.** 1981. Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. Wiley, New York.
- Wiley, E. O. & D. R. Brooks.** 1982. Victims of history – a nonequilibrium approach to evolution. Systematic Zoology **31**: 1-24.
- Wiley, E. O. & R. L. Mayden.** 1985. Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American fish fauna. Annals of the Missouri Botanical Garden **72**: 596-635.
- Zweifel, R. G.** 1968. Reproductive biology of anurans of the arid southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. Bulletin of the American Museum of Natural History **140**: 1-64.