

Herpetología *de Chile*

Editada por
Marcela A. Vidal Maldonado
y Antonieta Labra Lillo

Herpetología *de Chile*

Editada por

**MARCELA A.
VIDAL MALDONADO**



Inició sus estudios en la Universidad de Concepción donde obtuvo la Licenciatura en Educación y el título de Profesor de Biología y Química. En la misma universidad obtuvo el grado de Magíster en Zoología, donde comenzó sus estudios en reptiles. Posteriormente, obtuvo el grado de Doctor en Ecología y Biología Evolutiva en la Universidad de Chile.

Actualmente, su investigación se centra en aspectos evolutivos de herpetozoos en Chile, la que es desarrollada fundamentalmente en la Universidad de Concepción, y además asociada al Instituto de Ecología y Biodiversidad albergado en la Universidad de Chile.

**ANTONIETA
LABRA LILLO**



Inició su carrera estudiando Pedagogía en Química y Ciencias Naturales en la Pontificia Universidad Católica de Chile, decidiendo tempranamente dedicarse a la Biología. Luego de obtener la Licenciatura en Ciencias Biológicas, continuó sus estudios de postgrado en la Universidad de Chile, obteniendo los grados de Magíster en Zoología y de Doctor en Biología. Su investigación incluye aspectos ecológicos y evolutivos de la fisiología y conducta de reptiles. Actualmente, parte de su investigación la desarrolla en la Universidad de Oslo, Noruega.

Editada por
Marcela A. Vidal Maldonado
Antonieta Labra Lillo

Herpetología *de Chile*



2008

Herpetología de Chile

©2008 Marcela A. Vidal Maldonado y Antonieta Labra Lillo, editoras.

Primera Edición en lengua española 2008.

Santiago de Chile.

ISBN: 978-956-319-420-3

Edición de 1.100 ejemplares, con el auspicio de
Minera Escondida, Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB),
Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile
y Universidad de Concepción.
Impreso en Chile por GráficAndes.

Reservado todos los derechos.

Se prohíbe la reproducción de cualquier parte del libro,
así como la inclusión en sistemas de almacenamiento de datos
y su transmisión por cualquier medio, sea electrónico,
mecánico, fotográfico, de grabación o de otro tipo,
sin la previa autorización del autor.

Science Verlag® Chile

Proyectó la edición: Félix Maldonado de la Fuente.

Editada por
Marcela A. Vidal Maldonado
Antonieta Labra Lillo

Herpetología *de Chile*

Con el auspicio de:



MINERA ESCONDIDA

Operada por BHP Billiton



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias



Universidad de Concepción



Instituto de Ecología
y Biodiversidad
Universidad de Chile

Prólogo

La herpetología, el estudio de los anfibios y reptiles, surge en 1693 cuando el inglés John Ray agrupa a estos taxa porque comparten la característica de poseer un corazón uni-ventricular. Aunque hoy tenemos la certeza de que se trata de dos grupos diferentes, el concepto de “criaturas abominables” formulado por Carlos Linneo en 1735, llevó a una escasez de estudios y a una inercia histórica que los mantiene unidos bajo el mismo concepto hasta el día de hoy. Sin embargo, la condición única de ectotermos, que los diferencia de los demás vertebrados terrestres, nos brinda una base biológica para agrupar y estudiar en conjunto a anfibios y reptiles. En este sentido, la ectotermia *sensu lato* sería la clave para comprender cómo y por qué la ecología, conducta, morfología y fisiología de estos grupos son estudiadas en forma conjunta por esta disciplina.

En Chile, el inicio de los estudios herpetológicos comenzaron con el francés L. Feuillee (1714) quien describió la existencia de salamandras en Chile al observar un ejemplar de *Caudiverbera caudiverbera* en estado larval. Con posterioridad a éste, es innegable la valiosa contribución que muchos otros herpetólogos nacionales y extranjeros hicieron a su desarrollo, lo cual ha permitido que ésta se perfilase como una disciplina en expansión en Chile. Queremos destacar particularmente los esfuerzos realizados por dos grandes herpetólogos, a quienes dedicamos este libro. José Miguel Cei (1918-2005) sintetizó mucha información acerca de los anfibios de Chile en su libro “Batracios de Chile” (1962), el cual dio a los herpetólogos contemporáneos un punto de partida para sus estudios en anfibios. Cei no sólo organizó a las especies descritas hasta esa fecha para Chile, sino que además enriqueció el conocimiento respecto a la biología de dichas especies. De igual forma, Roberto Donoso-Barros (1922-1975) dejó como su más grande legado el libro “Reptiles de Chile” (1966). En esta obra, Donoso-Barros condensó la mayor parte de la información disponible a esa fecha, con una notable contribución desde sus propias investigaciones. Ambas obras se han transformado en los pilares de la investigación herpetológica en Chile, sobre los cuales se han apoyado los nuevos estudios en los últimos 40 años. El lector de este libro se dará cuenta entonces, que los trabajos de Cei y Donoso-Barros son citados reiteradamente. El impacto que estas obras han tenido en la investigación herpetológica de Chile, se puede apreciar por el constante aumento de trabajos publicados en las últimas décadas (www.bio.puc.cl/auco/artic07/herpeto1.htm).

Existen muchos otros científicos que han realizado valiosos aportes al conocimiento de la herpetología en Chile. Sin embargo, queremos hacer un particular reconocimiento a una mujer, María Codoceo (1909-1998), a quien también dedicamos esta obra. María fue coetánea de Cei y Donoso-Barros, y participó activamente en el descubrimiento y generación de conocimiento de la herpetofauna de Chile. Con más de una decena de artículos, algunos de ellos en colaboración con cada uno de estos dos próceres, María fue capaz de participar dentro de un sistema predominantemente dirigido por hombres. Donoso-Barros (1966)

indica de María Codoceo: "...valerosamente ha explorado alejadas regiones del territorio del país, colectando material, guiada exclusivamente por su entusiasmo herpetológico". Recientemente, la contribución que hizo Codoceo se ha visto reconocida a través de la dedicación de la subespecie *Liolaemus pictus codoceae* (Pincheira-Donoso & Núñez 2005). Nuestro reconocimiento a ella y a todas aquellas mujeres que directa o indirectamente, han enriquecido la herpetología en Chile y el mundo.

"Herpetología de Chile" ha sido dividida en tres partes. La primera de ellas, *Aspectos generales de la herpetología en Chile* entrega una visión general de qué es y cómo surge la herpetología en el país. Así, el Capítulo 1 ("Desarrollo de la herpetología en Chile") describe detalladamente cuáles han sido las etapas fundamentales en el crecimiento y consolidación de esta disciplina. El Capítulo 2 ("Anfibios y reptiles en el imaginario cultural de Chile") explica, desde una visión etnozoológica la relación que ha existido entre distintos pueblos precolombinos de Latinoamérica y la herpetofauna, con énfasis en las culturas existentes en Chile. Esta perspectiva histórico-cultural, nos acerca hacia diversos mitos y leyendas populares como el culebrón o el origen del archipiélago chilote a través de una gran batalla entre Kai-Kai y Treng-Treng. El Capítulo 3 ("Generalidades sobre anfibios y reptiles") cierra la primera parte, resumiendo los aspectos básicos de estos taxa, con el fin de que cualquier lector, incluidos aquellos que comienzan a interesarse por la herpetología, adquieran las nociones elementales de que trata esta disciplina, y puedan comprender, de manera fluida, los subsecuentes capítulos.

La segunda parte, *Herpetozoos: desde la diversidad a la conservación*, nos muestra a través de sus siete capítulos, la biodiversidad de los herpetozoos, cómo se relacionan los distintos taxa, su distribución y las estrategias de conservación. Esta sección se inicia con la lista actualizada de las especies de herpetozoos que existen en Chile (Capítulo 4: "Clasificación y diversidad de anfibios y reptiles"). Los Capítulos 5 y 6 ("Hipótesis filogenéticas en anfibios" y "reptiles", respectivamente) nos muestran los trabajos que



María Codoceo (1909-1998), quien recorrió entusiastamente el territorio de Chile con el único afán de conocer la diversidad de reptiles.

han estudiado las relaciones de parentesco dentro de cada uno de estos grupos. El Capítulo 7 (“Evolución cromosómica de reptiles”) nos entrega un análisis de los cambios cromosómicos que promueven la especiación en reptiles, enfatizando cómo las barreras biogeográficas resultarían en la diferenciación de distintas especies. El libro continúa con el detalle de la distribución de los herpetozoos en Chile (Capítulo 8: “Biogeografía de anfibios y reptiles”), discutiéndose además los factores que explican la diversidad y endemismos de especies en el contexto de Sudamérica. Una vez entendido el “cuánto”, “cómo”, “por qué” y “dónde” de los herpetozoos en Chile, el Capítulo 9 (“Conservación de anfibios y reptiles”), sintetiza los estudios que se han centrado en determinar el estado de conservación para las distintas especies. Esta segunda parte termina con el Capítulo 10 (“Diversidad y biología de las tortugas marinas”) que entrega toda la información disponible respecto a la presencia de estos buscadores en las costas de Chile, con breves descripciones de sus hábitos y evolución. El mensaje general de esta segunda parte se puede resumir en que no solamente se requiere aumentar el conocimiento sobre ésta, la particular herpetofauna de Chile, sino que es necesario definir mecanismos explícitos de cómo debe ser preservada.

En la tercera parte y final de este libro, *Interacciones ecológicas y adaptaciones al medio*, se discuten diversos aspectos de las interacciones entre herpetozoos y su medio biótico, y se resumen las adaptaciones fisiológicas de los taxa a las distintas condiciones abióticas. Esta sección se inicia con el compendiado trabajo acerca de los distintos parásitos descritos para la herpetofauna de Chile (Capítulo 11, “Parásitos de anfibios y reptiles”). El Capítulo 12 (“Desarrollo larvario y estrategias reproductivas en anfibios”), describe los aspectos reproductivos de los anuros, analizando la manera en que las especies resuelven el problema de reproducirse en los diversos ambientes que impone la “loca” geografía (*sensu* Benjamín Subercasaux) de Chile. En los Capítulos 13 y 14 (“Desarrollo embrionario” y “Estrategias reproductivas de reptiles”, respectivamente), se entregan las características de la reproducción de reptiles estudiados en Chile hasta la fecha, temas abordados en el ámbito de la embriología y la ecología evolutiva, respectivamente.

El libro luego se introduce en aspectos energéticos de los anuros (Capítulo 15: “Ecología nutricional y flexibilidad digestiva en anfibios”), describiéndose los escasos trabajos realizados a la fecha en especies que habitan Chile, y se proponen nuevos modelos evolutivos para explicar aspectos de la ecología nutricional. Este Capítulo es complementado con la síntesis de la extensa literatura de la dieta de herpetozoos (Capítulo 16: “Dieta de anfibios y reptiles”). Luego el Capítulo 17 (“Ecofisiología de anfibios y reptiles”) entrega una importante contribución sobre los distintos aspectos de las adaptaciones fisiológicas (e.g., metabolismo, termorregulación y hematología) de herpetozoos residentes en Chile. Este Capítulo cierra con un enlace entre la ecofisiología y la conducta en anuros, para seguir con el Capítulo 18 (“Comunicación acústica anfibios”), en que se realiza un exhaustivo análisis de las vocalizaciones emitidas por los anfibios en diferentes contextos conductuales. Finalmente, el Capítulo 19 (“Sistemas de comunicación en reptiles”) cierra esta sección, y describe los distintos estudios en los tres sistemas sensoriales más frecuentemente utilizados por este grupo.

A lo largo de estos 19 capítulos, se ha intentado actualizar el conocimiento generado dentro de la Herpetología en Chile. Sin embargo, y a diferencia de los libros escritos por Cei y Donoso-Barros, el presente libro se nutre de diversas disciplinas que se desarrollan con éxito hoy en día como la sistemática, biología molecular, ecología, y biología del comportamiento, entre otras. Particularmente, la gran mayoría de los capítulos incorporan un enfoque netamente evolutivo. Este enfoque refleja las tendencias científicas actuales, dado que estamos en un período en que la evolución de los organismos se ha transformado en la base para entender, no sólo la diversidad de especies, sino que también, una multiplicidad de aspectos biológicos como por ejemplo, los tamaños corporales de los organismos, las señales que éstos usan para interactuar con otros, hasta las determinantes de las distribuciones de cada taxón. Una segunda gran particularidad de este libro es un enfoque en las temáticas de estudio, más que en las especies *per se*. Sin embargo, con el fin de facilitar el reconocimiento de las distintas especies, en este libro se ha intentado reunir la mayor cantidad de fotografías de la fauna local.

La mayoría de las imágenes insertas en cada capítulo, corresponden a la generosa donación de distintos fotógrafos, quienes han enriquecido este libro al retratar la fauna herpetológica a través de los lentes de sus cámaras. Un agradecimiento a todos los que le han dado a este libro un tono especial: Mariana Acuña Retamar, Juan Luis Celis, Andrés Charrier, Pablo Espejo, Alejandro Fallabrino, Thomas Fusch, Daniel González-Acuña, Christoph Heibl, Nicolás Lagos Silva, Dominique Marion, Felipe Rabanal, Dominique Séna y Maritza Sepúlveda. Además, queremos mencionar a aquellas personas que fueron en su mayoría contactados por los autores de capítulos, con el fin de contar con ciertas fotografías específicas. Es así que también agradecemos a Claudio Correa, Helen Díaz-Páez, Carlos A Escobar, Luís Ebersperger, Luís Flores, Carlos Garin, Jonathan Guzmán, Andrés Hinojosa, Myriam Iturra, Yamil Hussein, Gabriel Lobos, Rafael Márquez, Herman Núñez, Mario Penna, Michel Sallaberry, Rigoberto Solís y Eduardo Soto-Marambio. Incluimos además nuestros agradecimientos a Reginio Muñoz quien desarrolló las ilustraciones de Kai-Kai y Treng-Treng y el basilisco.

La concreción de este libro, además se debe al increíble apoyo y entusiasmo de diversos colegas y amigos que de una u otra manera nos incentivaron, tanto por su participación como autores de capítulos, como a través del aporte de información valiosa o contribuyendo en la revisión crítica en alguna sección del libro. Entre estos últimos, nuestros especiales agradecimientos a: Juan Carlos Acosta (Argentina), Andrés Angulo (Chile), Marcela Astorga (Chile), Luciano Ávila (Argentina), Nestor Basso (Argentina), Claudio C. Correa (Chile), Arturo Cortés (Chile), Juan Manuel Díaz-Gómez (Argentina), Patricia Iturra (Chile), Jack Frazier (USA), Mario George-Nascimento (Chile), Monique Halloy (Argentina), Nora Ibarguengoytía (Argentina), Esteban Lavilla (Argentina), Fernando Lobo (Argentina), Mariana Morando (Argentina), Jorge Mella (Chile), José Navarro (Chile), Carlos Navas (Brasil), Herman Núñez (Chile), Juan Carlos Ortiz (Chile), Jaime Pefaur (Venezuela), Felipe Rabanal (Chile), María de los Ángeles Rondon (Venezuela), Maritza Sepúlveda (Chile), Rigoberto Solís

(Chile), Charif Tala (Chile), Manuel Tamayo (Chile), Fernando Torres-Pérez (Chile), Carmen Úbeda (Argentina), Marijke Van Meurs (Chile) y José Héctor Villavicencio (Argentina).

Podrá parecer peculiar que dentro de los antes nombrados contemos con varios revisores extranjeros, especialmente de Argentina, pero las razones de este hecho son simples. Chile y Argentina comparten una parte importante de la herpetofauna, y los avances en los estudios a un lado de la cordillera de los Andes permiten el avance de los estudios al otro lado de la misma. Por lo tanto, para muchos aspectos tratados en este libro, nuestros colegas argentinos han sido valiosos e indispensables examinadores. En una categoría especial quisiéramos destacar el apoyo incondicional que nos brindaron un grupo muy particular de “no herpetólogos”, pero que han estado detrás de cada una de las largas y complejas etapas que ha tenido este libro; Camila Gálvez y Thomas Hansen.

La lista de nuestros reconocimientos se extiende además a quienes apoyaron este proyecto a través de su financiamiento. Por una parte, agradecemos a la minera “La Escondida” operada por BHP Billiton, por gestionar diversos aspectos de esta co-producción y por el interés en apoyar, desde una instancia privada, a la generación de conocimiento científico. Así mismo, agradecemos el apoyo brindado por el Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Centro de Excelencia, financiado por la Iniciativa Científica Milenio y ahora el Programa Financiamiento Basal de CONICYT, albergado en la Universidad de Chile, y dirigido por Mary Kalin Arroyo. Queremos destacar que fue al interior de este instituto donde se gestó la idea de realizar este libro, gracias a la constante preocupación del Instituto de difundir a todo nivel la ciencia en Chile. Nuestros agradecimientos también a Madeleine Lamborot y Juan Carlos Ortiz, quienes ayudaron generosamente a gestionar financiamiento con la Universidad de Chile y la Universidad de Concepción, respectivamente. Finalmente, al Decano de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, Raúl Morales, quien se sumó a esta iniciativa en apoyo a ex-estudiantes de dicha Facultad.

Cerrando ya este prefacio, quisiéramos señalar que lamentamos la ausencia de importantes científicos que han contribuido notablemente al conocimiento que hoy se resume en este texto pero que, por diversas razones, no han podido participar. Por otra parte, esperamos que este libro sea una contribución para sentar las bases de nuevas líneas de investigación dentro de la herpetología, y que permita a las nuevas generaciones comenzar sus estudios herpetológicos desde la mirada de los investigadores actuales. Solo nos resta darles la más cordial bienvenida al fascinante mundo de las “criaturas abominables” (*sensu* Linneo) que habitan en Chile y otras partes de cono sur de Sudamérica. Esperamos que, al terminar de leerlo, concuerden con nosotras en que, después de todo, ¡no son tan abominables!

Marcela A. Vidal y Antonieta Labra Lillo
Octubre de 2008

Autores

Francisco Bozinovic

Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad y Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago 6513677, Chile. Correo electrónico: fbozinovic@bio.puc.cl

Claudio Correa

Laboratorio de Genómica Evolutiva, INTA, Universidad de Chile. Casilla 138-11, Santiago, Chile. Correo electrónico: ccorrea@uec.inta.uchile.cl

Helen Díaz-Páez

Departamento de Ciencias Básicas, Campus Los Angeles, Universidad de Concepción. Casilla 341, Los Ángeles, Chile. Correo electrónico: hediaz@udec.cl

Carlos F. Garín

Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad. Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago 6513677, Chile. Correo electrónico: cgarin@bio.puc.cl

Daniel González-Acuña

Departamento de Ciencias Pecuarias, Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad de Concepción, Chillán, Chile. Correo electrónico: danigonz@udec.cl

Nora R. Ibargüengoytía

Departamento de Zoología, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Unidad Postal Universidad del Comahue, 8400 Bariloche, Argentina e Instituto Nacional de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA) Consejo Nacional de Investigación y Técnica (CONICET). Correo electrónico: norai@bariloche.com.ar

Myriam Iturra-Cid

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile. Correo electrónico: myiturra@udec.cl

Antonieta Labra

Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Department of Biology, University of Oslo, P.O. Box 1066 Blindern, N-0316 Oslo, Norway. Correo electrónico: antonieta.labra@bio.uio.no

Madeleine Lamborot

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile. Correo electrónico: mlamboro@uchile.cl

David Lemus

Programa de Anatomía y Biología del Desarrollo. Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile. Casilla 70005, Santiago, Chile. Correo electrónico: dlemus@med.uchile.cl

Gabriel A. Lobos

Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. Correo electrónico: galobos@yahoo.com

Marco A. Méndez

Laboratorio de Genómica Evolutiva, INTA, Universidad de Chile. Casilla 138-11, Santiago, Chile. Correo electrónico: mmendez@inta.cl

C. Rodrigo Mera

Sociedad Chilena de Arqueología. O'Higgins 395, Gorbea, Región de la Araucanía, Chile. Correo electrónico: meragol@entelchile.net

Rodrigo A. Moreno

Departamento de Ciencias Ecológicas e Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile. Correo electrónico: ramoreno@gmail.com

Daniel E. Naya

Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad y Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago 6513677, Chile. Correo electrónico: dnaya@bio.puc.cl

Herman Núñez

Sección Zoología, Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile. Correo electrónico: hnunez@mnhn.cl

José J. Núñez

Instituto de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. Casilla 567, Valdivia, Chile. Correo electrónico: jjnunez@uach.cl

Juan Carlos Ortiz

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Casilla 160-C. Concepción, Chile.
Correo electrónico: jortiz@udec.cl

Mario Penna

Programa de Fisiología y Biofísica, Facultad de Medicina, Universidad de Chile,
Casilla 70005, Santiago, Chile. Correo electrónico: mpenna@uchile.cl

Pablo Sabat

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
Casilla 653, Santiago, Chile. Correo electrónico: psabat@uchile.cl

Michel Sallaberry

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
Casilla 653, Santiago, Chile. Correo electrónico: msallabe@uchile.cl

Rigoberto Solís

Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Facultad de Ciencias Veterinarias,
Universidad de Chile, Casilla 2, Correo 15, Santiago, Chile.
Correo electrónico: rsolis@uchile.cl

Eduardo R. Soto

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
Casilla 653, Santiago, Chile. Correo electrónico: edosoto@gmail.com

Fernando Torres-Pérez

Department of Biology and Pathology, University of New Mexico, MSC03-2020, Albuquerque,
New Mexico 87131, USA y Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad,
Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.
Correo electrónico: ftorresp@gmail.com

Marcela A. Vidal

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile.

Instituto de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
Casilla 653, Santiago, Chile. Correo electrónico: marcela.vidal@gmail.com

Contenido



Primera parte Aspectos generales de la herpetología en Chile

1. Desarrollo de la herpetología en Chile **3**

Reseña general	5
Primera etapa: Los inicios de la herpetología en Chile	6
Segunda etapa: Naturalistas viajeros de la primera mitad del siglo XIX	7
Tercera etapa: Expediciones de la segunda mitad del siglo XIX y R A Philippi	10
Cuarta etapa: Declinación del Museo Nacional de Historia Natural y apogeo de L Müller y W Hellmich, durante la primera mitad del siglo XX	15
Quinta etapa: Instituto de Investigaciones Zoológicas Chilenas, José Miguel Cei y Roberto Donoso-Barros	16
Sexta etapa: Contemporánea, desde finales del siglo XX hasta el inicio del siglo XXI	19
Comentarios finales	20
Agradecimientos	21
Literatura citada	21

2. Anfibios y reptiles en el imaginario cultural de Chile **31**

Culturas pre-hispánicas y su relación con la herpetofauna	33
Anfibios en las culturas pre-hispánicas	35
Reptiles en las culturas pre-hispánicas	41
Anfibios y reptiles en la actualidad	45
Agradecimientos	48
Literatura citada	48

3. Generalidades sobre anfibios y reptiles **51**

Aspectos generales de la herpetología	53
Termorregulación	54
Anfibios	55
Origen y diversidad	55
Estrategias reproductivas	55
La piel	57
Conducta	59
Descripción de especies	59
Algunas particularidades de los anfibios	60
Reptiles	61
Origen y diversidad	61
Estrategias reproductivas	63
La piel	65
Conducta	67
Descripción de especies	71
Conclusiones finales	71
Agradecimientos	72
Literatura citada	72

Segunda Parte

Herpetozoos: desde la diversidad a la conservación

4. Clasificación de anfibios y reptiles **79**

Clasificaciones en estado de cambio	81
Anfibios	81
Clasificación tradicional de los anfibios de Chile	83
Implicancias de la sistemática molecular en la clasificación de los anfibios de Chile	86

Familia Bufonidae	89
Familia Leptodactylidae	90
Familia Rhinodermatidae	90
Reptiles	90
Clasificación de los reptiles de Chile	92
Implicancias de la sistemática molecular en la clasificación de los reptiles de Chile	96
Serpentes	96
Sauria	98
Infraorden Scincomorpha	98
Infraorden Iguania	98
Conclusiones finales	100
Agradecimientos	101
Literatura citada	101

5. Hipótesis filogenéticas de anfibios **107**

La importancia de la sistemática molecular	109
Breve reseña de la sistemática de los anuros	112
Revisiones sistemáticas	114
Bufonidae	114
Leptodactylidae	117
Telmatobiinae y Leptodactylinae	121
Recuadro 5.1: Sistemática de Calyptocephalellidae: el legado gondwánico	122
Recuadro 5.2: Diversidad y sistemática: la posición de <i>Insuetophrynus</i>	126
Rhinodermatidae	127
El futuro de la sistemática de los anfibios de Chile	129
Agradecimientos	130
Literatura citada	131

6. Hipótesis filogenéticas de reptiles 137

Generalidades en filogenia de reptiles	139
Propuestas filogenéticas en el género <i>Liolaemus</i> Wiegmann 1834	141
<i>Liolaemus</i> y el método filogenético comparado	147
Propuestas filogenéticas en el género <i>Microlophus</i> Duméril & Bibron 1837	148
Reconstrucciones filogenéticas en otros reptiles de Chile	150
Filogenias y descripción de nuevas especies	152
Conclusiones	154
Agradecimientos	154
Literatura citada	155

7. Evolución cromosómica de reptiles 161

Las bases del estudio cromosómico	163
Los cromosomas de reptiles	170
Iguania	172
a. Especies con cariotipos conservativos	174
b. Especies con cariotipos que incrementan el número cromosómico	174
El complejo <i>Liolaemus monticola</i> , un ejemplo de evolución cromosómica	175
Importancia evolutiva de los rearrreglos robertsonianos	
Aspectos meióticos en <i>L. monticola</i>	178
Tipos de cambios cromosómicos	
a. Fisiones céntricas y adaptación	179
b. Triploidía y mosaicismo	180
Gekkota	184
Scincomorpha	185
Serpentes	185
Conclusiones finales	185
Agradecimientos	187
Literatura citada	187

8. Biogeografía de anfibios y reptiles **195**

Conceptos generales de la biogeografía	197
Composición de la herpetofauna	199
Riqueza de especies y gradiente latitudinal	201
Endemismo	205
<i>Hot-Spot</i> de endemismo	209
Áreas biogeográficas para la herpetofauna	210
Factores que han influenciado la distribución de la herpetofauna	217
Comentarios finales y proyecciones	220
Agradecimientos	221
Literatura citada	221
Apéndice 8.1	228

9. Estado de conservación de anfibios y reptiles **233**

Conservación de herpetozoos en Chile	235
Composición y distribución geográfica de la herpetofauna de Chile	238
Anfibios	238
Reptiles	240
Endemismos	242
Anfibios	242
Reptiles	244
Estado de conservación de las especies	245
Anfibios	245
Reptiles	251
Conclusiones	254
Agradecimientos	255
Literatura citada	256
Apéndice 9.1	262
Apéndice 9.2	264

10. Diversidad y biología de tortugas marinas 269

Origen de las tortugas marinas actuales	271
Ciclo de vida	273
Adaptaciones al medio marino	274
Descripción de las especies	275
Clave para las especies de tortugas marinas posibles de encontrar en Chile	275
Familia Dermochelidae	276
<i>Dermochelys coriacea</i> (Vandelli 1761) “Tortuga laúd”	276
Familia Cheloniidae	278
<i>Caretta caretta</i> (Linnaeus 1758) “Tortuga cabezona” o “Tortuga boba”	279
<i>Chelonia mydas</i> (Linnaeus 1758) “Tortuga verde” o “Tortuga negra”	280
<i>Lepidochelys olivacea</i> (Eschscholtz 1829) “Tortuga olivácea” o “Tortuga golfina”	284
Tendencias poblacionales, amenazas y estados de conservación	287
<i>Dermochelys coriacea</i>	287
<i>Caretta caretta</i>	288
<i>Chelonia mydas</i>	290
<i>Lepidochelys olivacea</i>	291
Comentarios finales	292
Agradecimientos	293
Literatura citada	293

Tercera Parte Interacciones ecológicas y adaptaciones al medio

11. Parásitos de anfibios y reptiles 303

Generalidades sobre las interacciones parasitarias	305
Composición taxonómica	306
Diversidad de parásitos de anfibios	307

Diversidad de parásitos de reptiles	308
Historia natural	318
Ciclos de vida	318
Especificidad de hospedero	321
Ecología	324
Comentarios finales	327
Agradecimientos	327
Literatura citada	327

12. Desarrollo larvario y estrategias reproductivas en anfibios **333**

Generalidades sobre la reproducción y desarrollo larvario en los anfibios	335
Modalidades reproductivas en especies que habitan en Chile	337
Variaciones en las estrategias reproductivas	337
Oviposición	337
Ciclos reproductivos	340
Cuidado parental	342
Desarrollo larvario	344
Variación intraespecífica en atributos reproductivos y de historia de vida	346
Comentarios finales	351
Agradecimientos	352
Literatura citada	352

13. Desarrollo embrionario en reptiles **359**

Embriología	361
Embriología comparada: ovíparo <i>versus</i> vivíparo	363
Ensayos farmacológicos	369
Efectos sobre fibra muscular lisa	369

Efectos sobre fibra muscular uterina	371
Efectos sobre esófago e intestino	373
Efecto de la temperatura	373
Embriología experimental en gérmenes dentarios	375
Agradecimientos	378
Literatura citada	379
Apéndice 13.1: Tabla de desarrollo de <i>Liolaemus gravenhorti</i>	384
Apéndice 13.2: Tabla de desarrollo de <i>Liolaemus tenuis</i>	387

14. Estrategias reproductivas en reptiles 391

Aspectos generales de la reproducción en Squamata	393
Herramientas para el estudio de la reproducción	399
Ciclos reproductivos de Squamata residentes de Chile y regiones cisandinas	402
Partenogénesis en <i>Liolaemus</i>	414
Patrones reproductivos	414
Comentarios finales	418
Agradecimientos	419
Literatura citada	419

15. Ecología nutricional y flexibilidad digestiva en anfibios 427

Los procesos digestivos en ecología	429
Flexibilidad digestiva	431
Recuadro 15.1: Plasticidad y flexibilidad fenotípica	434
Evidencia existente para los anfibios	435
Cambios estacionales en los atributos del tracto digestivo	435
La hipótesis de rigidez digestiva en individuos adultos	437
Frecuencia de alimentación y regulación digestiva	438
El sapo andino. Un caso de estudio	439

¿Rigidez o flexibilidad digestiva?	439
Recuadro 15.2: Integración fenotípica	442
Variación interpoblacional en los atributos digestivos	444
¿Flexibilidad fenotípica o adaptaciones locales?	444
Conclusiones	445
Direcciones a futuro	445
Agradecimientos	446
Literatura citada	447

16. Dieta de anfibios y reptiles **453**

Reptiles	455
Tácticas de forrajeo	456
Tipos de dietas: carnivoría, insectivoría, omnivoría y herbivoría	460
Variaciones en los tipos de dietas	467
Variaciones poblacionales	467
Variaciones estacionales	468
Variaciones ontogenéticas: ¿Insectívoros, omnívoros o herbívoros?	469
Morfología asociada a la dieta	470
Anfibios	473
Omnivoría	475
Comentarios finales	476
Agradecimientos	476
Literatura citada	476

17. Ecofisiología de anfibios y reptiles **483**

Ecofisiología de reptiles	485
Termorregulación	485
Termorregulación conductual: Patrones de actividad, uso de sustrato y cambios posturales	496
Termorregulación fisiológica	498

Otros mecanismos termorregulatorios: Color y tamaño del cuerpo	500
Metabolismo	501
Hematología	502
Ecofisiología de anfibios	503
Termorregulación	503
Temperatura y efecto sobre el canto	505
Metabolismo y hematología	507
Conclusiones generales	508
Agradecimientos	508
Literatura citada	508

18. Comunicación acústica en anfibios **517**

Generalidades sobre vocalizaciones	519
Señales acústicas y conducta social	521
Interacciones acústicas	521
Distribución espacial	525
Costo energético del canto	527
Otras modalidades sensoriales de comunicación	527
Influencias ambientales	528
Procesamiento auditivo de señales acústicas	533
Conclusiones y proyecciones	539
Agradecimientos	539
Literatura citada	539

19. Sistemas de comunicación en reptiles **547**

Aspectos generales de la comunicación biológica	549
Comunicación en reptiles	550
Canal químico	550
Canal visual	553

Canal acústico	553
Comunicación intraespecífica en reptiles presentes en Chile	554
Canal químico	554
Canal visual	561
Canal acústico	563
Comunicación interespecífica en reptiles presentes en Chile	563
Canal químico	563
Canal visual	567
Canal acústico	568
Consecuencias de la comunicación y despliegues en <i>Liolaemus</i>	569
Agradecimientos	570
Literatura citada	571
Índice de materias	579

Herpetología *de Chile*



Primera Parte

Aspectos generales de la herpetología en Chile



- | | | |
|----|--|----|
| 1. | Desarrollo de la herpetología en Chile | 3 |
| 2. | Anfibios y reptiles en el imaginario cultural de Chile | 31 |
| 3. | Generalidades sobre anfibios y reptiles | 51 |



Desarrollo de la herpetología en Chile



Callisaurus maculatus, foto Mariana Acuña Retamar.

Juan Carlos Ortiz

Se efectúa una descripción histórica del desarrollo de la herpetología en Chile, indicándose los aportes de los diferentes investigadores chilenos y extranjeros que han estudiado los anfibios y reptiles que se distribuyen en Chile. Se reconoce una etapa prelineana dada por los cronistas, seguido por un inicio del conocimiento de los primeros herpetozoos dado por JI Molina. Luego se analiza la importancia de los naturalistas viajeros de la primera mitad del siglo XIX, destacándose posteriormente los aportes de los naturalistas viajeros de la segunda mitad del siglo XIX, así como los aportes herpetológicos que comienzan a desarrollarse en Chile con los trabajos de RA Philippi en el Museo Nacional de Historia Natural. La primera mitad del siglo XX se caracteriza por una casi ausencia de trabajos en el país pero afortunadamente la investigación herpetológica continúa especialmente con los aportes de los herpetólogos alemanes L Müller y W Hellmich. Más tarde, las monografías de JM Cei, “Batracios de Chile”, y de R Donoso-Barros, “Reptiles de Chile”, dan el impulso definitivo a la investigación herpetológica en Chile, la cual en la actualidad se desarrolla fundamentalmente en distintas universidades (e.g., Universidad Austral de Chile, Universidad de Chile Universidad de Concepción), y en el Museo Nacional de Historia Natural.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Reseña general	5
Primera etapa: Los inicios de la herpetología en Chile	6
Segunda etapa: Naturalistas viajeros de la primera mitad del siglo XIX	7
Tercera etapa: Expediciones de la segunda mitad del siglo XIX y R A Philippi	10
Cuarta etapa: Declinación del Museo Nacional de Historia Natural y apogeo de L Müller y W Hellmich, durante la primera mitad del siglo XX	15
Quinta etapa: Instituto de Investigaciones Zoológicas Chilenas, José Miguel Cei y Roberto Donoso-Barros	16
Sexta etapa: Contemporánea, desde finales del siglo XX hasta el inicio del siglo XXI	19
Comentarios finales	20
Agradecimientos	21
Literatura citada	21



JUAN CARLOS ORTIZ

Departamento de Zoología,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Reseña general

El conocimiento de los anfibios y reptiles, así como el de cualquier otro grupo de animales en América, se remonta a la época precolombina. De hecho, por ejemplo, los mapuches denominaban en su lengua vernacular a las culebras como *vilú*, y al lugar donde estas eran abundantes *movilú*, y según Donoso-Barros (1966) a las lagartijas, por consiguiente, se les denominaba *vilcún* (ver Capítulo 2). Sin embargo, más allá del conocimiento que los aborígenes han tenido de la fauna nativa, el desarrollo histórico de la herpetología en Chile surge en forma lenta, en algunos casos, fuertemente asociado a factores azarosos, como se describe en este capítulo.

Los cronistas españoles en las descripciones que efectuaban sobre los diferentes animales que se encontraban en Chile, en general hacían referencias a aquellos que podían tener una importancia en la alimentación como peces, moluscos, crustáceos y macromamíferos (e.g., guanacos y huemules) o aquellas especies que eran más conspicuas por sus colores y cantos como las aves (Mariño de Lobera 1865, Ovalle 1646). De esta manera, poco y nada se encuentra en estos escritos sobre los anfibios y reptiles.

El primer registro sobre algún herpetozoo en Chile se remonta a 1714, en la época prelineana, cuando el abate francés L Feuillée señala la presencia de una salamandra, que él denominó “salamandre acquatique et noire” y que correspondía a una larva de la “rana chilena”, *Caudiverbera caudiverbera* (Donoso-Barros & Cárdenas 1962).

Es así que el desarrollo de la herpetología en Chile comienza con el trabajo del abate jesuita chileno Ignacio Molina en su obra “Saggio sulla storia naturale del Chile” (1782), el que se continuará con el aporte de los resultados obtenidos en Chile por los viajeros naturalistas de la primera mitad del siglo XIX. Esto se complementa con las expediciones de la segunda mitad del siglo XIX y el desarrollo del Museo Nacional de Historia Natural. A pesar del letargo de la herpetología en Chile durante la primera mitad del siglo XX, ésta se ve robustecida especialmente por los aportes de los investigadores alemanes, Lorenz Müller y Walter Hellmich. Sin embargo, la herpetología así como la zoología en general, tuvo un resurgimiento con la creación del Centro de Investigaciones Zoológicas a partir de los años 50' y con los aportes fundamentales de José Miguel Cei y Roberto Donoso-Barros con la publicación de sus obras “Batracios de Chile” (1962a) y “Reptiles de Chile” (1966), respectivamente. Finalmente, tenemos la época actual con los aportes de diversos grupos de herpetólogos, como puede ser evidenciado a través de este libro. Esto muestra definitivamente que la herpetología en Chile tiene una base sólida de desarrollo, ya que se ha logrado formar equipos de trabajos con nuevos investigadores que aseguran la continuidad de estos estudios. Claramente, la situación actual es parte de un proceso en desarrollo que ha involucrado a muchos investigadores, que en el tiempo han aportado su trabajo en pro del conocimiento de los herpetozoos presentes en Chile.

Primera etapa: Los inicios de la herpetología en Chile

Las primeras descripciones sobre especies de herpetozoos presentes en Chile se deben a Molina (1782) quién da a conocer la presencia de dos anfibios los cuales fueron descritos pobremente. Estas dos especies fueron nominadas como *Bufo thaul* (= *Pleurodema thaul*) y *Rana arunco* (= *Bufo arunco*), las cuales a pesar de su breve descripción son reconocidas en la actualidad como especies válidas (Ortiz & Lescure 1989). Así mismo, dio a conocer una especie de lagarto, *Lacerta palluma*, conocida con el nombre vernacular de “matuasto”, donde agrega a la descripción algunas características propias de otra especie (*Callopistes maculatus*). Esta situación trajo una controversia sobre a qué especie hacía referencia Molina con el nombre de *L. palluma*. Al respecto, Cei & Lescure (1985) planteaban que esta correspondía a la Iguana chilena (*Callopistes palluma*). Sin embargo, Etheridge & Savage (2003) finalmente proponen a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica que el nombre de “*palluma*” se mantuviera para el lagarto altoandino saxicola *Phymaturus palluma* (Molina 1782), lo cual es aceptado por la Comisión (ICZN 2005). En cuanto a las culebras que existían en Chile, Molina consideró que eran semejantes a las europeas y de allí que las llamó *Coluber esculapio*. Finalmente, señaló la presencia de tortugas de agua dulce lo cual no es efectivo ya que éstas no existen en Chile. Los errores o equivocaciones que haya cometido Molina son explicables debido a que en la época en la cual vivió, aceptó las narraciones que se contaban sobre la fauna chilena y además a la situación de haber sido expulsado del país sin sus notas y textos de trabajo. Sin embargo,



Juan Ignacio Molina (1740-1829).

se debe reconocer que Molina fue un pionero, no solo en la herpetología, sino en la taxonomía de la época, al ser uno de los primeros en utilizar la nomenclatura binaria implantada por Linneo (1758) y en desarrollar una obra general sobre los organismos presentes en Chile.

Segunda etapa: Naturalistas viajeros de la primera mitad del siglo XIX

Es a partir de las primeras expediciones europeas cuando comienzan a desarrollarse los estudios de la fauna de anfibios y reptiles de Chile. Una de las primeras expediciones que efectuó un real aporte fue la francesa “La Coquille” (Lesson 1830). En esta expedición se encontraban los naturalistas RP Lesson y P Garnot quienes a partir de su visita a Talcahuano y río Biobío, redescubren en 1830 los anfibios *Bufo arunco* y *Bufo thaul* (= *Pleurodema thaul*), además del lagarto *Calotes chiliensis* (= *Liolaemus chiliensis*) que será la especie tipo del género *Liolaemus* (Wiegmann 1834) y *Lophyrus araucanus* (= *Microlophus peruvianus*), que según Lesson había sido recolectado en las cercanías de Talcahuano y el nombre específico estaba dedicado a los indígenas de la región. Sin embargo, esta especie no se encuentra en el área indicada y tampoco “La Coquille” recaló en Antofagasta como lo hacía inferir equivocadamente Donoso-Barros (1966) (Ortiz 1980a).



René Lesson (1794-1849).



Arend Friedrich August Wiegmann (1802-1841).

Como resultado del viaje del naturalista alemán FJF Meyen, AFA Wiegmann (1835) describe dos culebras que se distribuyen en Chile: *Coronella chamissonis* (= *Philodryas chamissonis*), “culebra de cola larga” y *Tachymenis peruviana* (“culebra de cola corta del Perú”), además del gekkonido *Diplodactylus gerrhopygus* (= *Phyllodactylus gerrhopygus*), las lagartijas *Tropidurus nitidus* (= *Liolaemus nitidus*), *T. olivaceus* (= *L. chiliensis*), *T. nigromaculatus* (= *L. nigromaculatus*) y *T. oxycephalus* (= *L. nigromaculatus*) y tres anfibios del altiplano del Perú, que extienden su distribución hacia el sur en Chile, *Bufo spinulosus*, *Telmatobius peruvianus* y más un sinónimo de la primera.

Posteriormente, AMC Duméril y G Bibron en el Museo Nacional de Historia Natural de Paris, trabajaban en una monumental obra: “Erpétologie Générale” (Duméril & Bibron 1835, 1837, 1841, Duméril et al. 1854). Estos autores contaron con el material herpetológico recolectado en Chile por los naturalistas franceses, Claudio Gay, A Gaudichaud y A D’Orbigny entre 1830 y 1840. A partir de esto describieron una serie de especies de reptiles entre los cuales están tres gekkos *Phyllodactylus gymnopygus* (= *P. gerrhopygus*), *Gymnodactylus gaudichaudi* y *G. dorbignyi* (= *Homonota gaudichaudi*) y cinco lagartijas del género *Liolaemus* que en sus descripciones fueron adscritas al género *Proctotretus*: *L. cyanogaster*, *L. fitzingerii*, *L. pictus*, *L. signifer*, *L. tenuis* y un teiido *Aporomera ornata* (= *Callopistes maculatus*). Además, describieron cinco especies de anfibios, de las cuales cuatro de ellas aún mantienen el estatus de especies reconocidas: *Cystignathus nodosus* (= *Alsodes nodosus*), *C. roseus* (= *Eupsophus roseus*), *Leiuperus marmorata* (= *Pleurodema marmorata*) y *Rhinoderma darwinii* (“ranita de Darwin”),



André Marie Constant Duméril (1774-1860).



Gabriel Bibron (1805-1848).

especie recolectada por Darwin en Chile y que fue dedicada a este científico. También, estos autores describieron *Cycloramphus marmorata* (= *Telmatobius marmorata*) especie que se distribuye en el altiplano chileno (Ortiz & Lescure 1989).

Más tarde, H Schlegel (1837) describió dos especies de culebras: *Coronella chilensis* (= *Tachymenis chilensis*) la “culebra de cola corta” y un sinónimo de la “culebra de cola larga” *Psammophis temmincki*. JLC Gravenhorst (1837) describe el teiido *Callopistes maculatus* (la iguana chilena) y el género *Phymaturus* para la especie *palluma* de Molina. Además, describió seis especies de *Liolaemus*, cinco de las cuales eran sinónimos de especies previamente descritas. Cabe destacar que Gravenhorst denominó con cuatro nombres específicos a un sólo taxón (*L. nitidus*), a partir de diferentes estados ontogenéticos. Esto se puede explicar porque los ejemplares estaban fijados, provenían de un país lejano y no contaban con anotaciones de su ecología o historia de vida, lo que no permitió tener una idea de las variantes morfológicas, ontogenéticas o del dimorfismo sexual que pudieran existir.

JJ von Tschudi (1838), al visitar el Museo Nacional de Historia Natural de Paris, mientras AMC Duméril y G Bibron redactaban su obra “Erpétologie Générale”, tuvo acceso a parte de dicho material y describe a *Bufo chilensis* (= *Bufo arunco*) y *Peltocephalus quoyii* (= *Caudiverbera caudiverbera*). Más tarde, en 1845 producto de su viaje al Perú, describe dos especies que se distribuyen igualmente en el norte de Chile: la culebra *Lygophis elegans* (= *Alsophis elegans*) y el lagarto costero *Steroilepis quadrivittatus* (= *Microlophus quadrivittatus*).



Johann Ludwig Carl Gravenhorst (1777-1857).



Alcide Dessalines d'Orbigny (1802-1857).

Como producto de la visita inglesa que realizó la HMS “Beagle”, Charles Darwin recolectó material herpetológico proveniente principalmente de la Isla de Chiloé, Archipiélago de los Chonos, Valdivia y Concepción, el cual es llevado al Museo Británico de Historia Natural. A partir de este material T Bell (1843) describió cinco nuevos géneros de las cuales solo tres son válidos actualmente (*Alsodes*, *Hylorina* y *Batrachyla*) y ocho especies, de las cuales cuatro son consideradas como buenas especies: *Alsodes monticola*, *Batrachyla leptopus*, *Hylorina sylvatica* y *Pleurodema bufonina*. Además, cuatro especies las lagartijas: *Proctotretus bibronii* (*Liolaemus bibronii*), y *P. kingii* (*L. kingii*), y dos nuevos géneros de lagartos *Centrura* (= *Phymatura*) y *Diplolaemus* con dos especies *D. bibronii* y *D. darwini*. Dos años más tarde, JE Gray (1845) publica su “Catalogue of the specimens of the lizards in the British Museum (Natural History)” donde describe seis especies, que se encuentran en Chile, de ellas tres sinónimas y tres que actualmente están adscritas al género *Liolaemus* (*Leiolaemus bellii*= *L. bellii*, *Leiolaemus maculatus*= *L. maculatus* y *Lerodeira gravenhorstii*= *L. gravenhorstii*).

El material recolectado por D’Orbigny en su “Voyage dans l’Amérique Meridional” (1847) y de Dumont d’Urville en su “Voyage au Pôle Sud et dans l’Océanie sur les corvettes l’Astrolabe et la Zélé” (1842-1853), permitió nominar tres nuevas especies, una de las cuales J Hombron y H Jacquinot (1847) describen a la lagartija más austral del mundo *Proctotretus magellanicus* (= *Liolaemus magellanicus*). Con posterioridad, A Guichenot (1848) en el capítulo sobre los anfibios en “Historia física y política de Chile de Claudio Gay”, no hace otra cosa que copiar prácticamente lo escrito por Duméril & Bibron (1841) sobre dicho material. Sin embargo, describe una nueva especie, *Bufo rubropunctatus*. Situación semejante sucede con el capítulo sobre los reptiles donde repite lo desarrollado por Duméril & Bibron (1835, 1837, 1841), agregando tres especies sinónimas. Es interesante destacar que Guichenot (1848) al igual que Duméril & Bibron (1841), incluyó los anfibios como una categoría mas de los reptiles, el orden III, Batracianos, siendo el orden I, Sorianos (lagartos) y el orden II Ofidianos (culebras). Hasta mediados del siglo XIX la fauna de anfibios en Chile ya contaba con a lo menos 22 especies descritas, de las cuales 13 son reconocidas como válidas y nueve como sinónimas. Para los reptiles tenemos que la situación era de 43 especies descritas de las cuales 22 son reconocidas actualmente y 21 son sinónimas.

Tercera etapa: Expediciones de la segunda mitad del siglo XIX y A Philippi

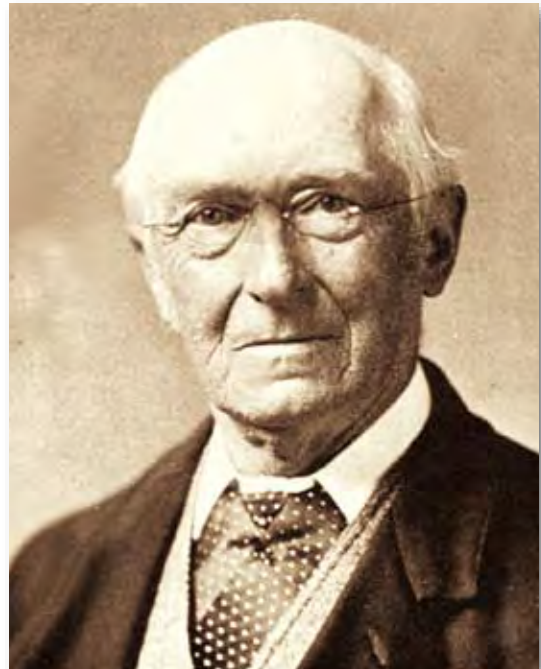
En este período la actividad de las expediciones francesas no aportó mayores conocimientos sobre la herpetología de Chile y solo se describen dos especies ya conocidas, una culebra y una lagartija (Duméril & Bibron 1854, Duméril 1855). Sin embargo, algunas expediciones provenientes de Estados Unidos recolectaron material herpetológico, en las que se incluyen especies que se distribuyen en Chile. El estadounidense Ch Girard (1854a, b, 1855,

1858a, b) a partir del material recolectado por la “US Naval Astronomical Expedition to Chile” y la “US Exploring Expedition” describe siete especies para Chile: una culebra, tres lagartijas y tres anfibios de los cuales una sola especie no había sido descrita con anterioridad, *Cystignathus taeniata* (= *Batrachyla taeniata*). Otro aporte de herpetólogos estadounidenses es el de ED Cope (1876, 1889), quién describe dos nuevas especies, una lagartija y un anfibio, ésta última del material recolectado por la “US Fish Commission Steamer Albatros” pero ambas ya habían sido descritas. Posteriormente, MHC Lichtenstein (1856) y EO Schmidt (1857) efectúan aportes marginales con la descripción de dos nuevas especie pero que son sinónimas de especies ya descritas.

En 1851 llega desde Alemania Rodolfo Amando Philippi. En Chile es contratado para realizar prospecciones de los recursos naturales en el desierto de Atacama. Como fruto de este viaje describió cinco *Liolaemus* como *Proctotretus* y uno en un género nuevo, *Holocephalus* (Philippi 1860). De éstas tres, son reconocidas como buenas especies: *P. bisignatus* (= *L. bisignatus*), *P. melanopleurus* (= *L. melanopleurus*) y *Holocephalus nigriceps* (= *L. nigriceps*). Posteriormente, Philippi (1861) describe dos especies de *Leiosaurus* las que actualmente corresponden a *Pristidactylus torquatus*. El gobierno de la época nombró a Philippi director del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago con la finalidad de que continuara con la tarea que debía realizar inicialmente C Gay. Philippi era un taxónomo extremadamente tipológico, que a la menor diferencia entre ejemplares describía una nueva especie. Esta situación se vio reflejada en las disputas que tuvo con su colega francés Fernand Lataste, quién también trabajaba en el Museo y con el cual discutía que un ejemplar de *Lepidochelys olivacea* era una especie diferente,



Rodolfo Armando Philippi (1808-1904).



Albert Charles Lewis Günther (1830-1914).

a la cual Philippi llamó *Thalassochelys controversa* (Philippi 1899a). Además, Philippi pensaba que las culebras chilenas estaban representadas por más de dos especies mientras que Lataste seguía el criterio de Boulenger (1896), en el sentido de la presencia de solo dos especies (la “culebra de cola larga” y la “culebra de cola corta”). Al final de su carrera Philippi logra terminar su trabajo sobre las serpientes de Chile (Philippi 1899b) para lo cual tuvo que valerse de un ayudante que le observara el material que disponía. Por esta razón nominó a lo menos 45 especies (Donoso-Barros & Cárdenas 1965). Desgraciadamente para Philippi, el tiempo le dio la razón a Lataste. Este tipo de diferencia hizo que Lataste volviera a Europa pero dejando una excelente monografía sobre los reptiles de Chile (Lataste 1891), obra que ordenó lo conocido hasta dicha época. Otro de los trabajos realizados por Philippi (1902) fue el “Suplemento a los batracios chilenos descritos en la Historia Física y Política de Chile de Gay”. Aquí describió 68 nuevas especies, de las cuales muy pocas han sido validadas y la gran mayoría son consideradas sinónimas ya que los ejemplares que sirvieron a Philippi para sus descripciones, en general corresponde a variantes del polimorfismo de las especies o a diferentes estados ontogenéticos e incluso expresiones del dimorfismo sexual.



Rhynoderma darwini, foto Juan Luis Celis.

Entre 1862 y 1865 una comisión de naturalistas españoles efectúa una expedición al Pacífico, para estudiar la historia natural de estas tierras. Así, DM Jiménez de la Espada (1875) da a conocer la presencia de siete especies en Chile, además de presentar un interesante trabajo sobre observaciones de *Rhinoderma darwinii* (“ranita de Darwin”) (Jiménez de la Espada 1872). Por otra parte, durante este período en Europa, por medio de los trabajos de A Günther y GA Boulenger del Museo Británico de Historia Natural, se realizan los mayores aportes al conocimiento de la herpetofauna no solo de Chile, sino del mundo. Günther (1858, 1868, 1881), en especial con sus catálogos y addendas a estos, así como el material aportado por la expedición de la “HMS Alert” a las costa de la Patagonia (Günther 1870), describió una especie de culebra y seis especies de anfibios de las cuales dos son aún reconocidas como especies plenas: *Nannophryne variegata* (= *Bufo variegatus*) y *Cacotus calcaratus* (= *Eupsophus calcaratus*). En el mismo período, Boulenger (1882) amplía el catálogo sobre batracios que había realizado Günther (1858). Sin embargo, los mejores aportes realizados por Boulenger (1885a, b, 1891, 1899, 1901, 1902) para la herpetofauna de Chile estuvo en la descripción de cuatro nuevas especies de *Liolaemus*: *L. lineomaculatus*, *L. fuscus*, *L. fitzgeraldi* y *Ctenoblepharis jamesi* (= *L. jamesi*), además de una culebra (*Philodryas simonsii*) que se distribuye marginalmente en el norte de Chile y una especie de *Eupsophus* de estatus taxonómico incierto. Por otra parte,



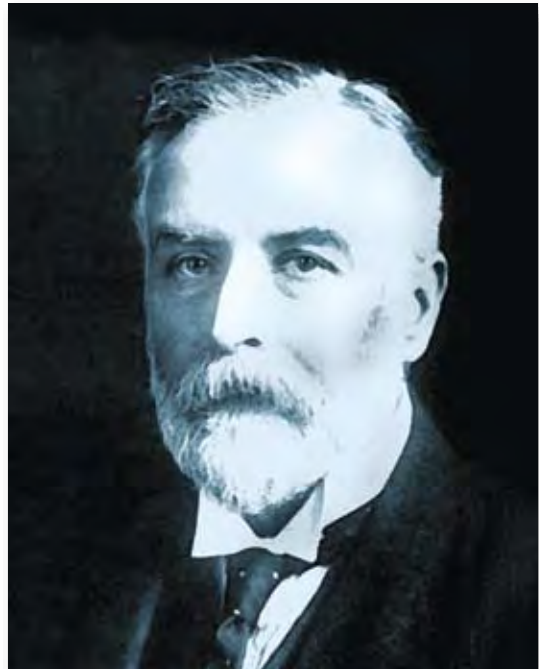
Al notar la diferente coloración entre ambos ejemplares de *Rhinoderma darwinii*, eventualmente para algunos podría implicar una doble catalogación de especies. Foto Juan Luis Celis.

como producto de la expedición austriaca “Reise der Österreichischen Fregatte Novara un die Erde”, F Steindachner (1867) efectuó comentarios sobre la presencia de algunas especies en Chile, y posteriormente describió *Ctenoblepharis stolzmani* (= *L. stolzmani*) (Steindachner 1891). Mientras tanto en Argentina, el herpetólogo J Koslowsky de origen lituano, trabajó sobre el material conservado en el Museo de La Plata y el recolectado en las provincias de la Rioja y Catamarca, y en la Patagonia. De estos estudios hoy se reconoce que varias de las especies que él describió para Argentina, también se distribuyen en Chile: *Liolaemus andinus*, *L. elongatus*, *Liolaemus signifer multicolor* (= *L. multicolor*) y *Liolaemus ornatus* (Koslowsky 1895, 1896, 1898).

Por otra parte, el herpetólogo austriaco F Werner (1896) recibió material de Chile lo cual le permitió describir una serie de variedades (subespecies) de *Batrachyla taeniata* que en la actualidad son consideradas sinonimias (Ortiz & Lescure 1989). Además, describe dos especies de anfibios que son sinónimas de *Alsodes nodosus*. Luego, a partir de un material recolectado en Chile por el alemán L Plate, Werner (1898) describe tres variedades de *Bufo spinulosus*. Entre los reptiles describió una especie y tres variedades que son sinónima de *Tachymenis chilensis* (Ortiz 1973), además de dos *Liolaemus*. Es interesante destacar que nomenclaturalmente comienza a aparecer la categoría de variedad, la cual fue posteriormente remplazada por la de subespecie a partir del siglo XX. Werner (1904) describe luego tres *Liolaemus* recolectados por la expedición alemana “Hamburger Magalhanchsische Sammelreise”, material que fue destruido durante la segunda guerra mundial. Finalmente, Werner (1907) recibe un material enviado desde Chile por O Bürger, a quién dedica una de las nuevas especies, *L. buergeri*.



Marcos Jiménez de la Espada (1831-1898).



George Albert Boulenger (1858-1937).

IV Cuarta etapa: Declinación del Museo Nacional de Historia Natural y apogeo de L Müller y W Hellmich, durante la primera mitad del siglo XX

A la muerte de Philippi, comenzó una fuerte declinación de las actividades científicas en el Museo Nacional de Historia Natural. Esto repercutió por más de medio siglo en todas las áreas de la zoología, incluida la herpetología, con el consiguiente deterioro de las colecciones que se guardaban en dicho museo. Sin embargo, nuevamente son extranjeros los que impulsan el estudio herpetológico en Chile, quienes estudian tangencialmente algunos ejemplares llevados a museos estadounidenses o europeos. Es en este período cuando gracias a los trabajos realizados por Lorenz Müller y Walter Hellmich en el Zoologische Staatssammlung State de München, a partir del material enviado por W Goetsch y W Schröder desde Chile y Argentina, permitió un conocimiento fructífero del género *Liolaemus*. Previos a estos científicos, Stejneger (1909) estudia el material recolectado por la “Princeton University Expedition to Patagonia”. Contemporáneo del anterior, Pellegrin (1909) describe varias especies del altiplano de Bolivia, algunas de las cuales se distribuyen también en Chile, algunas de ellas sin embargo, es una misma especie (e.g., *L. ornatus*) descrita bajo tres nombres diferentes.



Lorenz Müller (1868-1953).

Por su parte, J Roux (1910), investigador suizo, revisa parte del material descrito por Tschudi (1845) en su viaje al Perú, el cual se había dado por perdido en el Museo de Historia Natural de Neuchâtel. Afortunadamente, leptotipo y paraleptotipos de varias especies ya han sido actualizados (Ortiz 1989).

Los trabajos de Müller y Hellmich sobre el género *Liolaemus* comienzan a partir de 1932 hasta los años cincuenta (Müller & Hellmich 1932a,b,c, 1933a,b,c, 1938, 1939, Hellmich 1950). En ellos predominan las descripciones de complejos de especies politípicas (*L. leopardinus*, *L. bellii*, *L. monticola*, *L. nigromaculatus*, *L. platei*, *L. tenuis*), que estudios posteriores han demostrado ser especies monotípicas (Espejo 1983, Ortiz 1981a, b, Torres-Pérez et al. 2003, 2007, Pincheira-Donoso & Núñez 2005, Vidal et al. 2004). También describieron especies monotípicas como *L. kriegi*, *L. schroederi* y *L. lorenzmulleri* (Müller & Hellmich 1938, 1939, Hellmich 1950). Sin embargo, los trabajos de síntesis y globales sobre el género *Liolaemus* fueron obra de Hellmich, primero en su monografía sobre el género (Hellmich 1934) y luego en sus publicaciones sobre la evolución del género (Hellmich 1951, 1952) donde ya planteó el origen cis-transandino del mismo.

Otros aportes durante de este período fueron los realizados por investigadores estadounidenses que tuvieron acceso a ejemplares del altiplano como T Barbour (1909, 1915, 1922), GK Noble (1938) quien describió *Telmatobius halli*, del sur de Perú y B Shreve (1941) quien describió a *Stenocercus tacnae* (= *Liolaemus tacnae*). De la misma manera, KP Schmidt & W Walker (1943) describieron *Dromicus tachymenoides* (= *Philodryas tachymenoides*) de la costa del sur de Perú y Walker (1945) realiza una monografía sobre culebras del género *Tachymenis*. Posteriormente, K P Schmidt (1952) estudió unos ejemplares de anfibios provenientes de la cordillera de Nahuelbuta enviados por D Bullock, lo que le permitió describir a *Telmatobufo bullocki*. A su vez, en Bolivia J Vellard, herpetólogo de origen francés, desarrolló una serie de trabajos sobre anfibios altiplánicos del género *Telmatobius* y *Bufo*, así como sobre la biogeografía de los anfibios del sur de sudamérica (Vellard 1951, 1956, 1959).

Quinta etapa: Instituto de Investigaciones Zoológicas Chilenas, José Miguel Cei y Roberto Donoso-Barros, durante la segunda mitad del siglo XX

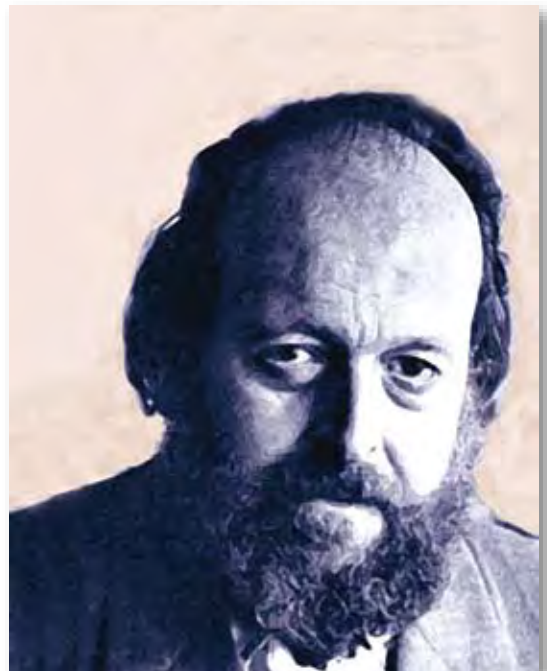
La zoología que se había desarrollado fundamentalmente al alero del Museo Nacional de Historia Natural en el siglo pasado, se encontraba totalmente desperfilada debido a la falta de presupuesto y de personal. Es así como el estudio de la herpetología comienza a desarrollarse en las universidades. Un hito significativo fue la creación del Centro de Investigaciones Zoológicas en la Facultad de Educación (Instituto Pedagógico) de la Universidad de Chile, bajo el impulso del decano y posterior rector Juan Gómez Millas y el director de dicho centro, Guillermo Mann.

El centro logró reunir a un grupo importante de científicos, quienes dieron un nuevo impulso a la zoología. En relación a los herpetozoos, Luis Capurro comienza a desarrollar el estudio sobre los anfibios (Capurro 1950, 1953, 1954, 1958) y la aplicación de técnicas cromatográficas en el estudio de ellos (Capurro & Silva 1958, 1959a,b). En este momento, la llegada del herpetólogo italoargentino José Miguel Cei impulsó el desarrollo de una fructífera investigación sobre los anfibios de Chile, lo cual se ve reflejado en un sinnúmero de publicaciones que finalmente se concretó en la monografía “Batracios de Chile” (Cei 1962a). En este libro se sintetiza todo el conocimiento que se tenía a la fecha sobre este taxón, el cual aún no ha sido superado después de más 40 años desde su publicación. Cei tenía un conocimiento más avanzado sobre la sistemática, así como de la aplicación de técnicas estadísticas, cromosómicas y de seroproteínas en sus análisis taxonómicos, lo cual le permitió analizar con mayor rigor los polimorfismos y las variaciones geográficas que presentan las diferentes especies (Cei 1958, 1960, 1962b). Esto hizo que sólo describiera una sola subespecie, *Bufo spinulosus atacamensis* (= *Bufo atacamensis*) (Cei 1961) y considerará muchas de las especies previamente descritas como sinónimas. Simultáneamente al trabajo de Cei, en el Museo Británico, A Grandison (1961) realiza una revisión del género *Eupsophus* donde describe una nueva especie, *Eupsophus vertebralis*. Por otra parte, A Barrio, herpetólogo argentino, realiza visitas al sur de Chile lo que le permite describir dos nuevas especies y un nuevo género monotípico, *Insuetophrynus* (Barrio 1967, 1970).

Roberto Donoso-Barros, profesor de la Facultad de Medicina Veterinaria de la Universidad de Chile, también estaba adscrito al Centro de Investigaciones Zoológicas Chilenas. Esto le permitió escribir varios trabajos sobre taxonomía, fisiología y ecología de reptiles

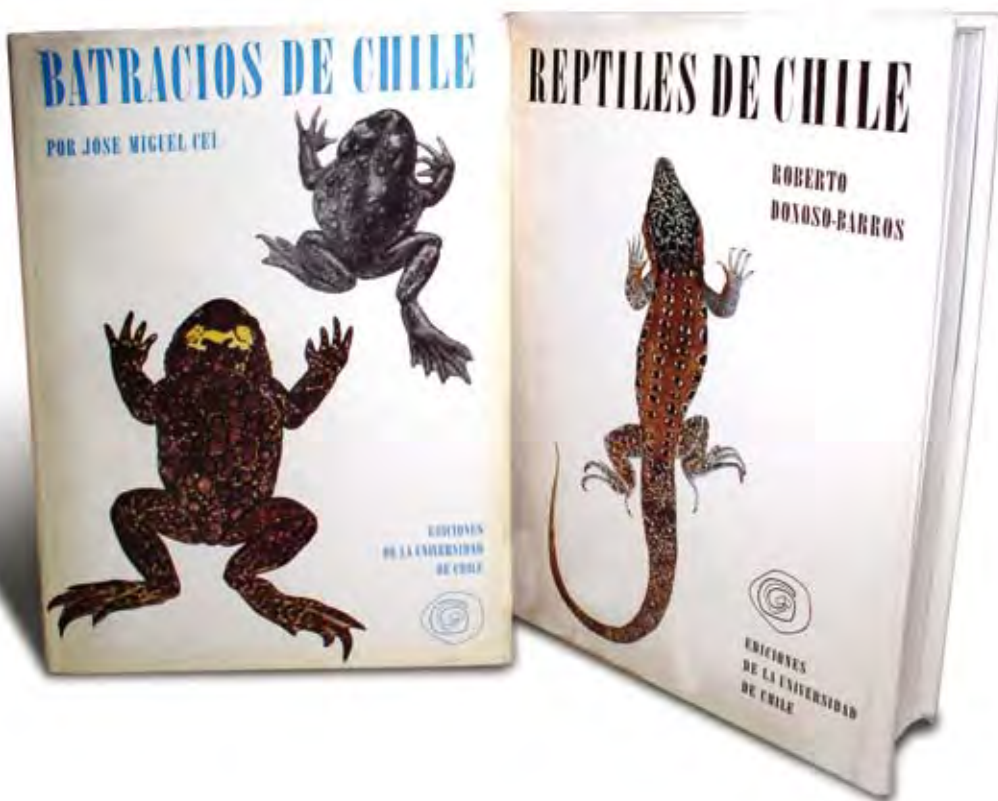


José Miguel Cei (1918-2007).



Roberto Donoso-Barros (1922-1975).

(Donoso-Barros 1948, 1950, 1954, 1955, 1960a, Donoso-Barros & Candiani 1950, Donoso-Barros & Codoceo 1962). En un estudio sobre los teiidos chilenos, Donoso-Barros (1960b) describió tres subespecies: *Callopistes maculatus maculatus*, *C. m. manni* y *C. m. atacamensis* siguiendo el criterio desarrollado por Müller y Hellmich para *Liolaemus*. Sin embargo, la mayor parte de las subespecies que describió presentan distribuciones que se sobreponen en amplios rangos geográficos, lo cual es incompatible con el concepto de subespecie de Mayr (1968). De un material altoandino, Donoso-Barros (1961a) describió dos nuevas especies y a partir del material recolectado por la “Lund University Chile Expedition” describió una subespecie de la Isla de Chiloé (Donoso-Barros 1961b). Con Paulo Vanzolini, Donoso-Barros describió un género de gekkónido: *Garthia* (= *Homonota*) (Donoso-Barros & Vanzolini 1965). Posteriormente, Donoso-Barros (1966) publica su obra “Reptiles de Chile,” entregando una visión completa sobre este taxón que abarcó todas las especies terrestres y marinas conocidas hasta la fecha, con una revisión de prácticamente toda la literatura existente donde además, describe a lo menos ocho nuevos taxa. Esta obra, a igual que la de Cei (1962a), pasaron a ser una referencia obligada para iniciar cualquier estudio herpetológico en Chile. Luego de esta obra, Donoso-Barros describió nuevas especies (Donoso-Barros 1971, 1973, 1974).



Portada de los libros de Cei y de Donoso-Barros

Sexta etapa: Contemporánea, desde finales del siglo XX hasta el inicio del XXI

Es a partir de las monografías desarrolladas por Cej (1962a) y Donoso-Barros (1966) sobre anfibios y reptiles respectivamente, que los estudios herpetológicos comenzaron a realizarse por científicos chilenos en especial en las universidades. Inicialmente la investigación herpetológica estuvo nucleada en la Universidad de Chile de Valparaíso y en la Universidad Austral de Chile, agregándose posteriormente el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago. Por diferentes vicisitudes propias de la intervención militar sufridas por las universidades, la herpetología continuó desarrollándose en la Universidad de Chile en Santiago por Alberto Veloso y Madeleine Lamborot, en la Universidad Austral por Ramón Formas y en la Universidad de Concepción, por Juan Carlos Ortiz en el cargo de su profesor R Donoso-Barros quién había fallecido trágicamente a temprana edad. En la actualidad es en estos centros, además del Museo Nacional con Herman Núñez, donde nuevos herpetólogos se han, y están, formado y han continuado desarrollando estudios herpetológicos, no solo desde el punto de vista de la taxonomía y la sistemática con la utilización de nuevas técnicas (e.g., estadística uni y multivariada, cariológicas, bioacústicas, electroforéticas, biología molecular), sino que además con estudios de historia natural (e.g., ecología, reproducción, comportamiento, termorregulación).

A continuación se entrega una muy resumida cuenta de los aportes contemporáneos a la herpetología, los cuales por imperativos editoriales, seguramente no resaltarán todos los aportes que debería incluir esta sección.

Ramón Formas ha centrado su quehacer en el estudio de los anfibios, y ha tenido una serie de discípulos, con los cuales ha descrito doce nuevas especies para la ciencia, basado en individuos adultos y estados larvarios, incluyendo descripciones osteológicas, cromosómicas y electroforéticas. Además, se destacan los trabajos sobre la herpetofauna de los bosques de *Nothofagus* (Formas 1979), la ecología de larvas (Formas 1981), la identidad de *Heminectes rufum* (= *Rhinoderma rufum*) (Formas et al. 1975) y las monografías de los géneros *Telmatobufo* y *Telmatobius* en Chile (Formas et al. 2001, 2005).

Juan Carlos Ortiz y sus colaboradores han desarrollado trabajos tanto en anfibios como en reptiles, sobre taxonomía y sistemática, distribución, alimentación, osteología, reproducción, comportamiento, termorregulación y conservación. Dentro de los aportes más importantes están la revisión de los géneros *Tachymenis* y *Microlophus* en Chile (Ortiz 1973, 1980b), los estudios sobre las especies de *Liolaemus* del grupo *nigromaculatus* (Ortiz 1981a, b) y sobre el estado de conservación de los anfibios (Díaz-Páez & Ortiz 2003b, Ortiz & Díaz-Páez 2006, ver Capítulo 9).

En Santiago, primero en la Facultad de Medicina y luego en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, Alberto Veloso desarrolló estudios en bioacústica de anfibios junto a M Penna (ver Capítulo 18). Además realizó estudios cromosómicos en herpetozoos, con diversos colaboradores, destacando los trabajos sobre sistemática y evolución de los anfibios de Chile (Díaz & Veloso 1979), la fauna herpetológica del altiplano (Veloso & Trueb 1978, Leyton et al. 1982, Valencia et al. 1982, Veloso et al. 1982), la lista de herpetozoos (Veloso & Navarro 1988) y el estudio de las relaciones filogenéticas de los leptodactílidos de Chile (Correa et al. 2006, ver Capítulo 5).

Herman Núñez en el Museo Nacional de Historia Natural ha descrito varias nuevas especies y dos géneros sinónimos de *Liolaemus* (*Abas* y *Velosauria*) (Núñez & Yáñez 1984b). Recientemente, junto a D Pincheira–Donoso han descrito otras nuevas especies y concretado su trabajo en una monografía sobre *Liolaemus* que sintetiza la información existente sobre este género en Chile (Pincheira–Donoso & Núñez 2005).

Por otra parte, los estudios sobre mecanismos de especiación cromosómica en saurios han sido llevados adelante por Madeleine Lamborot quien ha enfocado su tema central de investigación en las especies de *Liolaemus* del grupo *monticola*. Otros de sus aportes a la herpetología de Chile han sido la descripción de nuevas especies y la descripción de los cariotipos de muchas especies presentes en Chile (ver Capítulo 7).

Es interesante destacar el trabajo desarrollado por otros investigadores que utilizaron a los herpetozoos como sustrato de estudio. Entre estos, los aportes de E Fuentes y F Jaksic permitieron avanzar en el campo de la ecología que hasta antes de los años setenta solo se había planteado como antecedentes complementarios (Jaksic 1997), realizando además, los primeros trabajos sobre termorregulación en lagartijas y generan estudios dietarios relacionándolos con la morfología y el uso de microhabitat (Jaksic & Fuentes 1980). Entre los trabajos relevantes, se cuenta la idea de la convergencia ecológica entre las zonas mediterráneas de California y Chile (Fuentes 1976, 1981). Posteriormente a estos autores, destacan los estudios desarrollados por A Labra en el campo de la ecofisiología de reptiles (ver Capítulo 17). Estos estudios se han enfocado en las características de la termorregulación en lagartijas y el componente adaptativo a la geografía de Chile. Además, ha desarrollado una línea de trabajo poco explorada en Chile, relacionada con la comunicación química en reptiles (ver Capítulo 19).

Comentarios finales

En este capítulo se entrega una síntesis del desarrollo que han tenido los estudios sobre la herpetofauna en Chile. A pesar de los avances obtenidos en su diversidad, biología y ecología, aún queda mucho por dilucidar para comprender sus orígenes y relaciones de parentesco entre los diferentes taxa. Las nuevas técnicas moleculares y de análisis de datos ayudarán a plantear nuevas hipótesis filogenéticas y filogeográficas de los anfibios y reptiles presentes en Chile, tarea

que comienzan a emprender las nuevas generaciones de herpetólogos. El desarrollo de este libro es una muestra clara de que la generación de recambio está en marcha y presagia buenos augurios para la herpetología en Chile.

Agradecimientos

El autor agradece en primer lugar a su profesor Francisco Silva quién le encomendó que su quehacer debía ser el estudio de los herpetozoos y al Dr. Roberto Donoso-Barros quién tuvo a bien recibirlo en su laboratorio y poder ser el discípulo que continuara su obra en la Universidad de Concepción. De la misma manera a todos sus estudiantes, hoy colegas, que de una u otra manera permitieron que el suscrito pudiera realizar sus labores de campo y de laboratorio. A la Universidad de Concepción que ha financiado en parte la realización de este libro.

Literatura citada

- Barbour T (1909) Some new South American cold- blooded vertebrates. Proceedings of the New England Zoological Club 4: 47- 52.
- Barbour T (1915) A new snake from southern Peru. Proceeding of the Biological Society of Washington 28: 149-150.
- Barbour T (1922) Three new Neotropical salientia. Proceeding of the Biological Society of Washington 35: 111-113.
- Barrio A (1967) *Batrachyla antartandica* n.sp. (Anura, Leptodactylidae). Descripción y estudio comparativo de la especie genotípica *B. leptopus* Bell. Physis (Argentina) 27: 101-109.
- Barrio A (1970) *Insuetophrynus acarpicus*, un nuevo leptodactilido finisternio sudamericano (Amphibia, Anura). Physis (Argentina) 30: 33-341.
- Bell T (1843) Reptiles. En: C Darwin (ed), The zoology of the voyage of the HMS Beagle, under the command captain Fitz Roy, during 1832-1836, 5: 1-51. London, Smith Elder Publicares.
- Boulenger GA (1882) Catalogue of the batrachia salientia s. ecaudata in the collection of the British Museum (natural history). Ed. 2. Taylor & Francis, London. 503 pp.
- Boulenger GA (1885a) Catalogue of the lizards in the British Museum (natural history). London 1. 436 pp.
- Boulenger GA (1885b) Catalogue of the lizards in the British Museum (natural history). London 2. 497 pp.
- Boulenger GA (1891) Description of a new lizard of the genus *Ctenoblepharis* from Chile. Proceedings of the Zoological Society of London 1891 (1): 3.
- Boulenger GA (1896) Catalogue of snakes in the British Museum (natural history). London 3. 727 pp.
- Boulenger GA (1899) Reptiles. Part III. En: Fitzgerald EA (ed), The highest Andes: 355-356. Methuen & Co., Londres.

- Boulenger GA (1901) Further descriptions of new reptiles collected by Mr PO Simons in Peru and Bolivia. *Annals & Magazine of Natural History* (London) 7: 546-549.
- Boulenger GA (1902) Description of new batrachians and reptiles from the Andes of Peru and Bolivia. *Annals & Magazine of Natural History* (London) (7)10: 394-402.
- Capurro L F (1950) Batracios de Tarapacá. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 1: 9-12.
- Capurro LF (1953) *Telmatobius marmoratus* (D & B) nueva especie para Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 2: 19-22.
- Capurro LF (1954) El género *Telmatobius* en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 54: 31-40.
- Capurro LF (1958) Lista preliminar de los anfibios de Chile, y breves apuntes sobre su distribución y biología. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 4: 289-299.
- Capurro L & FC Silva (1958) La cromatografía de partición sobre papel en la investigación de los lazos filogenéticos de dos especies del género *Bufo*. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 5: 31-39.
- Capurro L & FC Silva (1959a) Valor taxonómico del estudio cromatográfico del veneno de las parótidas de *Bufo spinulosus* y *Bufo variegatus*. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 5: 189-197.
- Capurro L & FC Silva (1959b) Estudio cromatográfico en especies y poblaciones del género *Pleurodema* Tschudi. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 6: 97-101.
- Cei JM (1958) Polimorfismo y distribución geográfica en poblaciones chilenas de *Pleurodema bibroni* Tschudi. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 4: 300-327.
- Cei JM (1960) Geographic variation of *Bufo spinulosus* in Chile. *Herpetologica* 16: 243-250.
- Cei JM (1961) *Bufo arunco* (Molina) y las formas chilenas de *Bufo spinulosus* Wiegmann. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 7: 59-81.
- Cei JM (1962a) Batracios de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. cviii + 128 pp.
- Cei JM (1962b) El género *Eupsophus* en Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 8: 7-42.
- Cei JM & J Lescure (1985) Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et revalidation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia, Sauria). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 4^e Série 7, 2A: 451-459.
- Cope ED (1876) Report on the reptiles brought by Professor James Orton from the middle and upper Amazon and western Peru. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 2: 159-188.
- Cope ED (1889) Report of the batrachians and reptiles collected in 1888-1889 by the US Fish Commission Steamer Albatros. *Publications of the United States Natural History Museum* 12: 141-147.
- Correa C, A Veloso, P Iturra & MA Méndez (2006) Phylogenetic relationships of the Chilean leptodactylids: a molecular approach based on mitochondrial genes 12S and 16S. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 435-450.
- Díaz N & A Veloso (1979) Sistemática y evolución de los anfibios de Chile. *Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile)* 12: 59-70.
- Díaz-Páez H & JC Ortiz (2003b) Evaluación del estado de conservación de los anfibios en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 509-525.
- Donoso-Barros R (1948) Alimentación del *Tropidurus peruvianus*. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 24: 107-111.

- Donoso-Barros R (1950) Los reptiles de la Isla de Pascua. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas & Naturales 7: 490-491.
- Donoso-Barros R (1954) Contribuciones al estudio de la pigmentación en los vertebrados. Mecanismos pigmentarios en los reptiles. Zooiatría (Chile) 4: 3-5.
- Donoso-Barros R (1955) Contribuciones al estudio de la pigmentación en los vertebrados. Mecanismos humorales en los reptiles. Zooiatría (Chile) 4: 15-18.
- Donoso-Barros R (1960a) Ecología de los reptiles chilenos. Investigaciones Zoológicas Chilenas 6: 65- 72.
- Donoso-Barros R (1960b) La familia Teiidae en Chile. Revista Chilena de Historia Natural 55: 41-54.
- Donoso-Barros R (1961a) Three new lizards of the genus *Liolaemus* from the highest Andes of Chile and Argentina. Copeia 1961: 387-391.
- Donoso-Barros R (1961b) The reptiles of the Lund University Chile expedition. Copeia 1961: 486- 488.
- Donoso-Barros R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. cxlvi + 458 pp.
- Donoso-Barros R (1971) A new *Liolaemus* from Neuquén (Argentina). Herpetologica 27: 49-51.
- Donoso-Barros R (1973) Una nueva lagartija magallánica (Reptilia, Iguanidae). Geotrópica (Argentina) 19: 163- 164.
- Donoso-Barros R (1974) Nuevos reptiles y anfibios de Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 48: 217- 229.
- Donoso-Barros R & HS Candiani (1950) Reptiles de la provincia de Santiago. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas & Naturales, Bogotá 7: 482- 489.
- Donoso-Barros R & S Cárdenas (1962) Contribuciones herpetológicas del abate Don Juan Ignacio Molina. Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 77: 6-8.
- Donoso-Barros R & S Cárdenas (1965) Los tipos de serpientes de Rodolfo Amando Philippi, en el Museo de Historia Natural de Santiago de Chile. Actas II Congreso Sudamericano de Zoología 2: 225-234.
- Donoso-Barros R & M Codoceo (1962) Reptiles de Aysén y Magallanes. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago (Chile) 28: 1- 45.
- Donoso-Barros R & PE Vanzolini (1965) El género *Garthia* Donoso, Barros y Vanzolini y los geckos gimnodactílicos afines. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 103: s/p.
- D'Orbigny A (1847) Voyage dans l'Amérique meridionale 1826-33, Reptiles. Paris: 1-12.
- Duméril AMC (1855) Voyage autour du monde sur la frégate La Vénus commandée par Abel du Petit-Thouars, Zoologie (Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Poissons). Paris, Gide et J. Baudry, Paris: 285-296.
- Duméril AMC & G Bibron (1835) Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome 2. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 680 pp.
- Duméril AMC & G Bibron (1837) Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome 4. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 571 pp.

- Duméril AMC & G Bibron (1841) *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Tome 8. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 792 pp.
- Duméril AMC, G Bibron & A Duméril (1854) *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Tome 7. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 1536 pp.
- Dumont d'Urville MJ (1842-1853) *Voyage au pôle Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zelée exécuté pendant 1837, 1838, 1839 et 1840 sous le commandement de MJ Dumont d'Urville*. Pl.2. Gide et J Baudry, Paris. 5 vols.+ 140 pl.
- Espejo P (1989) Estudio de la variabilidad morfológica, cromosómica y bioquímica de dos especies de lagartos del género de *Liolaemus* (Squamata: Iguanidae). Tesis de Licenciatura en Educación, Facultad de Ciencias, Universidad de Santiago, Chile.
- Etheridge R & JM Savage (2003) Case 3225: *Phymaturus* Gravenhorst, 1837 and *Lacerta palluma* Molina, 1782, (currently *Phymaturus palluma*, Reptilia, Sauria) proposed conservation of usage of names by designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 60: 38-41.
- Feuillée L (1714) *Journal des observations physique, mathématiques, et botaniques faites par l'ordre de Roi sur les côtes orientales de l'Amérique Méridionale et dans les Indes Occidentales depuis l'année 1707 jusqu'à 1712*. Pierre Giffart, Paris.
- Formas JR (1979) La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: Duellman WD (ed), *The South American herpetofauna: its origin evolution and dispersal*. Monograph, Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas. 7: 341-379
- Formas JR (1981) Adaptaciones larvarias de los anuros del bosque templado austral de Sudamérica. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 15-21.
- Formas JR, E Pugin & B Jorquera (1975) La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Philippi 1902. *Physis (Argentina)* 34: 147-157.
- Formas JR, JJ Núñez & LM Brieva (2001) Osteología, taxonomía y relaciones filogenéticas de las ranas del género *Telmatobufo* (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 365-387.
- Formas JR, A Veloso & JC Ortiz (2005) Sinopsis de los *Telmatobius* de Chile. *Monografías Herpetología*. 7: 103-114
- Fuentes ER (1976) Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.
- Fuentes ER (1981) Evolution of lizard niches in mediterranean habitats. En: di Castri F, DW Goodall & RL Specht (eds), *Ecosystems of the world*. 11: 417-444. Mediterranean-type shrubland. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Girard Ch (1854a) *Batrachia*, U. S. N. astronomical expedition to Chili. *Proceeding of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 7: 226.
- Girard Ch (1854b) Abstract of a report to Lieut. James M Gilliss, USN, upon the reptiles collected during the US astronomical expedition to Chili. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7: 226- 232.
- Girard CH (1855) *Reptiles*. En: JM Gilliss (ed), *The US Naval Astronomical Expedition to the southern hemisphere during the years 1849-52*. 2: 207-209. P Nicholion, Washington.

- Girard Ch (1858a) Description of some new reptiles collected by the US Exploring Expedition, under the command of Capt. Charles Wilkes, USN, Fourth part. Including the species of saurians, exotic to North America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 9: 195-199.
- Girard Ch (1858b) United States exploring expedition during the years 1838-1842, under the command of Charles Wilkes USN: vol. 20 Herpetology. JB Li ppincott & Co. Philadelphia. 498 pp.
- Grandison AGC (1961) Chilean species of the genus *Eupsophus* (Anura, Leptodactylidae). Bulletin of the British Museum Natural History, Zoology 8: 111-149.
- Gravenhorst JLC (1837) Beiträge zur genauern kenntniss einiger eidechsegattungen. Nova Acta Academiae Caesaræ Leopoldina Carolinae Germanicae Naturæ Curisorum 18: 712- 784.
- Gray JE (1845) Catalogue of the specimens of lizard in the collection of the British Museum. Trustees of the British Museum. London. 289 pp.
- Guichenot A (1848) Reptiles et Piscis. En: C Gay (ed), Historia física y política de Chile. Zoología, Tomo 2: 1-136. Maulde & Renou, Paris.
- Günther A (1858) Catalogue of the batrachia salientia in the collection of the British Museum London. Taylor and Francis, London. 160 pp.
- Günther A (1868) First account of species of tailless batrachians added to the collection of the British Museum. Proceeding of the Zoological Society of London 17: 478-490.
- Günther A (1870) Reptiles and batrachians collected during the survey of HMS. Alert on the coast of Patagonia. Proceeding of the Zoological of Society of London 19: 19-52.
- Günther A (1881) Second account of species of tailless batrachians added to the collection of the British museum. Proceeding of the Zoological Society of London 30: 402.
- Hellmich W (1934) Die eidechsen Chiles insbesondere die gattung *Liolaemus*. Nach den sammlung Goetsh-Hellmich. Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften (NF) 24: 1-140.
- Hellmich W (1950) Die eidechsen der ausbeute schroder (Gattung, *Liolaemus*, Iguan.) (Beitrage zur kenntnis der herpetofauna Chiles XIII). Veröffentlichungen Zoologische Staatsammlung (Munchen) 1: 129- 194.
- Hellmich W (1951) 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 genero *Liolaemus*. Investigaciones Zoológicas Chilenas 1: 7- 15.
- Hombron J & H Jacquinet (1847) Reptiles. En: Dumont D' Urbille MJ (ed), Voyage au pole sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zelée executé pendant 1837-40 sous le commandement de MJ Dumont D' Urbille. Gide et J Baudry, Paris.
- ICZN (2005) Opinion 2118 (Case 3225). *Phymaturus* Gravenhorst, 1837 and *Lacerta palluma* Molina, 1782 (currently *Phymaturus palluma* Reptilia, Sauria): usage of the names conserved by the designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. Bulletin of Zoological Nomenclature 62: 11-17
- Jaksic FM (1997) Ecología de los vertebrados de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. 262 pp.
- Jaksic FM & ER Fuentes (1980) Observaciones autoecológicas en *Liolaemus nitidus* (Lacertilia: Iguanidae). Studies on Neotropical Fauna & Environment. 15: 109-124.

- Jiménez de la Espada M (1872) Sobre *Rhinoderma darwini*. Anales de la Sociedad de Historia Natural (Chile) 1: 139-151.
- Jiménez de la Espada M (1875) Vertebrados del viaje al Pacífico verificado de 1862 a 1865 por una comisión de naturalistas. Batracios. Madrid. 268 pp.
- Koslowsky J (1895) Batracios y reptiles de La Rioja y Catamarca (República Argentina) recogidos durante los meses de febrero a mayo de 1895 (Expedición del director del museo). Revista del Museo de La Plata (Argentina) 6: 357- 370.
- Koslowsky J (1896) Sobre algunos reptiles de Patagonia y otras regiones Argentinas. Revista del Museo de La Plata (Argentina) 7: 447-457.
- Koslowsky J (1898) Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles Argentinos. Revista del Museo de La Plata (Argentina) 8: 161- 200.
- Lataste F (1891) Etudes sur la faune chilienne. Anales de la Sociedad Científica Chilena 1: 3-40.
- Lesson RP (1830) Zoologie. En: Duperrey LI (ed), Histoire naturelle des reptiles et poissons recueillis dans le voyage autour du monde, executé par Ordre du Roi, sur la corvette de Sa Majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825 sous le commandement du capitaine LI Duperrey. Tom. II: 34-65. Arthur Bertrand, Paris. Atlas.
- Leyton V, A Veloso & E Bustos-Obregon (1982) Modalidad reproductiva y actividad cíclica gonadal en lagartos iguánidos de distintos pisos altitudinales del interior de Arica (lat. 18°10'S). En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds), El hombre y los ecosistemas de montaña: 1- La vegetación y los vertebrados ectodérmicos del transecto Arica-Lago Chungará: 293-315 Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.
- Lichtenstein H (1856) Nomenclator reptilium et amphibiorum musei zoologici Berolinensis. Namenverzeichnis der in der zoologischen sammlung der Königlichen Universität zu Berlin aufgestellten arten von reptilien und amphibien nach ihren Ordnungen, Familien und Gattungen. Königlichen, Akademie Wissenschaften, Berlin. 48 pp.
- Linnaeus C (1758) Systema Naturae 10^{ma} edición. Laurenti Salvii Holmiae. 532 pp.
- Mariño de Lobera P (1862) Crónicas del reino de Chile. Colección de Historiadores de Chile. Tomo XI. Editorial Universitaria. Santiago. 115 pp.
- Mayr E (1968) Animales especies y evolución. Ediciones de la Universidad de Chile y Ediciones Ariel, Barcelona. 808 pp.
- Molina GI (1782) Saggio sulla storia naturale del Chile. Bologna. 367 pp.
- Müller L & W Hellmich (1932a) Beitrage zur kenntnis der herpetofauna Chiles. II Neue *Liolaemus* arten und rassen aus den hoch-Anden Chiles. Zoologischer Anzeiger 97: 307-329.
- Müller L & W Hellmich (1932b) Beitrage zur kenntnis der herpetofauna Chiles. III *Liolaemus altissimus altissimus*, *Liolaemus altissimus araucaniensis*. Zoologischer Anzeiger 98: 197-208.
- Müller L & W Hellmich (1932c) Beitrage zur kenntnis der herpetofauna Chiles. IV *Liolaemus monticola*, ein weiterer rassenkreis aus den hochanden Chiles. Zoologischer Anzeiger 99: 177-192.
- Müller L & W Hellmich (1933a) Beitrage zur kenntnis der herpetofauna Chiles. III Beitrage zur kenntnis der herpetofauna Chiles. VI. Ueber einige *Liolaemus* arten des berliner naturkundlichen museums. Zoologischer Anzeiger 101: 121-134.

- Müller L & W Hellmich (1933b) Beiträge zur Kenntnis der herpetofauna Chiles. VII. Der Rassenkreis des *Liolaemus nigromaculatus*. Zoologischer Anzeiger 103: 128-142.
- Müller L & W Hellmich (1933c) Beiträge zur Kenntnis der herpetofauna Chiles. VIII. Bemerkungen über *Liolaemus tenuis* (Duméril et Bibron). Zoologischer Anzeiger 104: 303-310.
- Müller L & W Hellmich (1938) Beiträge zur Kenntnis der herpetofauna Chiles. XI. Unter zwei neue *Liolaemus* formen aus der chilenischer Kordillere (Sammlung Schröder). Zoologischer Anzeiger 122: 225-237.
- Müller L & W Hellmich (1939) *Liolaemus*-arten aus dem westlichen Argentinien. Zoologischer Anzeiger 127: 44-47.
- Noble GK (1938) A new species of frogs of the genus *Telmatobius* from Chile. American Museum Novitates 973: 1-3.
- Núñez H & J Yáñez (1984) *Abas* y *Velosaura* nuevos géneros de lagartos Iguanidae y proposiciones sistemáticas respecto de los grupos aliados (Reptilia: Squamata). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) (1983) 40: 97-105.
- Ortiz JC (1973) Étude sur le status taxinomique de *Tachymensis peruviana* Wiegmann et *Tachymensis chilensis* (Schlegel) (Serpentes: Colubridae). Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle (Paris) 3^a sér. 146, zool. 110: 1021-1039
- Ortiz JC (1980a) Le statut taxinomique de *Lophyrus araucanus* Lesson, 1831 (Sauria, Iguanidae). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. 4^e. série. 2 Section 2A: 599-601.
- Ortiz JC (1980b) Revisión taxonómica del género *Tropidurus* en Chile. I Reunión Iberoamericana de Zoología y Conservación de Vertebrados. La Rábida, España: 355-377.
- Ortiz JC (1981a) Révision taxinomique et biologie des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata: Iguanidae). Thèse de Doctorat d'État ès Sciences Naturelles, Université Paris VII, 438 pp.
- Ortiz JC (1981b) Estudio multivariado de las especies de *Liolaemus* del grupo *nigromaculatus* (Squamata: Iguanidae). Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile) 14: 247-265.
- Ortiz JC (1989) Catalogue des types du Muséum d'Histoire Naturelle de Neuchâtel. III Sauriens. Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles. 112 4^{ème} série: 47-64.
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado del conocimiento de los anfibios en Chile. Gayana (Chile) 70: 114-121.
- Ortiz JC & J Lescure (1989) Les types d'amphibiens anoures du Chili dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle. Catalogue critique. Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris. 4^e série II section 3A, supplément: 113-122.
- Ovalle A de (1646) Histórica relación del reino de Chile y de las misiones y ministerios que ejercita en él la Compañía de Jesús: a nuestro Señor Jesucristo, Dios hombre y a la Santísima Virgen María, Señora del cielo y de la tierra y a los santos José, Joaquín, Ana, sus padres y abuelos. Colección de Historiadores de Chile. 4^a edición (1993). Editorial Universitaria, Santiago. 123 pp.
- Pellegrin J (1909) Description de cinq lézards nouveaux de haut plateau du Pérou et de la Bolivie, appartenant au genre *Liolaemus*. Bulletin Musée d'Histoire Naturelle (Paris) 11: 324-329.
- Philippi RA (1860) Reise durch die wüste Atacama, auf befehl der chilenischer Regierung in sommen 1853-1854. Librería de Eduard Anton, Halle. 192 pp.

- Philippi RA (1861) Descripción de tres especies nuevas de reptiles chilenos. *Anales Universidad de Chile* 18: 744-748.
- Philippi RA (1899a) Las tortugas chilenas. *Anales Universidad de Chile* 104: 727-736.
- Philippi RA (1899b) Descripciones breves de dos especies nuevas de sapo (*Bufo*). *Anales Universidad de Chile* 104: 723-725.
- Philippi RA (1902) Suplemento a los batraquios chilenos descritos en la historia física y política de Chile de don Claudio Gay. Librería Alemana de José Ivens, Santiago. 161 pp.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae) taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 59: 1-486.
- Roux J (1910) Révision de quelques espèces de Reptiles et Amphibiens du Pérou. *Revue Suisse de Zoologie (Francia)* 15: 293-303.
- Schlegel H (1837) Essai sur la physionomie des serpents. (J Kips, J HZ et WP van Stockum). La Haye. 857 pp.
- Schmidt EO (1857) *Deliciae herpetologicae musei zoologici cracoviensis*. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 14: 237-258.
- Schmidt KP (1952) A new Leptodactylid frog from Chile. *Fieldiana Zoology* 34: 11-15.
- Schmidt KP & W Walker (1943) Snakes of the peruvian coastal region. *Field Museum Natural History, Zoology Serie* 27: 297-324.
- Shreve B (1941) Notes on ecuatorial and peruvian reptiles and amphibians with descriptions of new forms. *Proceedings of the New England Zoological Club* 18: 71- 83.
- Steindachner F (1867) Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859, unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllersdorf-Urbair. *Zoologischer Theil. Erster Band (Wirbelthiere)*. Reptilien 3. K. K. Hof und Staatsdruckerei, Viena. 98 pp.
- Steindachner F (1891) Über einige neue und seltene reptilien und amphibien arten. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 100: 291-316.
- Stejneger L (1909) Batrachians and reptiles. En: WS Scott (ed), *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896-1899, Vol. III, 1 Zoology Part II*: 211-224. Princeton, NJ The University, Stuttgart.
- Torres-Pérez F, JC Ortiz, P Victoriano & M Lamborot (2003) Allozyme divergence in two syntopics *Liolaemus* of the “*monticola*” group (Sauria, Tropiduridae). *Journal of Herpetology* 37: 385-389.
- Torres-Pérez F, M Lamborot, D Boric-Bargetto, CE Hernández, JC Ortiz & RE Palma (2007) Phylogeography of a mountain lizard species: an ancient fragmentation process mediated by riverine barriers in the *Liolaemus monticola* complex (Sauria: Liolaemidae). *Zoological Systematic & Evolutionary Research* 47: 72-81.
- Tschudi JJ von (1838) Classification der batrachier mit berücksichtigung der fossilen. *Tiere abteilung der reptilien. Mémoires de la Societé des Sciences Naturelles de Neuchâtel* 2: 1-99.
- Tschudi JJ von (1845) *Reptilium conspectus* quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraque observata vel collecta sunt in itinere a Dr. J de Tschudi. *Archive für Naturgeschichte* 11: 150- 170.

- Valencia J, A Veloso & M Sallaberry (1982) Nicho trófico de las especies de herpetozoos del transecto Arica-Chungará. En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds), El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S): 269-291. Volumen I, Proyecto MAB-6, UNEP-UNESCO 1105-77-01, ROSTLAC, Montevideo. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.
- Vellard J (1951) Estudios sobre batracios andinos. I El grupo *Telmatobius* y formas afines. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" (Perú) 2: 1-53.
- Vellard J (1956) III Repartition des batraciens dans les Andes au sud de l'Equateur. Travaux de l'Institute Francaise d'Études Andines (1955-1956) 5: 141-161.
- Vellard J (1959) Estudios sobre batracios andinos. V El género *Bufo*. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado" (Perú) 8: 1-48.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino 6: 481-539.
- Veloso A & L Trueb (1978) Description of a new species of Telmatobiine frog, *Telmatobius* (Amphibia: Leptodactylidae), from the Andes of northern Chile. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas 62: 1-10.
- Veloso A, M Salaberry, J Navarro, P Iturra, J Valencia, M Penna & N Díaz (1982) Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds), El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S). Vol 1: 135-268. Proyecto MAB6 UNEP-UNESCO 1105-77.01 ROSTLAC, Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.
- Vidal MA, JC Ortiz, M Astorga, P Victoriano & M Lamborot (2004) Revision of *Liolaemus tenuis* subspecies (Duméril & Bibron, 1837) by analysis of population genetic structure. Amphibia-Reptilia 25: 438-445.
- Walker W (1945) A study of the snake *Tachymenis peruviana* Wiegmann and its allies. Bulletin of the Museum Comparative of Zoology 96: 4-55.
- Werner F (1896) Beiträge zur kenntnis der reptilien und batrachier von centralamerika und Chile. Verhandlungen Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Wien 46: 344-365.
- Werner F (1898) Die reptilien und batrachier der Sammlung Plate. Zoologischen Jahrbuchern Supplement 4: 244- 278.
- Werner F (1904) Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen sammelreise I band, allgemeiner chordata, echinodermen und coelenterata. IV Reptilien und batrachier. Friedrichsen & Co. Hamburg, 21 pp.
- Werner F (1907) Estudios sobre reptiles chilenos. Anales de la Universidad de Chile 121: 147-155.
- Wiegmann AFA (1834) Beitrage zur zoologie gesammelt auf einer reise um die erde, von Dr. FJF Meyer. Siebente abhandlung. amphibien. Nova Acta Academiae Caesarar Leopoldina Carolinae Germanicae Naturae Curisorum 17: 184- 268.
- Wiegmann AFA (1835) Bericht uber die fortschritte der zoologie in Jahre 1834. Amphibien. Archive für Naturgeschit 1: 273-296.



Anfibios y reptiles en el imaginario cultural de Chile



Bufo arunco, foto Mariana Acuña Retamar.

C. Rodrigo Mera y Gabriel A. Lobos V.

En este capítulo se entregan antecedentes respecto a la presencia de anfibios y reptiles en el imaginario del Chile precolombino, así como en otras áreas de América. De acuerdo a esta revisión, los herpetozoos forman parte de algunas tradiciones culturales de Chile, tanto en su mitología, como en sus funciones mágicas, medicinales y terapéuticas. El objetivo de esta revisión es contribuir al conocimiento y valoración de los herpetozoos que habitan en Chile, pues finalmente la percepción cultural constituirá la base para la educación de la conducta social actual hacia estos animales.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Culturas pre-hispánicas y su relación con la herpetofauna	33
Anfibios en las culturas pre-hispánicas	35
Reptiles en las culturas pre-hispánicas	41
Anfibios y reptiles en la actualidad	45
Agradecimientos	48
Literatura citada	48



C. RODRIGO MERA
Sociedad Chilena de Arqueología.
Región de la Araucanía. Gorbea, Chile.

GABRIEL A. LOBOS V.
Departamento de Ciencias Biológicas Animales,
Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Culturas pre-hispánicas y su relación con la herpetofauna

Una de las características que comparten muchos grupos formativos de la América Andina, es la representación de ciertos animales de carácter emblemático en variados soportes materiales (e.g., alfarería, textiles, arte rupestre), como también en mitos y leyendas constituyentes de su visión del mundo, y convertidas luego en parte de su legado cultural. Para Chile, el caso más destacado de la elección de los anfibios como motivo decorativo principal en la alfarería, está representado por el Complejo Funerario Pitrén (200 - 1000 años dc) del período Alfarero Temprano en la región centro-sur. La importancia de los anfibios en algunas culturas, estuvo dada simplemente por su rol alimenticio, como lo demuestra uno de los reportes más tempranos para América, en el sitio Tagua-Tagua durante el Paleoindio (Montané 1968). En otros casos fueron motivo de representaciones más abstractas como las expresadas por el grupo Pitrén y otras numerosas culturas de América, para las que se han planteado relaciones que superan la lógica del consumo, estableciéndose vínculos de orden simbólico.

En el caso de los reptiles, probablemente debido a su importante presencia en los ambientes del norte de Chile, éstos fueron representados por las culturas del área en forma recurrente (Mostny & Niemeyer 1983). Otro aspecto interesante es el rol protagónico de los reptiles en la región mapuche y en Chiloé, área con una menor representación de esta fauna. Dicho protagonismo se encuentra también desarrollado en su construcción lingüística y de visión de mundo (ver Tabla 2.1), agregándose incluso a la toponimia (*topos*: lugar, *nimia*: nombre; estudio y origen de los nombres propios de un lugar).

Del mismo modo, en el mundo mapuche los anfibios son reconocidos como *gnencos* o espíritus dueños y protectores de las aguas (Grebe 1998), ya que habitan en las cercanías de los *hualves* (pantanos), lugares donde se concentran plantas medicinales, constituyendo espacios conocidos como *menoco* o *labuenco*, usados por machis y meicas, concedoras de la farmacopea herbolaria mapuche (Villagrán 1998).

Desde una perspectiva antropocéntrica, más que el número de especies, es más bien la carencia de taxa singulares (e.g., grandes tamaños, coloraciones llamativas, comestibles o como sustancia enteógena), lo que contribuyó a que las culturas ancestrales tuvieran sólo un conocimiento general respecto a estos animales, a diferencia de otras zonas donde los herpetozoos fueron relevantes en aspectos como la medicina, alimentación y mitos (Barbarán 2004). En este sentido, la arqueología se convierte en una disciplina que puede contribuir a determinar la visión que tuvieron nuestros antepasados sobre anfibios y reptiles. Para ello es necesario considerar diferentes enfoques, entre ellos la etnografía, que permite discriminar aspectos conductuales de un grupo, pudiendo llegar a establecerse cómo estas actividades devienen en patrones arqueológicos (Gordon & Dillehay 1977).

La interpretación sobre el uso de artefactos del pasado prehistórico, ha sido una de las principales vías para entender cómo se desarrollaron y se desarrollan muchos grupos humanos (Anderson 1969). Así, los rasgos herpetomorfos usados en la alfarería, permiten asumir que estos animales fueron utilizados como un medio para representar aspectos de la vida cotidiana. Su presencia en el registro material constituye una invitación a cuestionarnos acerca

TABLA 2.1

Vocablos relacionados a los anfibios y reptiles en Chile, provenientes de distintas culturas. La referencia se encuentra al pie de la tabla.

Vocablo	Nombre común	Cultura	Referencia
<i>Arumko</i>	Sapo de rulo	Mapuche	1, 2
<i>Koykoy – Koywilla- Trawultrawul</i>	Sapito de cuatro ojos	Mapuche	1, 2
<i>Pakarwa – Wakag – Wakaka</i>	Rana chilena	Mapuche	1, 2
<i>Tawultrawul</i>	Ranita de Darwin	Mapuche	1, 2
<i>Iway</i>	Culebra de cola corta	Mapuche	1, 2
<i>Pallum</i>	Iguana	Mapuche	1, 2
<i>Ponono</i>	Sapo	Mapuche	1, 2
<i>Poko</i>	Sapo	Mapuche	1, 2
<i>Ngakiñ</i>	Sapo	Mapuche	1, 2
<i>Koltraw</i>	Renacuajo	Mapuche	1, 2
<i>Llungki</i>	Sapo	Mapuche	1, 2
<i>Filkuñ</i>	Lagartos y lagartijas	Mapuche	1, 2
<i>Filu</i>	Culebra	Mapuche	1, 2
<i>Kirke</i>	Lagartijas	Mapuche	1, 2
<i>Lawañe</i>	Lagartos	Mapuche	1, 2
<i>Linguige</i>	Ojos saltones	Mapuche	3
<i>Curalava</i>	Sapo de pedregal	Mapuche	4
<i>Curivilu</i>	Serpiente negra	Mapuche	4
<i>Lahuatra</i>	Sapo	Mapuche	4
<i>Llengui</i>	Rana	Mapuche	4
<i>Poco</i>	Sapo	Mapuche	4
<i>Polloi</i>	Renacuajo	Mapuche	4
<i>Querque</i>	Lagartija	Mapuche	4
<i>Sabandija</i>	Lagartija	Mapuche	4
<i>Vilcun</i>	Lagartija	Mapuche	4
<i>Vilo</i>	Culebra	Mapuche	4
<i>Tchalti</i>	Lagartos	Atacameña	4
<i>Ckopalitti</i>	Renacuajos	Atacameña	4
<i>Ampatur</i>	Sapo	Atacameña	4
<i>Ararankha</i>	Lagartos y lagartijas	Quechua	4
<i>Iwana</i>	Lagartos	Quechua	4
<i>Umucuti</i>	Lagartijas	Quechua	4
<i>Janp atu</i>	Sapo	Quechua	4
<i>Juq ullu</i>	Renacuajo	Quechua	4
<i>Amaru</i>	Serpiente	Quechua	4
<i>Tuqutuqu</i>	Sapo	Quechua	4
<i>Cucharita</i>	Renacuajo	Actual, altiplano de Chile	5
<i>Pumpuyo</i>	Renacuajo	Actual, regiones III y IV	5
<i>Piriguín, Guarisapo</i>	Renacuajo	Actual, zona central de Chile	5
<i>Piruye</i>	Renacuajo	Icalma, VIII Región	5
<i>Colihuín</i>	Renacuajo	Chiloé, X Región	5

Referencia: 1- Villagrán 1998, 2- Villagrán et al. 1999, 3- De Valdivia 1887, 4- Artigas 1976, 5- Correa C. com. pers.

de los alcances y motivaciones que habrían tenido diferentes culturas para incorporar a estos animales en su imaginario, y a sugerir explicaciones para el rol que jugaron anfibios y reptiles en su cosmogonía.

El presente capítulo busca abordar los aspectos simbólicos asociados a la relación hombre-naturaleza, centrándose en el papel que han jugado los herpetozoos y sus representaciones a lo largo de la historia americana, en especial de los primeros grupos alfareros de la región centro-sur de Chile. Adicionalmente, se busca contribuir al conocimiento sobre los herpetozoos que habitan en Chile desde una perspectiva antropológica, pues finalmente la percepción cultural sobre dichas especies, es fundamental para la educación de la conducta humana hacia estos animales.

Anfibios en las culturas pre-hispánicas

A pesar de la variedad de interpretaciones, es posible observar ciertas recurrencias en algunas culturas de Sudamérica, como es el caso de la relación existente entre los anfibios y la lluvia, especialmente para aquellos grupos que desarrollaron la agricultura como principal medio de subsistencia (Donoso-Barros 1962). Además, los anfibios tuvieron roles más complejos como es el caso del uso de ciertos anuros para la producción de alucinógenos, lo que ha sido claramente establecido desde antes de la llegada del hombre europeo en el siglo XVI (Furst 1994, Schultes & Hofmann 2000). Para el caso de los grupos formativos sudamericanos se ha señalado la importancia que tuvo el consumo de sustancias alucinógenas en relación con el orden social y variados aspectos cosmogónicos (Planella et al. 2000, Olivos 2004). En este contexto se señala el uso de la bufotenina de *Bufo marinus* con dichos fines en Mesoamérica y en varios grupos sudamericanos (Furst 1994). En Mesoamérica por ejemplo,



Ranas de piedra Azteca del Recinto Ceremonial de Tenochtitlan, México.

Coe (1971) interpretó como evidencias de uso alucinógeno la abundante presencia de restos de *Bufo marinus* en el sitio ceremonial Olmeca San Lorenzo, en la región de Veracruz, México, fechado entre 1250 - 900 años ac.

También, producto de numerosas referencias etnográficas recabadas en distintos pueblos de la Amazonía, se conoce la importancia mítica atribuida a estas especies (Levi-Strauss 1964). Dicha información viene a confirmar la asociación existente entre la variada iconografía relativa a los anfibios con el conocimiento de sus aspectos zoológicos en el imaginario cultural de numerosos pueblos americanos. En las zonas tropicales del continente, el hombre rápidamente manejó el uso de las toxinas de la piel de las ranas flecha (*Dendrobatidae*), las que siguen siendo utilizadas para la caza y pesca en las selvas amazónicas (Levi-Strauss 1968). Cabe señalar que la especie *Phyllobates terribilis* (Colombia), puede contener hasta dos miligramos de batracotoxinas, siendo letal para un ser humano una dosis de sólo 0,2 miligramos (Pough et al. 2002).

Desde una perspectiva cultural, y apoyados en el método de la analogía etnográfica, en la que se asume que ciertas prácticas culturales son heredadas desde tiempos precolombinos (Berenguer 1983), podemos encontrar algunos ejemplos de esta relación en la cultura mapuche. Hilger (1957) relata el uso de venenos ocupados en el área de Panguipulli, mencionando la preparación de una poderosa poción obtenida por el batido de anfibios en un recipiente. Las secreciones liberadas eran más tarde mezcladas con alimentos o bebidas. La pócima conocida como *funapue* (*fun*a = ponzoñoso, *pue* = estomago), podría ser mortal y su etnónimo cuenta con antecedentes históricos tempranos (de Augusta 1966). Hasta ahora, no se han desarrollado estudios respecto a la toxicidad de anfibios presentes en Chile, sólo se conoce empíricamente, que *Bufo chilensis* (= *arunco*) es capaz de generar alergias de contacto en algunas personas (G Lobos com. pers.).

Respecto del consumo de anfibios en períodos prehispánicos, es posible postular la utilización de *Caudiverbera caudiverbera* en el sur de Chile. Así por ejemplo, se ha registrado que uno de los reportes más tempranos de consumo de anfibios para América corresponde al sitio Tagua-Tagua (8000 - 9000 años ac) (Montané 1968, Núñez et al. 1994). No obstante, se ha registrado la presencia de restos de *C. caudiverbera* y otra especie no determinada, en un conchal del período Alfarero Tardío, ubicado en la costa de Arauco: El Arenal (fechado entre 1350 - 1390 años dc), donde los restos óseos de anfibios no presentaban huellas de combustión o algunas otras asociadas al consumo, lo que sugiere alguna otra connotación en el uso de esos animales (Contreras et al. 2005).

Otro ámbito donde son representados los anfibios es en el arte rupestre. Así por ejemplo, a orillas del río Pano en la Amazonia ecuatoriana, se han encontrado petroglifos con diseños de al menos ocho ranas (Paymal & Soza 1993). En el extremo norte de Chile, son comunes los motivos batracomorfos en paneles rupestres (Sepúlveda et al. 2005), o en el simbolismo de otras escenas grabadas, por ejemplo, en Ariqueña-1 (Espinoza 1998). En los valles interiores de la región mediterránea semiárida de Chile central (*sensu* di Castri 1968), el agua es un factor limitante importante, pues el déficit hídrico puede superar los seis meses. En esta zona

los anfibios también son motivo recurrente de representación (Niemeyer & Weissner 1999). En la cima del Cerro Tongorito, cercano a Petorca, en el único lugar de paso intervalles, se señala una figura central de cuatro extremidades interpretada como un batracio y a veces también, como la estilización de un hombre. Este motivo habla en favor del culto a los anfibios o como refieren algunos rupestrólogos, de la figura mitológica hombre-sapo (Niemeyer & Weissner 1999). Los anfibios, son considerados como portadores de lluvia y por tanto símbolos del agua, cuya carencia es siempre temida en una zona sometida a severas sequías, situación que mueve a acciones propiciatorias y a la invocación de la divinidad para superarlas. Al respecto, la iconografía batracomorfa alude a representaciones por medio de polígonos romboidales o cuadrangulares, a veces rellenas con puntos, desde cuyos lados se desprenden extensiones, a manera de patas en donde se insinúan “manos” que terminan en tres o cuatro dígitos. También se ha interpretado como huevos de batracio al motivo recurrente de círculos concatenados como los depositados por las especies del género *Bufo*. Respecto a estos últimos, ellos podrían ser una señal de la presencia de agua, probablemente estacional, en estas quebradas, que sería un elemento clave durante las travesías de traslado y caza de estos pueblos. Muchas de esas representaciones, coinciden con la presencia de sapo de rulo *Bufo atacamensis* en esos sitios (Lobos & Mera obs. pers.).

Finalmente, es relevante destacar al Complejo Pitrén, que forma parte de las primeras manifestaciones culturales del Período Alfarero Temprano (200 – 1000 dc) de la región centro-sur de Chile (Adán & Mera 1997, Quiroz et al. 1997). Desde un punto de vista social, ellos se organizaron en pequeñas bandas, con una economía de subsistencia basada en la caza-recolección (Aldunate 1989, Dillehay 1990). Se han encontrado restos materiales asociados a estos grupos, desde el río Bío-Bío por el norte, al seno de Reloncaví por el sur y desde Isla Mocha por el oeste, hasta el sector de Bajo de Añelo, en la provincia de Neuquén, por el este.

Para el caso de los grupos Pitrén, en su alfarería es posible reconocer motivos anfibiomorfos que resultan recurrentes. Se han analizado vasijas completas, provenientes de depósitos arqueológicos y laboratorios de diversos museos de Chile (Tabla 2.2). El análisis del material alfarero se realizó mediante una ficha base, en la que se consignó datos relacionados con aspectos identificatorios y descriptivos de cada vasija: pasta, tratamiento, color de superficie,

TABLA 2.2

Número de vasijas analizadas respecto a su procedencia, y la cantidad de vasijas con rasgos anfibiomorfos.

Procedencia de vasijas cerámicas	Número	Anfibiomorfos
Lab. de Arqueología. Facultad de Ciencias Sociales. U. de Chile (Santiago)	11	0
Museo Chileno de Arte Precolombino (Santiago)	10	0
Museo Dillman Bullock (Angol)	102	6
Museo Histórico Arturo Möller Sandrock (Río Bueno)	24	1
Museo Histórico y Antropológico M. Van de Maele (Valdivia)	50	8
Museo Lago Ranco (Lago Ranco)	22	2
Museo Mapuche de Cañete (Cañete)	46	1
Museo Nacional de Historia Natural (Santiago)	42	3
Museo Regional de la Araucanía (Temuco)	149	10
Total	456	31

medidas y observaciones acerca del estado de conservación de las piezas. Para la clasificación de la técnica decorativa se siguió lo propuesto por Rye (1981), tanto para las superficies externas e internas. De un total de 456 piezas cerámicas atribuibles a este complejo alfarero, fue posible asociar a formas biomorfas un 13,16 % (60 de 456), de las cuales 31 piezas (51,7 % de las formas biomorfas) son atribuibles a anfibios. En estas últimas se detectó al menos seis tipos de rasgos, en algunas vasijas se observan más de un tipo de rasgo, lo que favorece la interpretación de los caracteres anfibiomorfos. Los tipos de rasgos definidos son:



Figura 2.1. Motivo anfibiomorfo con rasgo naturalista que muestra caras de dos anfibios en el diámetro máximo de la vasija. Colección By Pass Temuco, Museo Regional de La Araucanía, Temuco.



Figura 2.2. Motivo anfibiomorfo con rasgo naturalista que indica la presencia de un anuro en la base del asa del jarro. Sitio Villa JMC-01, Labranza. Región de La Araucanía, Temuco.



Figura 2.3. Vasija con rasgo anfibiomorfo naturalista, fotografiada desde dos ángulos. A la derecha se observan dos anuros a cada costado de la pieza. Sitio Quepe. Museo Regional de la Araucanía, Temuco.

- **Rasgo naturalista:** corresponde a la representación clara de anuros en las vasijas. Este tipo de representación es la base para dar inicio al trabajo interpretativo de las cerámicas, las que van derivando a formas más abstractas como las que se señalarán más adelante (Figuras 2.1 a 2.3).
- **Rasgo ojos saltones:** hace referencia a la exoftalmia característica de varias especies de anuros. Un claro ejemplo se presenta en *Caudiverbera caudiverbera*, donde la posición de los ojos facilita la visión periscópica de esta especie acuática (Ceí 1962). En algunas vasijas, la representación de la cabeza se estiliza, quedando reducida a dos protúberos u ojos (Figuras 2.4 y 2.5).
- **Rasgo papada:** representado como un abultamiento anular en el cuello, podría corresponder a la representación de los sacos vocales que se desarrollan en los machos de varias especies durante la época reproductiva (Figura 2.6).
- **Rasgo callosidades palmares:** representado por la presencia de pequeños tubérculos (callosidades) en las manos de varios modelados escultóricos que podría estar indicando caracteres sexuales secundarios desarrollados por los machos de varias especies de anuros (Figura 2.6).
- **Rasgo boca grande:** representación de algunos anfibios que se caracterizan por tener bocas grandes que les permiten capturar insectos voladores o bien presas acuáticas. Una de esas especies podría ser la rana chilena (*C. caudiverbera*), poseedora de una cabeza que mide un tercio del largo total del animal (Ceí 1962) y que probablemente pudo ser parte de la dieta de los grupos Pitrén (Figura 2.7).
- **Rasgo glándulas corporales:** representación de las glándulas corporales de anuros, que pueden ser muy notorias en algunas taxa como *Bufo*, *Caudiverbera* y *Pleurodema* (Figura 2.8, Capítulo 3).



Figura 2.4. Vasija con motivo anfibiomorfo que muestra el rasgo de ojos saltones en el asa. Sitio Los Lagos. Museo Histórico Maurice Van de Maele, Región de los Ríos, Valdivia.



Figura 2.5. Vasija con el rasgo de ojos saltones en la unión del asa y el cuerpo de la pieza. Colección By Pass Temuco, Museo Regional de La Araucanía, Temuco.

Es notorio que los motivos zoomorfos fueron relevantes en términos decorativos para la cerámica de los grupos Pitrén. Suponiendo que el medio ambiente del área ocupada por los grupos Pitrén corresponde al bosque templado (Armesto et al. 1994), es fácil pensar en estos primeros alfareros dirigiéndose a las riberas pantanosas de lagos y ríos para recoger las materias primas necesarias para el proceso de producción cerámica. La alta riqueza específica de anuros en el área (Formas 1995), debe haber favorecido el encuentro entre ceramistas y anfibios, alimentando el carácter de *ngencos* atribuido a estos últimos. Así también, varios rasgos anfibiomorfos representados en la alfarería corresponden a caracteres sexuales secundarios de los anuros (al menos tres de los seis reportados en este capítulo). Es justamente en el período reproductivo que muchos anfibios se vuelven más conspicuos y fáciles de detectar. Este período coincide con los meses más secos del año (primavera-verano), lapso que pudo ser aprovechado para intensificar la producción cerámica (Arnold 1985, Rice 1989).



Figura 2.6. Vasija con motivo anfibiomorfo mostrando el rasgo papada y el rasgo callosidades palmares (representada por rugosidades leves, en la articulación de la mano del modelado). Sitio Challupén, Región de la Araucanía.



Figura 2.7. Vasija con motivo anfibiomorfo que muestra los rasgos boca grande y ojos saltones. Sitio Villa JMC-01, Labranza. Región de La Araucanía.



Figura 2.8. Vasija con motivo anfibiomorfo que muestra el rasgo de glándulas corporales. Colección Museo Municipal de Lago Ranco.

Reptiles en las culturas pre-hispánicas

En la América precolombina, animales como las serpientes jugaron un rol relevante en la cosmovisión de varias culturas ancestrales. En este sentido, la presencia de seres mitológicos representados por serpientes-dragones fueron recurrentes (seres de cuerpos serpentinos, extremidades con garras, plumas, voladores). Entre estos seres destacan (Izzi 2000):

- ***Ehecoatl***. Para los Nahuas (mesoamericanos de la zona del actual México) representaba a la serpiente del viento, la que al soplar preparaba la tierra para recibir las lluvias, explicando el viento que la precede.
- ***Mazacoatl***. Para los Nahuas era un ser mitad venado y mitad dragón que seducía a los humanos para devorarlos.
- ***Ocelocoatl***. Para los Nahuas fue representado por un ser mitad Jaguar (vinculado a la tierra) y mitad serpiente (vinculada al agua).
- ***Quetzalcoatl***. Para los Aztecas (del centro y sur del actual México) era representado por una serpiente emplumada. Aparece también en otras culturas como la Tolteca, asociado a la sabiduría y las artes.
- ***Tepew y Kukumatz***. Para los Quiches (de la actual Guatemala) representaron dioses dragones que dieron forma a todo lo creado a partir del caos original. *Kukumatz* sería similar a *Kukulkán* de los Mayas y a *Quetzalcoatl* de los Aztecas.



Petroglifo ubicado en la Comunidad de Camiña (Iquique), en el norte de Chile.

Para los Mayas, lo sagrado marcaba todos los aspectos de la vida cotidiana. Dentro de su panteón figuran dioses que representan a la naturaleza, al bien y al mal. Un lugar destacado correspondió a *Kukulcan*, la serpiente emplumada (o *Quetzalcoatl* para los Aztecas). *Kukulcan* fue un dios central, relacionado con los cuatro elementos (agua, fuego, aire y tierra), un dios creador y se le relacionó a la resurrección. Una visión semejante se dio en el sur de Sudamérica, donde las serpientes se relacionan con el origen de la humanidad. Uno de estos mitos es central en el origen y orden del universo para los mapuche, *Treng-Treng Vilú* (serpiente terrestre que domina la tierra, el fuego y los volcanes) y *Kai-Kai Vilú* (serpiente que domina las aguas y especialmente el mar) (Figura 2.9.a). Una de las variaciones de este mito, menciona que cuando *Kai-Kai* - dueña de las aguas - despertó, ante el desagradecimiento de los hombres y su olvido de las costumbres ancestrales, enfureció y golpeó con su cola las aguas, generando un gran diluvio. Ante esto *Treng-Treng* ordenó que los cerros crecieran para que los humanos se refugiaran en ellos, los que no pudieron escarpar de las aguas se convirtieron en mamíferos marinos (lobos y ballenas), peces (lisas, róbalo, atunes) y aves. Luego de esta gran batalla, ambas serpientes cansadas se retiraron y a medida que el agua descendió, quedó al descubierto el actual paisaje de canales e islas del sur de Chile (Villagrán et al. 1999, Mancilla-Pérez 2006). *Treng-Treng*,

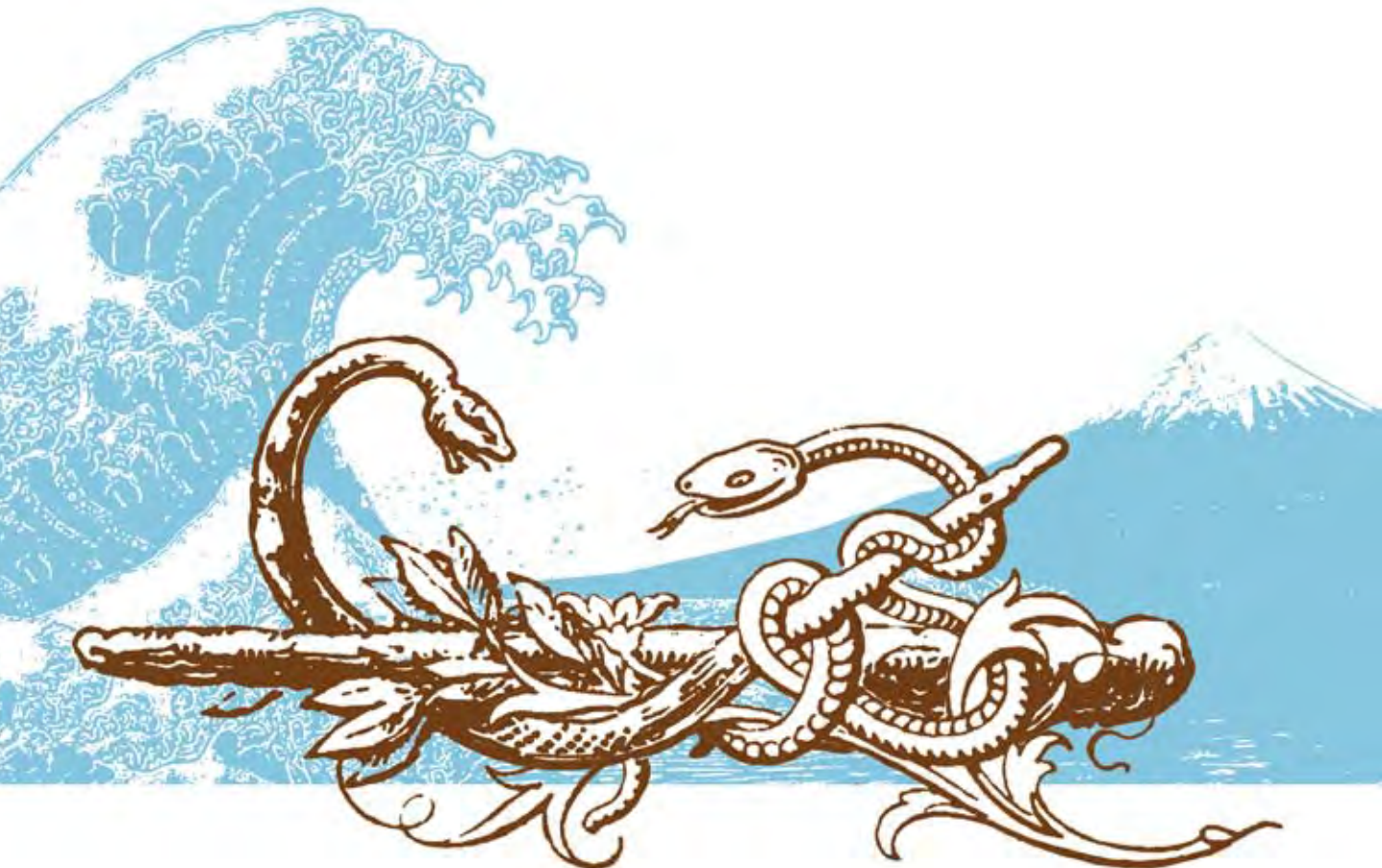


Figura 2.9.A. Representación del mito de Kai-Kai y Treng-Treng. Ilustrada por Reginio Muñóz.

producto del desagrado de los hombres, expresa su malestar a través de erupciones volcánicas y terremotos (Mege 1991). Esta leyenda también es conocida como el diluvio de Chiloé, y de acuerdo a la creencia popular en el cerro Tenten, donde se refugiaron los hombres, se conservaron algunos animales de cada especie y algunas semillas para multiplicarlos.

En el archipiélago de Chiloé se ha conservado una rica tradición cultural, donde la presencia de seres mitológicos con aspectos reptilianos ocupa un lugar destacado. Entre ellos se pueden mencionar (Mancilla-Pérez 2006) los siguientes:

- **Basilisco.** Nace de un huevo pequeño grisáceo incubado en un gallinero. Tiene la cabeza de gallo, el cuello es largo como serpiente y el cuerpo es de un ave pequeña, con alas y patas atrofiadas que lo obligan a arrastrarse (Figura 2.9.b). En la noche mientras las personas duermen, el Basilisco se alimenta del aliento y saliva de estos, razón por la cual las personas van perdiendo su energía hasta que mueren.
- **Colo Colo.** Criatura maligna representada en algunas zonas de Chile por el marsupial Monito de Monte (*Dromiciops gliroides*). Para los mapuches tiene forma de serpiente, nace de un huevo y se alimenta de la saliva de las personas.



Figura 2.9.B. Representación del mitológico Basilisco. Ilustrado por Reginio Muñóz.

- **Piuchén.** Forma parte de la mitología Mapuche y probablemente se inspiró en el vampiro (murciélago hematófago) *Desmodus rotundus*. Se asemeja a una serpiente voladora, pero es capaz de mutar a serpiente, ave, pez, murciélago. Se alimenta de sangre, y quienes le observan quedarían petrificados. Este ser mitológico ha expandido su distribución hacia el centro y norte de Chile.
- **Ngen winkul.** Son espíritus dueños de montañas y cerros. Algunos de estos espíritus son representados por serpientes en la cultura Mapuche. Otros por batracios, en el caso de los *gnenco*.
- **Culebrón.** Mito presente en todo Chile. Es un ser semejante a una serpiente, con patas cortas, que al deslizarse lo hace de manera serpenteante. Cada cierto tiempo se le acusa de atacar los gallineros y suele amantarse del ganado. El mustélido conocido como Quique (*Galictis cuja*) ha sido postulado como el culebrón en algunas localidades del país (Lobos com. pers.). En efecto cuando este mamífero se desplaza entre pastizales, solo se observa su cuerpo, el que se desplaza de manera serpenteante.
- **Piriquina.** Culebra de enormes dimensiones, que surge de manera periódica desde la profundidad de la tierra. Con su mirada es capaz de matar a un animal o a un humano. Al morir se desintegra en cientos de gusanos, uno de ellos volverá a convertirse en una Piriquina.
- **Cuchivilú.** Ser mitológico, mitad cerdo y mitad culebra. En el archipiélago de Chiloé se lo describe como una criatura que destruye los corrales de pesca durante la noche, contaminándolos además con sarna.
- **Llubay.** Reptil de un metro de longitud con piel plateada. Es un animal inmortal que es heredado por unas pocas familias de Chiloé, las que incrementan sus fortunas al poseer a este animal. Éste se alimenta de los cultivos de papas de los vecinos, quienes se ven afectados económicamente a diferencia de los propietarios del *Llubay*.



Figura 2.10. Reptil representado en petroglifo de Tamentica (dibujo de Jorge Bórquez, tomado de Mostny & Niemeyer 1983).

- **Vilpoñi.** Semejante a una lagartija grande, sería utilizado por los brujos para controlar ratones, arañas y otros animales perjudiciales. Sin embargo, los brujos pueden obligar al *Vilpoñi* a alimentarse de los cultivos de papas cuando los propietarios se niegan a pagar el derecho de protección.
- **Guirivilo.** Tiene la apariencia de un zorro, pero su cuerpo es largo como una serpiente. Vive en los remansos de los ríos, donde es capaz de hacer bajar el nivel de las aguas para que las personas se animen a cruzar y de este modo logra atraparlas y ahogarlas. Por ello los ríos deben ser atravesados en una embarcación para evitar el ataque del *Guirivilo*.

En relación a la representación de reptiles en el arte rupestre, se pueden observar diversos grabados en el norte de Chile (regiones I de Tarapacá y XV de Arica y Parinacota). Allí, la tradición Arcaica Temprana de las tierras altas (6000 - 7000 años ac), representó a serpientes, reptiles y anfibios en diversos sitios (Quebrada de Tarapacá, Cerros de Pintados, Quebrada de Guatacondo). Uno de los sitios más conocidos, corresponde al Oasis de Tamentica, donde los reptiles fueron representados en los petroglifos del área (Mostny & Niemeyer 1983), demostrando una temprana incorporación dentro de los símbolos culturales (Figura 2.10).

Anfibios y reptiles en la actualidad

Como antaño, los anfibios y reptiles siguen cumpliendo roles importante para el hombre. Dentro de los roles más utilitarios se puede señalar las importantes observaciones de Barbarán (2004), en los ecosistemas de la Puna Argentina y Boliviana. Este señala por ejemplo, que las larvas de anfibios en parches fríos junto a grasa de llama, aceite verde y semillas de lino son útiles para curar niños aicados (aire de los muertos que afecta a los niños). Friegas con sapos adultos sirven para sacar manchas de la piel y granos. Otros autores han indicado que tales



Tachymenis chilensis, foto Felipe Rabanal.

friegas pueden curar la culebrilla (virus herpes zóster). Barbarán también reporta que la cola de lagartijas (*Liolaemus*) sirven para cuajar la leche y aliviar dolores de quebradura de huesos (y de dientes según relatos recogidos en la localidad de Ollagüe en el Altiplano chileno, Mera & Lobos, datos no publicados). Además Barbarán (2004) señala que la grasa de la culebra (*Tachymenis peruviana*) se usa para aliviar dolor de huesos, riñones e inflamaciones. En distintas regiones del Perú es posible adquirir tónicos de reptiles y anfibios con diversas propiedades curativas (Figuras 2.11 y 2.12).

En la provincia Calchaquí, dice Quiroga (1929) que cuando no llueve se toma un sapo, se le ata una cuerda a una pata y se lo cuelga de la rama de un árbol para que muera, porque no quiso o no supo hacer llover, pues se supone que este animal es capaz por sí solo de producir la lluvia. Tal atribución corresponde también a la rana. Otras veces se aprisiona al animal contra el suelo, con el vientre hacia arriba para que lo queme el sol y se lo castiga con una rama de ortiga, hasta que llueva. Cosa parecida se hace en Entre Ríos, Argentina, pero allí se lo aprisiona con espinas de naranjo sobre una cruz de cenizas. En San Luís, Argentina, se lo cuelga de la rama de un árbol, y en la Pampa Central se echan sapos vivos en jagüeles para que conserven el agua, pues estos animales se encargan de abrir las vertientes (Bregante 1926). Otra creencia señala que colocarse un sapo (*Bufo arenarum*) atado en un paño, de vientre contra la mejilla, es bueno para calmar el dolor de muelas. La base científica, de esto radica en que, el anfibio puede secretar sustancias químicas del tipo aminas simpático-miméticas (adrenalina, noradrenalina) que son vasoconstrictoras, por lo tanto ayudarían a reducir el edema que comprime el nervio responsable del dolor (<http://www.cuco.com.ar/sapo.htm>). Quiroga (1929) menciona que en los valles Calchaquíes, las brujas se sirven de los sapos para causar daño a otras personas. Por otra parte,



Figura 2.11. Usos medicinales de lagartos en la actualidad. La etiqueta dice “Aceite de Lagarto. Poderoso reconstituyente. Eficaz para las afecciones bronquiales y pulmonares, contra la ronquera y la anemia. Adultos: Una cucharada antes del desayuno. Niños: Una o media cucharada según la edad. RSC Tumbes - Perú”. Foto Marcela Vidal Maldonado.

en algunas zonas de Bolivia, los lagartos son utilizados para curar fracturas y lastimaduras por caídas, a través del uso de “parche de lagartos”. Para ello se deben colocar varios lagartos recién muertos en la zona afectada, los que se deben envolver en un paño negro (<http://boliviaindigena.blogspot.com/2008/01/parche-de-lagarto.html>).

En Chile central y sur, la rana chilena (*Caudiverbera caudiverbera*) constituye un recurso alimentario de alto valor económico, situación que ha amenazado a las poblaciones silvestres (Glade 1988). Entre los campesinos de Chile central, existe la costumbre de dejar una rana chilena en los pozos y norias de agua de bebida, con la creencia de que estos animales purifican el agua (probablemente son bioindicadores de su calidad).

Sin embargo, en los últimos años, los anfibios han comenzado a tener roles más complejos. La sensibilidad de los anfibios frente al estrés ambiental, permite señalarlos como indicadores de la salud de los ecosistemas. Actualmente, existe una ardua discusión centrada en el fenómeno de la declinación global de anfibios, la que ha sido asociada principalmente a perturbación antrópica (Alford & Richards 1999), que incluye cambio climático (Pounds 2001, Carey & Alexander 2003), pérdida de hábitat (Petranka et al. 1993), aumento de la radiación ultravioleta (Anzalone et al. 1998, Lizana & Pedraza 1998) y contaminación (Lips 1998, Davidson et al. 2001). En este contexto, es muy probable que los anuros simbolizaran la salud del ambiente para las culturas precolombinas. La biodiversidad como concepto, ha sido tradicionalmente referida a la diversidad de genes, especies y ecosistemas. Sin embargo, existen aspectos culturales, que pueden estar implícitos en ella (e.g., el caso de mitos y leyendas en el sur de Chile). Por ello, la pérdida de biodiversidad sin duda va acompañada de pérdidas



Figura 2.12. Usos medicinales de anuros en la actualidad. Etiqueta del frasco izquierdo: “Poderoso tónico vitamínico (Extracto de Rana). Vitaminizado, muy bueno para el cerebro, para la anemia, tuberculosis, bronquios. Gran rejuvenecedor para los adultos a base de huevo de angelote, polen, miel de abeja, concentrado de rana, puro hierro y calcio. Dosis: Tomar 3 veces al día una cucharada”. Etiqueta frasco derecho: “Tónico de rana, anti-anémico. Tónico especial preparado a base de extracto de rana. Reforzado con miel de abeja, polen y maca. Dosis: Para adultos: 3 veces al día una copita. Para niños: 3 veces al día una cucharadita”. Foto Marcela Vidal Maldonado.

culturales. Hasta hace unos pocos años, los anfibios eran comúnmente percibidos como animales repulsivos. Hoy las problemáticas ambientales del planeta han puesto en relevancia a este grupo, en especial por su carácter de especies centinelas en estos complejos procesos. Por ello, la información e interrogantes del ayer, aportadas por anfibios y reptiles, tienen más que nunca un mensaje de futuro para las nuevas generaciones. La protección de los recursos biológicos y patrimoniales, son un requisito básico para la identidad de una nación, en el marco del creciente proceso de globalización.

Agradecimientos

A Doina Munita y Juanita Baeza quienes aportaron información a este escrito. Este trabajo fue parcialmente financiado por el proyecto FONDECYT 1060216 (a CRM) y una beca doctoral CONICYT (a GLV). Los autores agradecen los comentarios de los revisores anónimos.

Literatura citada

- Adán L & R Mera (1997) Acerca de la distribución espacial y temporal del Complejo Pitrén. Una reevaluación a partir del estudio sistemático de colecciones. Boletín de la Sociedad Chilena de Arqueología 24: 33-37.
- Aldunate C (1989) Estadio Alfarero en el sur de Chile. Culturas de Chile. En: Hidalgo J, V Schiappacasse, H Niemeyer, C Aldunate & I Solimano (eds), Prehistoria: 329-348. Editorial Andrés Bello, Santiago, Chile.
- Alford RA & SJ Richards (1999) Global amphibians declines: A problem in applied ecology. Annual Review of Ecology & Systematics 30: 133-165.
- Anderson KM (1969) Ethnographic analogy and archaeological interpretation. Science 163: 133-163.
- Anzalone CR, LB Kats & MS Gordons (1998) Effects of solar UV – B radiation on embryonic development in *Hyla cadaverina*, *Hyla regilla*, and *Taricha torosa*. Conservation Biology 12: 646-653.
- Armesto J, C Villagrán & C Donoso (1994). La historia del bosque templado chileno. Desde la era glacial a la industrial. Ambiente & Desarrollo (Chile) 10: 66-72.
- Arnold D (1985) Ceramic theory and cultural process. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. 288 pp.
- Artigas J (1976) Nombres nativos chilenos para plantas y animales. Departamento de Zoología, Universidad de Concepción. 41 pp.
- Barbarán FR (2004) Usos mágicos, medicinales y rituales de la fauna de la Puna del noroeste Argentino y sur de Bolivia. Contribuciones al manejo de vida silvestre en Latinoamérica (Bolivia) 1: 1-26.
- Berenguer J (1983) El método histórico directo en Arqueología. Boletín de Prehistoria de Chile 9: 63-72.
- Bregante O (1926). Ensayo de clasificación de la cerámica del Noroeste argentino. 321 pp.

- Carey C & MA Alexander (2003) Climate change and amphibian declines: is the relink? *Diversity & Distribution* 9: 111-121.
- Cei JM (1962) *Batracios de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago. Chile. cviii + 128 pp.
- Contreras L, D Quiroz, M Sánchez & C Caballero (2005) Ceramios, maíces y ranas: Un campamento El Vergel en las costas de Arauco. *Actas del XVI Congreso Nacional de Arqueología Chilena (Tomé)*: 357-367.
- Davidson C, HB Shaffer & MR Jennings (2001) Spatial test of the pesticide drift, habitat destruction, UV – B, and climate change hypotheses for California amphibians declines. *Conservation Biology* 16: 1588-1601.
- de Augusta FJ (1966) *Diccionario Araucano-Español*. Tomo I. Imprenta y Editorial San Francisco. Padre Las Casas. 304 pp.
- de Valdivia L (1887) *Arte, vocabulairo y confesionario de la lengua de Chile*. Leipzig BG Teubner.
- di Castri F (1968) Equisse écologique du Chili. En: Debouteville Cl & D Rapaport (eds), *Biologie de l' Amerique australe*: 7-52. Editions du centre national de la Recherche Scientifique. Paris.
- Dillehay T (1990) *Araucanía: Presente y pasado*. Editorial Andrés Bello, Santiago, Chile. 153 pp.
- Donoso-Barros R (1962) Prologo. En: Cei JM, *Batracios de Chile*: 9-13. Editorial Universitaria. Santiago. Chile.
- Espinoza G (1998) Lari y Jamp'atu, ritual del lluvia y simbolismo andino en una escena de arte rupestre de Arquilla, Norte de Chile. *Chungará (Arica)* 28: 133-157.
- Formas J (1995) Anfibios. En: Simonetti M, MTK Arroyo, A Spotomo & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 314-325. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT, Santiago.
- Furst PT (1994) *Alucinógenos y cultura*. Fondo de Cultura Económica. México. 342 pp.
- Glade AA (1988) *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. CONAF, Santiago. 67 pp.
- Gordon A & T Dillehay (1977) El simbolismo en el ornitomorfo Mapuche, la mujer casada y el "ketru metawe". *Actas del VII Congreso de Arqueología de Chile*: 304-316.
- Grebe ME (1988) Algunos paralelismos en los sistemas de creencia Mapuche: los espíritus del agua y de la montaña. *Boletín del Museo Regional de la Araucanía (Chile)* 3: 71-78.
- Izzi M (2000) *Diccionario ilustrado de los monstruos*. Olañeta JJ (ed), Colección Alejandría. España. 542 pp.
- Hilger MI (1957) *Araucanian child life and its cultural background*. Smithsonian Miscellaneous Collections (Washington) 133: 158-298.
- Levi-Strauss C (1968) *Mitológicas. Lo crudo y lo cocido*. Fondo de Cultura Económica. DF México. 395 pp.
- Lips KR (1998) Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12: 106-117.
- Lizana M & EM Pedraza (1998) The effects of UV – B radiation on toad mortality in mountainous areas of central Spain. *Conservation Biology* 12: 703-707.
- Mancilla-Pérez J (2006) *Magia y brujería en Chiloé. Secretos de mitología. Medicina popular*. (Edición propia). Castro, Chiloé. 74 pp.
- Mege P (1991) La imagen de las fuerzas. *Boletín del Museo Chileno de Arte Precolombino* 5: 9-22.
- Montané J (1968) Paleo-indians remains from Laguna de Tagua-Tagua. Central Chile. *Science* 161: 1137-1138.

- Mostny G & H Niemeyer (1983) *Arte rupestre chileno. Serie el patrimonio cultural chileno. Colección historia del arte chileno.* Publicación del departamento de extensión cultural del Ministerio de Educación. Santiago, Chile. 44 pp.
- Niemeyer H & L Weissner (1999) *Arte rupestre en la cuenca formativa del río Petorca I. Cerro Tongorito.* Actas del XI Congreso Nacional de Arqueología Chilena. Tomo I: 53-60.
- Núñez L, J Varela, R Casamiquela & C Villagrán (1994) *Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile.* Latin American Antiquity 5: 99-118.
- Olivos CG (2004) *Plantas psicoactivas de eficacia simbólica: indagaciones en la herbolaria Mapuche.* Chungará, Revista de Antropología Chilena. Volumen especial. Tomo II: 997-1014.
- Paymal N & C Sosa (1993) *Mundos Amazónicos. Pueblos y culturas de la Amazonia ecuatoriana.* Ediciones Sinchi Sacha. Primera Edición. Quito. Ecuador. 204 pp.
- Planella MT, F Falabella & B Tagle (2000) *Complejo fumatorio del período agroalfarero temprano en Chile Central.* Actas del XIV Congreso Nacional de Arqueología Chilena. Contribución Arqueológica N°5 Museo Regional de Atacama. Tomo 1: 895-909.
- Petranka JW, ME Eldridge & KE Haley (1993) *Effects of timber harvesting on southern Appalachian salamanders.* Conservation Biological 7: 363-370.
- Pough FH, RM Andrews, ML Crump, JE Cadle, AH Savitzky & KD Wells (2002) *Herpetology.* Prentice Hall. New York. 577 pp.
- Pounds JA (2001) *Climate and amphibian declines.* Nature 410: 639-640.
- Quiroga A (1929) *Folklore Calchaquí.* Revista de la Universidad de Buenos Aires, sección 6, tomo 5. Buenos Aires. 319 pp.
- Quiroz D, M Vásquez & M Sánchez (1997) *Quino-1, un sitio Alfarero Temprano en la región centro-sur: Noticia y comentario para un fechado.* Boletín de la Sociedad Chilena de Arqueología 24: 49-52.
- Rice P (1989) *Pottery analysis. A sourcebook.* The University of Chicago Press. Chicago and London. 559 pp.
- Rye O (1981) *Pottery technology. Principles and reconstruction.* Australian National University. Taraxacum. Washington, USA. 148 pp.
- Sepúlveda M, A Romero & L Briones (2005). *Tráfico de caravanas, arte rupestre y ritualidad en la quebrada de Suca (Extremo norte de Chile).* Chungará (Arica) 37: 225-243.
- Schultes RE & A Hofmann (2000) *Plantas de los dioses. Orígenes del uso de los alucinógenos.* Fondo de Cultura Económica. México. 208 pp.
- Villagrán C (1998) *Etnobotánica indígena de los bosques de Chile: sistema de clasificación de un recurso de uso múltiple.* Revista Chilena de Historia Natural 71: 245-268.
- Villagrán C, R Villa, LF Hinojosa, G Sánchez, M Romo, A Maldonado, L Cavieres, C Latorre, J Cuevas, S Castro, C Papić & A Valenzuela (1999) *Etnozoología Mapuche: un estudio preliminar.* Revista Chilena de Historia Natural 72: 595- 627.

Generalidades sobre anfibios y reptiles



Callopistes maculatus, foto Pablo Espejo.

Carlos F. Garin y Gabriel A. Lobos

Este capítulo resume los aspectos generales de la biología de anfibios y reptiles. El capítulo comienza con una breve discusión de las diversas propuestas existentes para explicar por qué anfibios y reptiles son estudiados en una sola disciplina, la herpetología. En lo que sigue, se analizan por separado algunas de las características más fundamentales de anfibios y reptiles, dando ejemplos de especies presentes en Chile. Cabe destacar que los herpetozoos exhiben una alta riqueza de especies, lo cual refleja una amplia variedad de mecanismos adaptativos, que les ha permitido asociarse a una gran diversidad de ambientes.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Aspectos generales de la herpetología	53
Termorregulación	54
Anfibios	55
Origen y diversidad	55
Estrategias reproductivas	55
La piel	57
Conducta	59
Descripción de especies	59
Algunas particularidades de los anfibios	60
Reptiles	61
Origen y diversidad	61
Estrategias reproductivas	63
La piel	65
Conducta	67
Descripción de especies	71
Conclusiones finales	71
Agradecimientos	72
Literatura citada	72



CARLOS F. GARIN

Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB),
Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.

GABRIEL A. LOBOS

Departamento de Ciencias Biológicas Animales,
Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Aspectos generales de la herpetología

La herpetología incluye el estudio de todos los aspectos de la biología (e.g., ecología, sistemática, conducta) de anfibios y reptiles. La etimología de la palabra herpetología deriva del vocablo griego ρεπτον (“herpeton”), cuyo significado literal es “animal que se arrastra”. Históricamente, la agrupación de anfibios y reptiles en una disciplina se debe al inglés John Ray, pionero en realizar un estudio sistemático de estos taxa en 1693. En su libro “*Synopsis methodica animalum quadrupedum et serpentini generis*”, coloca a estos taxa juntos, ya que ambos comparten la característica anatómica de tener un corazón con un solo ventrículo, mientras que aves y mamíferos tienen dos. Luego, Carl von Linné (Carlos Linneo), padre de la nomenclatura binominal y de la taxonomía moderna, en su obra “*Systema Naturae*” durante el siglo XVIII, no realizó avances sustanciosos en la taxonomía de este grupo, entre otras por considerar a estas criaturas como aborrecibles e “inferiores”. Linneo, a pesar de agrupar dos taxa distintos, sienta las bases dentro del sistema nomenclatural que comenzó a ser utilizado, para continuar estudiando estos taxa juntos. Dentro de las “horrendas” características de estos animales, según Linneo, se encuentra el hecho de ser animales helados (sangre fría). Por lo tanto, aparte de la razón histórica (y más bien anecdótica) por el cual anfibios y reptiles se estudian en conjunto, existe una razón biológica. Estos taxa comparten no solo las características de un corazón univentricular (aún cuando debe mencionarse que cocodrilos poseen un corazón bicameral), sino que además comparten la característica ancestral de la ectotermia u obtención de energía desde una fuente externa para alcanzar una adecuada temperatura corporal (ver más adelante y Capítulo 17). Debido a esta condición y a pesar de ser grupos tan disímiles, los herpetozoos juntos se diferencian de los otros vertebrados terrestres como mamíferos. En este sentido, la ectotermia permite explicar el cómo y por qué de muchos aspectos fisiológicos, morfológicos, conductuales y ecológicos en este grupo de organismos, lo cual ha determinado una inercia de ser estudiados juntos.

Anfibios y reptiles en conjunto presentan una alta riqueza de especies, con cerca de 14500 taxa reconocidos (AmphibiaWeb 2007, Uetz 2007), lo que ha determinado en este grupo una enorme variedad de características biológicas (e.g., fisiológicas, morfológicas, conductuales, ecológicas). El número de especies lejos de estabilizarse, continúa aumentando con tasas de 80 y 60 nuevas descripciones por año, para anfibios y reptiles respectivamente (Uetz 2000), superando marcadamente a lo que ocurre en otros grupos de vertebrados, como aves y mamíferos (Pough et al. 2004a). Sólo en Chile se han descrito al menos nueve especies de anfibios posterior al año 2000 (Ortiz & Díaz-Páez 2006, Veloso 2006), situación quizás más acentuada en el caso de los reptiles (e.g., Pincheira-Donoso & Núñez 2005). Varios factores explican este fenómeno (Hanken 1999), los que incluyen reordenamientos nomenclaturales por el uso de nuevos conceptos de especies (e.g., evolutivo; Frost & Hillis 1990), debido al desarrollo de nuevas herramientas moleculares (ver Capítulo 4) o por la inspección de áreas previamente poco o nada exploradas, donde se han descubiertos nuevas formas absolutamente desconocidas para la ciencia, incluso a nivel de familia (Biju & Bossuyt 2003).

Termorregulación

Tradicionalmente, los herpetozoos han sido llamados organismos de sangre fría, en comparación a las aves y mamíferos que son animales de sangre caliente, pues estos últimos poseen altas tasas de producción de calor dado su alto metabolismo. En términos generales, los organismos son clasificados en función de la fuente de energía usada para mantener la temperatura corporal en: endotermos (*endo* = adentro), dependientes de una fuente interna (metabolismo) como los mamíferos, y ectotermos (*ecto* = fuera), dependientes de una fuente externa (e.g., radiación solar) como los reptiles y anfibios (Pough & Gans 1982). Esto implica que para anfibios y reptiles, la disponibilidad de parches térmicos podría determinar interacciones competitivas entre los organismos (Magnuson et al. 1979). En la Figura 3.1, se muestra cuales son los mecanismos generales de ganancia y pérdida de calor para anfibios y reptiles.

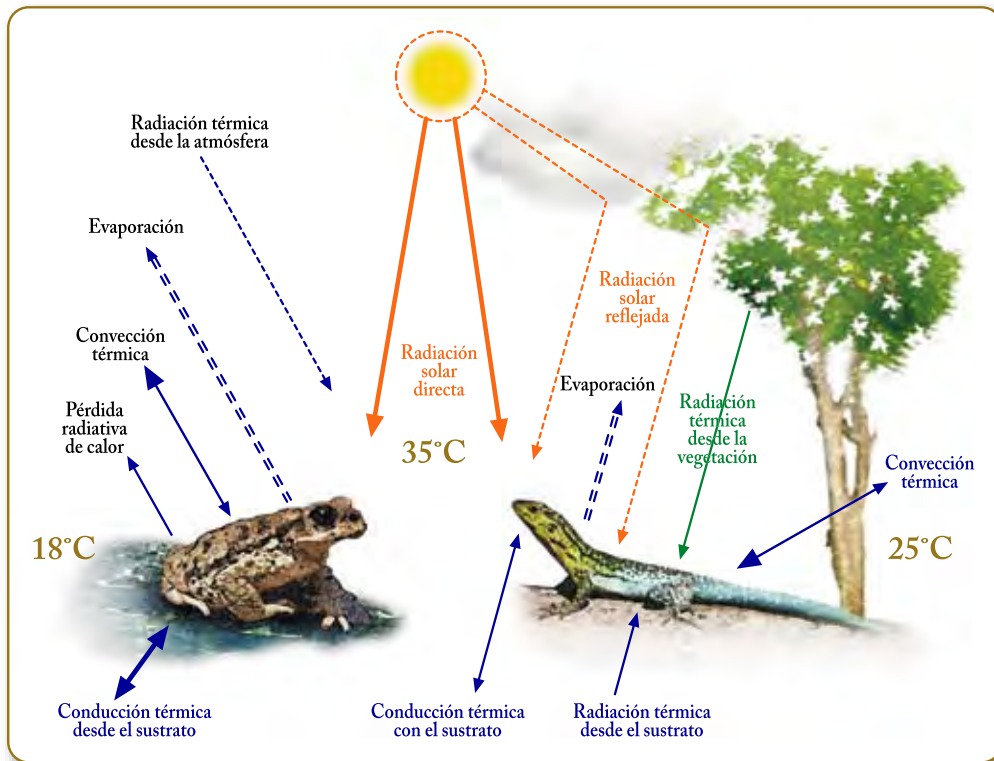


Figura 3.1. Intercambio de calor en anfibios y reptiles. La dirección de la flechas indica si existe ganancia o pérdida de calor. En caso de que la flecha sea bidireccional, esto indica que dicho mecanismo permite la ganancia y pérdida de calor, aún cuando uno u otro puede ser más importante, lo que es señalado con el grosor de la punta de la flecha. Se han ejemplificado diferentes parches térmicos en ambiente que los herpetozoos pueden explotar.

Anfibios

Origen y diversidad

Los anfibios modernos (Lissamphibia; *liss* suave, en alusión a la pérdida de escamas presentes en peces y anfibios extintos) se agrupan en tres órdenes: Caudata, Gymnophiona y Anura. El orden Caudata (salamandras y tritones) se caracteriza por la pérdida de pulmones y la ocurrencia de paedomorfosis (mantención de caracteres larvales en los adultos; Voss 1995, Voss & Shaffer 2000). El orden Gymnophiona reúne a las llamadas cecilias que corresponde al grupo más desconocido de anfibios, integrado por especies de vida acuática y hábitos fosoriales (Zardoya & Meyer 2000, 2001). Finalmente, el orden Anura reúne a los anfibios más conocidos como las ranas y sapos (Pough et al. 2004b). A pesar de que estos tres órdenes muestran caracteres morfológicos muy diferenciados, comparten una serie de caracteres derivados (grupo monofilético), como por ejemplo tener piel extremadamente glandular, productora de *mucus* y veneno (Pough et al. 2004a). Como se observa en la Figura 3.2, de las 6000 especies reconocidas (AmphibiaWeb 2007), el mayor porcentaje de ellos corresponde a Anura y es este mismo grupo el único representado en Chile (Veloso & Navarro 1988, Formas 1995).

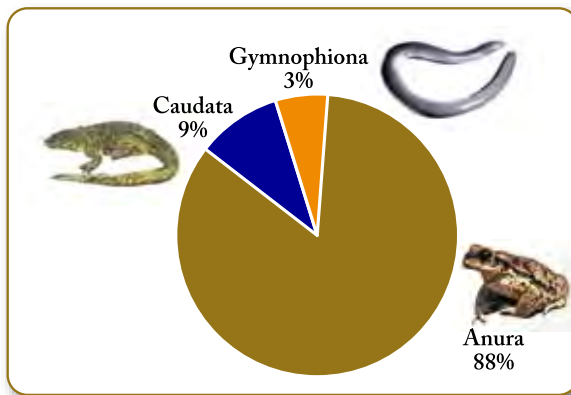


Figura 3.2. Porcentaje de especies descritas de cada uno de los órdenes de Amphibia.

Estrategias reproductivas

La vida de los anfibios (*amphi* = doble, *bios* = vida) transcurre entre dos medios: el terrestre y el acuático (Figura 3.3). A pesar de encontrarse adaptados para la existencia terrestre, sus huevos sin cáscara y sus larvas con branquias, los obligan a un desarrollo forzosamente acuático (o a lo menos en sitios de alta humedad). De esta manera, el ciclo reproductivo considera una fase acuática (huevos y larvas) y otra terrestre (juveniles y adultos). Como se muestra en la Figura 3.3, los adultos colocan los huevos en charcos u otros cuerpos de agua,

donde luego eclosionan las larvas (ver Capítulo 12). Estas se desarrollan en el medio acuático, las cuales luego de la metamorfosis pasan a ser llamados juveniles, los que se dirigen a ambientes terrestres (Kardong 2001). La metamorfosis es un mecanismo complejo gobernado por el sistema nervioso y endocrino (Dent 1988). Las larvas pasan por tres estadios del desarrollo. El primero, estado premetamórfico, se caracteriza por un crecimiento del cuerpo, donde la adenohipófisis produce grandes cantidades de prolactina que estimula el crecimiento (Dent 1988). Luego en el estadio prometamórfico, se desarrollan las extremidades posteriores, y comienza la respuesta de la Eminencia Media a la tiroxina, responsable de los cambios corporales. El tercer estadio es el clímax metamórfico, que finaliza con la transformación de la larva a juvenil (Kardong 2001), período en el cual se reabsorbe la cola y comienza la etapa de crecimiento que permitirá al individuo convertirse en adulto.

Muchas especies de anfibios han optado por estrategias reproductivas del tipo r-estratega, en la que colocan una gran cantidad de huevos, de los cuales solo unos cuantos llegan a la adultez. En la estrategia opuesta, k-estratega, se deposita un menor número de huevos, los que reciben algún grado de cuidado parental, particularmente en especies de ambientes terrestres (ver Capítulo 12, Pough et al. 2004b). Un caso especial es el cuidado de huevos en el estómago de hembras del género australiano *Rheobatrachus* (Angulo 2002). Otro caso interesante se da en los representantes del género *Rhinoderma* (presente en Chile), donde los machos incuban las larvas en sus sacos bucales hasta la metamorfosis (*Rhinoderma darwini*) o hasta estadios de mayor desarrollo como en *R. rufum* (de la Espada 1872, Goicoechea et al. 1986, Busse 2002). Del mismo modo, gran parte de las especies que habitan en los bosques templados del sur de Chile, tienen larvas que prácticamente se desarrollan en ambientes de cavernas con escasa luz (e.g., *Eupsophus roseus*), donde sólo cabe la posibilidad de alimentarse de las reservas de vitelo del huevo (Formas 1981).

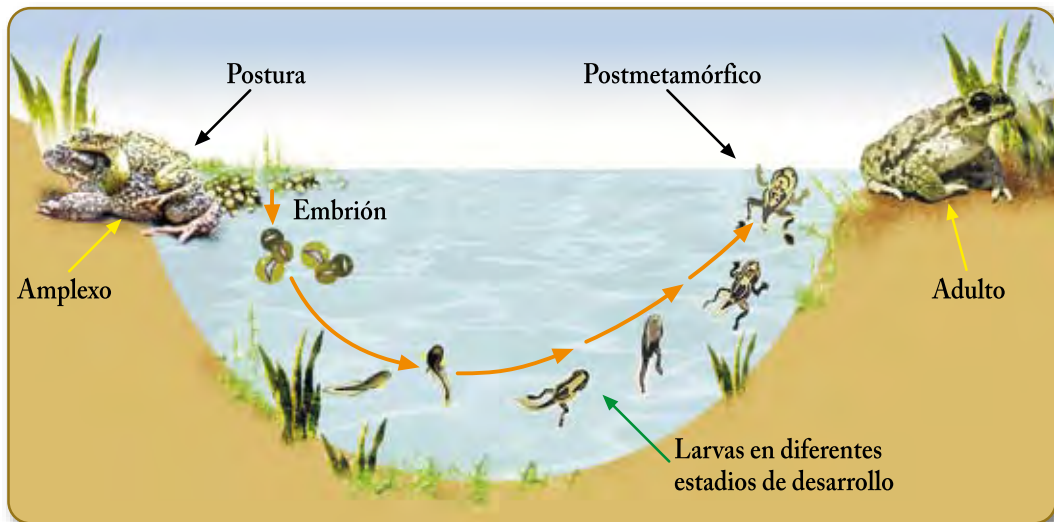


Figura 3.3. Ciclo de vida de un anfibio anuro.

La piel

El hecho de que los anfibios logran conquistar los medios terrestres, pero permanecen fuertemente ligados a los medios acuáticos, determina varias particularidades en su organización corporal. Por ejemplo, en general la piel de estos organismos es delgada y sin barreras para la pérdida de agua (Figura 3.4). La piel suele mantenerse húmeda, entre otras, gracias a una serie de glándulas (ver más adelante). Sin embargo, esta delgadez, su humedad y la existencia de una importante red de capilares de la epidermis y la dermis les permite realizar intercambio gaseoso a través de ella (ver Feder & Burggren 1992, Capítulo 17). Por otra parte, son estas mismas características de la piel las que determinan que la gran mayoría de los anfibios sean muy sensibles a la deshidratación (e.g., altas temperaturas, viento), por lo que es frecuente observarlos más activos durante la noche u ocupando sitios con baja exposición a la radiación solar. Así mismo, estos rasgos de la piel de anfibios los hace particularmente sensibles a exposición a contaminantes (Gascon et al. 2005).

Existen dos tipos de glándulas fundamentales en la piel de los anfibios. Una de ellas son las encargadas de la producción de secreciones mucoproteicas con diversas funciones (Figura 3.4), como la mantención de la humedad de la piel, lo cual entre otras facilita el intercambio gaseoso. Estas glándulas pueden ser mucosas o granulares (Porter 1972), las cuales pueden también ser modificadas durante el período reproductivo como respuesta a la producción de hormonas sexuales (andrógenos). De hecho, en algunas especies existe un desarrollo de grupos de glándulas mucosas en los machos las que se cornifican adquiriendo una apariencia espinosa. Estas glándulas reproductivas se pueden desarrollar en diversas partes del cuerpo, e.g., en mano, antebrazo y pecho (característico del género *Alsodes*, presente en Chile), vientre

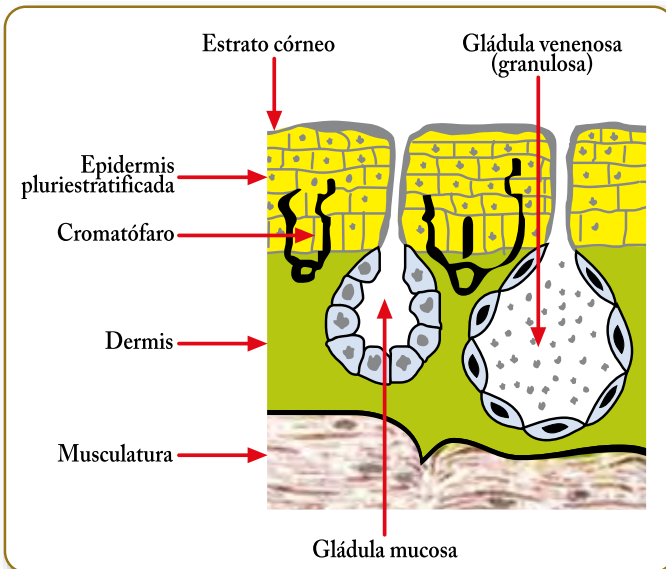


Figura 3.4. Esquema de una porción de la piel del cuerpo de un anfibio.

(glándulas adhesivas), fémur (glándulas femorales), que permitirían al macho asegurar a la hembra durante el amplexo (i.e., abrazo copulatorio) o incluso ser usadas durante combates (Figura 3.5A y B). El otro tipo de glándulas son las granuladas (Figura 3.4), las que producen secreciones de naturaleza química extremadamente variada, e.g., alcaloides hidro y liposolubles, aminos, péptidos, proteínas y esteroides (Daly 1995), cuya principal función es la defensa contra microorganismos y depredadores. Muchos de estos compuestos son generados *de novo*, mientras que los alcaloides son obtenidos principalmente de la dieta (Daly 1995) como hormigas, coleópteros o diplópodos. En algunos taxa, las glándulas granuladas se encuentran en agrupaciones macroscópicas, como en el caso de las glándulas paratoídeas y verrugas cutáneas en Bufonidae que liberan toxinas (Figura 3.5C). Otro ejemplo, son las glándulas lumbares del

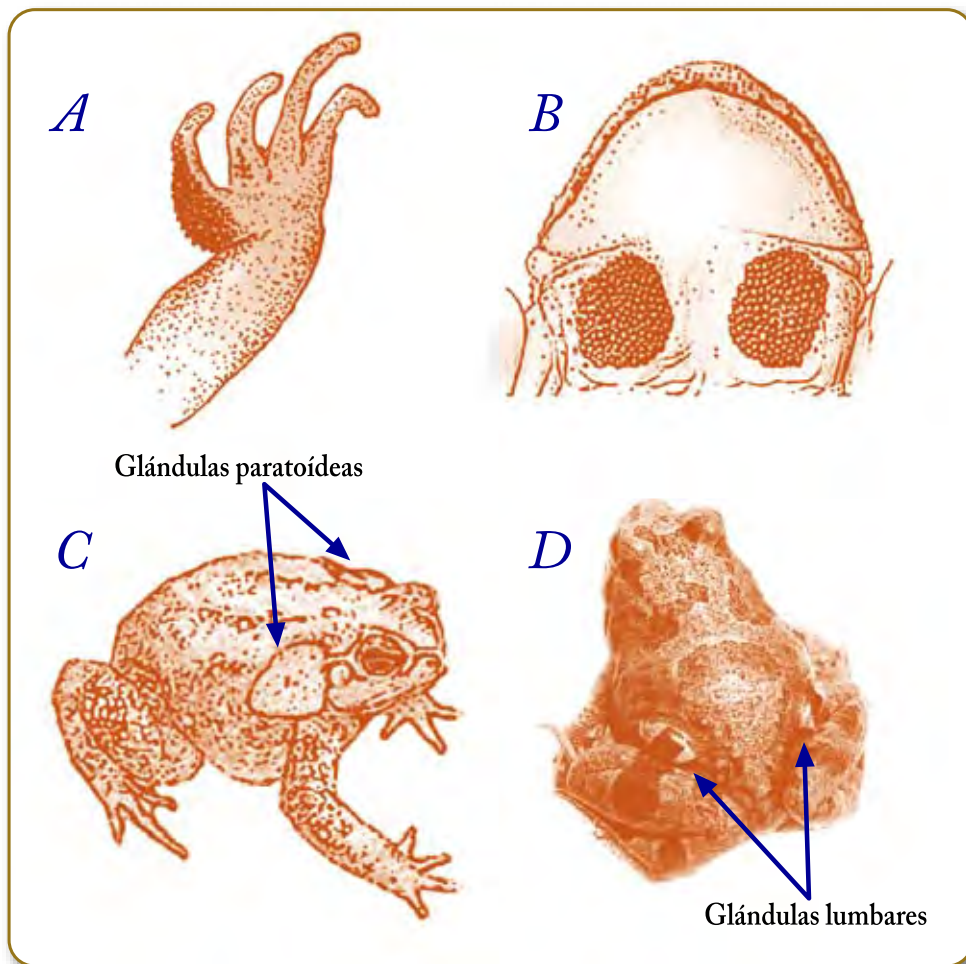


Figura 3.5. Formaciones queratinosas A- Mano derecha de *Telmatobius* sp. Extraído y modificado de Ceí (1962). B- Pecho de *Alsodes kaweshkari* Extraído y modificado de Formas et al. (1998). Glándulas C- Paratoídeas de *Bufo* y D- Lumbares de *Pleurodema*.

género *Pleurodema*. En este caso, no solamente tienen una función defensiva por la secreción de toxinas, sino también por la disposición de sus cromatóforos dérmicos, los que en algunos casos las hacen similar a grandes ojos (Figura 3.5D) que eventualmente pueden disuadir y/o distraer a posibles depredadores (Ceí 1962).



La imagen muestra en detalle, las glándulas modificadas en la piel de un *Bufo spinulosus*.
Foto Mariana Acuña Retamar.

Conducta

Probablemente una de las conductas más notorias de los anuros son sus cantos, los cuales son más frecuentes durante el atardecer y la noche, horas en las que ya no existe sol y no existe peligro de deshidratación. Los cantos son principalmente de dos tipos. Por una parte, está el de cortejo, sólo emitido por machos, con el cual intentan atraer a las hembras durante la época reproductiva, las cuales usan las características de estos cantos para seleccionar a los machos. Sin embargo, en algunas pocas especies las hembras cantan en respuesta al canto de los machos (Bosch & Márquez 2001). Por otra parte, está el canto de liberación o vibración sexual preventiva, el cual es emitido por machos y hembras de algunas especies para indicar que no son individuos receptivos para la reproducción (Penna & Veloso 1982). Una revisión más detallada de estos rasgos conductuales se puede encontrar en el Capítulo 18.

Descripción de especies

En general, las descripciones de herpetozoos implican la entrega de dos grandes tipos de información, características morfológicas y moleculares. Dentro de los caracteres morfológicos tradicionalmente utilizados, se encuentra la cuantificación de una serie de medidas, algunas de las cuales se muestran en la Figura 3.6. Con el estudio de estas mediciones es posible diferenciar a nivel inter o intra específico, además de permitir la descripción de caracteres diagnósticos

(o únicos) que definen a una especie. Existe una gran diversidad de otras características morfológicas posibles de utilizar en la descripción de especies, incluidas la ocurrencia de bandas dorsales o presencia de glándulas prominentes (e.g., Formas et al. 2008). Por otra parte, para la descripción de las larvas se utilizan solo algunas de las mediciones propias de los adultos (e.g., Formas & Brieva 2004).

Algunas particularidades de los anfibios

Tradicionalmente los anfibios han sido considerados animales repulsivos, lo cual ya fue claramente planteado por Linneo (Pough et al. 2004a). Esta visión ha cambiado y actualmente existe una creciente preocupación por la pérdida de anfibios a nivel global (Alford & Richards 1999). Más aún, dada la gran sensibilidad de este grupo a las condiciones ambientales, actualmente se las considera especies centinelas de procesos globales. Dentro

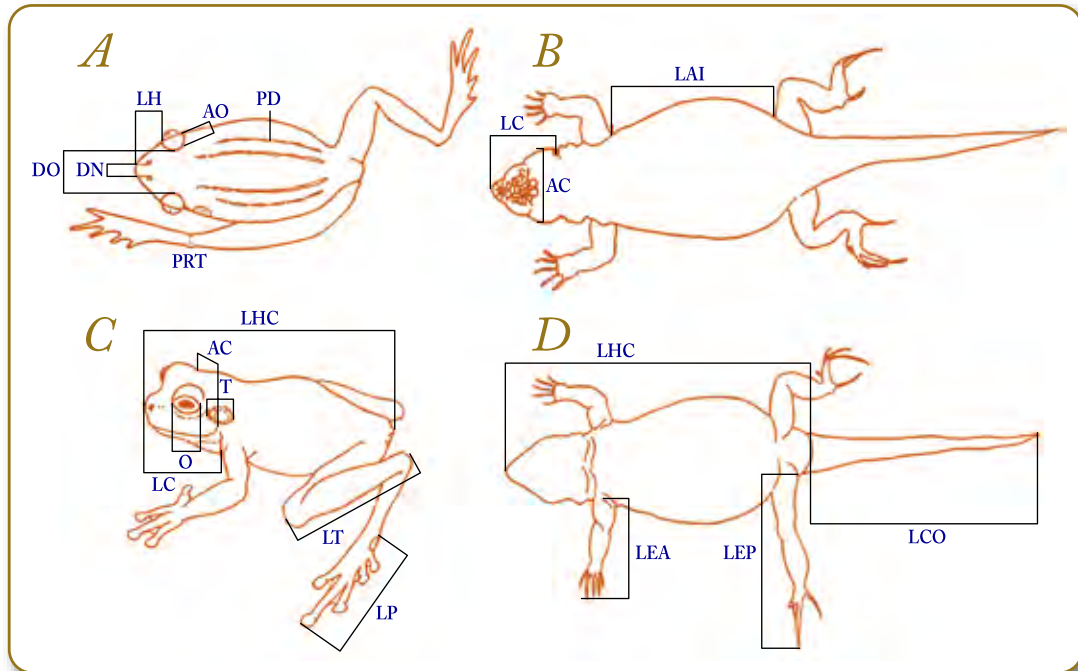


Figura 3.6. Caracteres morfolométricos de importancia taxonómica en herpetozoos. A- Vista dorsal y B- Vista lateral de Anura, C- Vista dorsal y D- Vista ventral de Sauria. AC: Ancho de la cabeza, AO: Ancho del ojo, DN: Distancia internasal, DO: Distancia interocular, LC: Largo de la cabeza, LCo: Longitud de la cola, LAI: Longitud axila-ingle, LEA: Longitud de la extremidad anterior, LEP: Longitud de la extremidad posterior, LH: Longitud del hocico, LHC: Longitud hocico-cloaca, LP: Longitud de la pata, LT: Longitud de la tibia, O: Longitud de ojo, PD: Pliegue dorsal, PRT: Posición relativa de la articulación tibio-tarsal y T: Longitud del tímpano. A y B extraídos y modificados de Cei (1980), C y D de Pincheira-Donoso & Núñez (2005).

de las hipótesis señaladas para explicar la declinación de anfibios está el cambio climático (e.g., Carey & Alexander 2003), pérdida de hábitat (e.g., Petranks et al. 1993), aumento de la radiación ultravioleta (e.g., Lizana & Pedraza 1998), enfermedades (e.g., Weldon et al. 2004), contaminación (e.g., Davidson et al. 2001) e introducción de especies (e.g., Kats & Ferrer 2003).

Los anfibios en Chile, con su alto grado de endemismo (ver Capítulo 8), son un importante componente de la biodiversidad nacional. Sin embargo, aún cuando no existen datos concretos, los anfibios en Chile estarían en un proceso de declinación debido a la pérdida de hábitat e introducción de especies (Glade 1988, Veloso & Navarro 1998), siendo particularmente relevante el efecto de la introducción de la Rana africana, *Xenopus laevis*. El problema fundamental con *X. laevis* es que actúa como un dispersor del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Weldon et al. 2004), agente destructor de zonas queratinizadas en larvas (estructuras bucales) y adultos (piel), lo que se ha asociado a procesos de declinación de poblaciones de anfibios en otras latitudes (e.g., Berger et al. 1998, Mazzoni et al. 2003, Hanselmann et al. 2004) y que recientemente está siendo investigado en Chile (Solís, Lobos & Bosch en preparación).

Reptiles

Origen y diversidad

Desde la perspectiva de la taxonomía tradicional (Lineana), la Clase Reptilia está representada en la actualidad por cuatro ordenes (Hickman et al. 1998): Testudines o Chelonia (tortugas), Squamata (lagartos, serpientes, anfisbénidos), Rhynchocephalia (tuataras) y Crocodylia (cocodrilos). Sin embargo, desde la perspectiva filogenética, ésta clase constituye un grupo parafilético (que no descienden de un ancestro común), dada la exclusión de las aves (Figura 3.7); éstas junto a los cocodrilos constituyen los arcosaurios actuales (Hickman et al. 1998). Aunque desde la perspectiva filogenética las aves debieran ser consideradas como reptiles, este libro considerará a la clase Reptilia en términos tradicionales, excluyendo a las aves. Hasta la fecha, se han descrito cerca de 8200 especies de reptiles vivientes (Uetz 2007), constituyendo el tercer grupo más diverso dentro de los vertebrados, luego de peces y aves. Sin embargo y considerando que se describen uno o dos nuevos taxa por semana (Uetz 2007), es muy probable que en un futuro cercano este grupo supere a las aves en número de especies.

Los reptiles pertenecen a dos linajes de amniotas (i.e., sus huevos tienen amnios, ver más adelante) diferenciados durante el período Carbonífero de la era Paleozoica hace unos 300 millones de años (Pough et al. 2004a): Anapsida (del griego *an* = sin y *apsid* = arco) que

incluye a Testudines, y Diapsida (del griego *di* = doble y *apsid* = arco), que incluye a Squamata, Rhynchocephalia y Crocodylia. Los taxa actuales son un remanente de la era Mesozoica, que prosperaron durante cerca de 160 millones de años, llegando a ser las formas dominantes entre los vertebrados terrestres (Pough et al. 2004a). Debido a extinciones masivas ocurridas durante el período Cretácico y Terciario, de los 18 órdenes existentes en el pasado, sólo cuatro de ellos persisten en la actualidad. La mayor proporción de reptiles corresponden a escamosos (Squamata) con 7900 especies, y como se observa en la Figura 3.8, de éstas, el mayor porcentaje corresponde a Sauria y Serpentes, grupos mayoritariamente representados en Chile

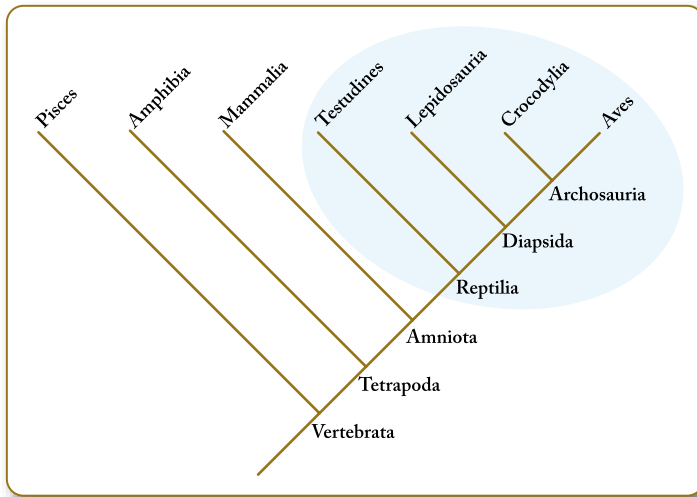


Figura 3.7. Esquema que indica la parafilia de los reptiles (círculo) donde aparecen las aves como perteneciente a los reptiles

El resto de los reptiles son principalmente tortugas, con cerca de 300 especies agrupadas en 13 familias. Dentro de estas, dominan los taxa acuáticos o semiacuáticos de sistemas dulceacuícolas, aunque una familia es exclusivamente terrestre (Testudinidae, 51 especies) y dos son marinas (Cheloniidae, con seis especies y Dermochelyidae con una). Finalmente, dos órdenes constituyen una pequeña proporción del total: Crocodylia (23 especies) y Rhynchocephalia, este

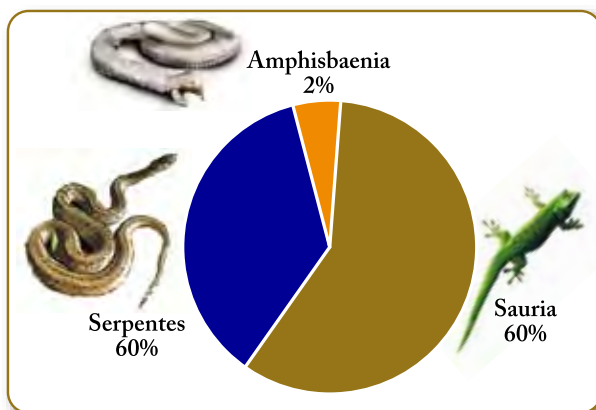


Figura 3.8. Porcentaje de especies descritas de cada uno de los subórdenes de Squamata.

último representado sólo por *Sphenodon punctatus* y *S. guntheri*, especies restringidas a pequeñas islas de Nueva Zelanda (Pough et al. 2004b). Los reptiles de Chile (aproximadamente 115 especies) están representados por saurios, serpientes y tortugas marinas, tanto en Chile insular (Isla de Pascua) como continental (ver Capítulo 4); en este último se distribuyen desde el límite norte (17°30'S) hasta Tierra del Fuego (53°30'S) y desde el nivel del mar hasta los 3000-4500 m, en el límite de la vegetación en la alta cordillera (Donoso-Barros 1966).

Estrategias reproductivas

Antes de analizar someramente las estrategias reproductivas en reptiles, es importante destacar que los hechos fundamentales que permitieron a este grupo independizarse del medio acuático, fue la evolución del huevo amniótico y la piel impermeable. El amnios es una cavidad llena de líquido (Figura 3.9), donde se aloja y desarrolla el embrión sin problemas de desecación. Esta cavidad junto con los otros anexos embrionarios, actúa como tampón a los cambios

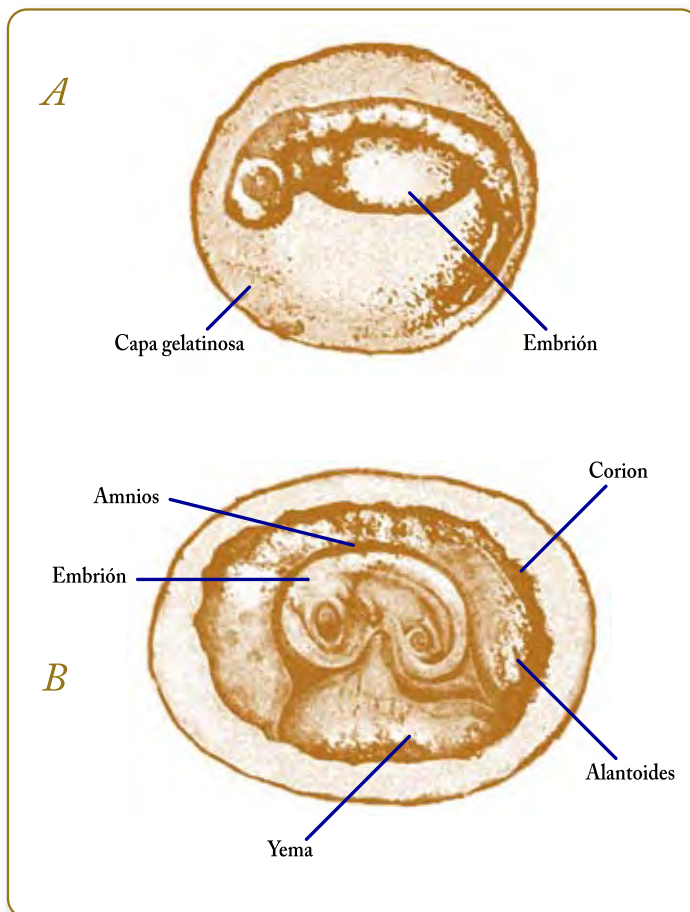


Figura 3.9. Comparación entre: A- huevo anamniótico de anfibio y B- huevo amniótico de reptil.

de temperatura ambiental. Externamente, el embrión está rodeado por el corion, membrana que junto a la cáscara calcárea (Figura 3.9) constituyen importantes barreras de protección para el embrión, aunque permiten el necesario intercambio gaseoso con el ambiente (vapor de agua, CO_2 y O_2). En general, la cáscara es resistente a la pérdida de agua, aún cuando algunos reptiles requieren absorber agua del ambiente para el normal desarrollo embrionario (ver Capítulo 13).

La norma dentro de los reptiles es la reproducción sexual, aún cuando se ha descrito especies partenogénicas en Squamata (Vrijenhoek et al. 1989), cuyas poblaciones están compuestas sólo por hembras, las que se habrían originado por hibridación interespecífica (Dawley 1989). Para los taxa con reproducción sexual, la fecundación es interna mediante órganos copuladores. Las tortugas y cocodrilos poseen un órgano copulador simple o pene, mientras que en lagartos, serpientes y anfisbénidos, estos órganos son pares o hemipenes (singular hemipenis) (Figura 3.10). El hemipenis está conformado por un tallo y un bulbo terminal con uno o dos lóbulos, y su superficie se encuentra generalmente ornamentada con espinas (Lobo 2000), pliegues o protuberancias. Sólo un hemipenis es utilizado durante la cópula.

Según el modo de paridad, los reptiles pueden ser ovíparos o vivíparos, es decir colocan huevos o paren crías vivas respectivamente (Capítulos 13 y 14), siendo la oviparidad la condición ancestral y dominante dentro de Reptilia (Pough et al. 2004b). El tamaño y la forma de los huevos es muy variable (Porter 1972), desde esferas redondas en algunas tortugas hasta formas alargadas en serpientes y anfisbénidos. Las tortugas ponen hasta unos 200 huevos por postura (*Chelonia mydas*), mientras que en cocodrilos el valor máximo de postura es cerca de 60-100 huevos (*Crocodylus niloticus*). Los saurios en cambio, rara vez superan los 20 huevos (Figura 3.11), mientras que las serpientes depositan un número mayor de huevos, el que puede variar desde cuatro a 104 por postura (*Farancia abacura*). Por otro lado, la viviparidad, i.e., la retención del embrión en el oviducto, ha evolucionado de manera independiente al menos 100 veces, estando presente en el 20% de los Squamata (Guillette 1993). Dentro de los taxa vivíparos, existe un

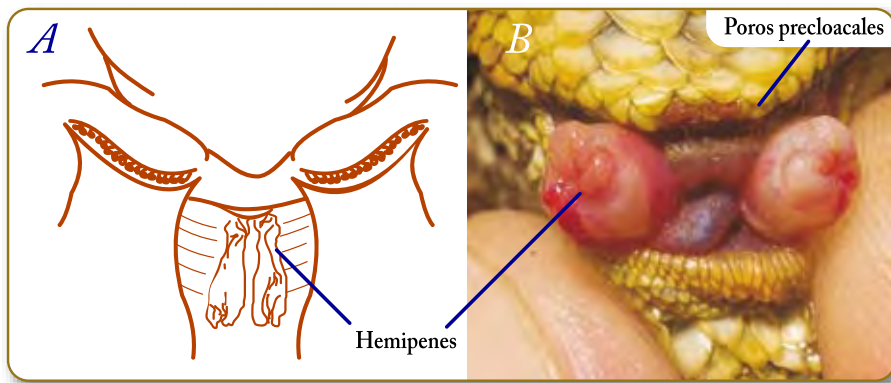


Figura 3.10. A- Esquema de la posición de los hemipenes en la cola de un Squamata. B- Hemipenes de *Liolaemus nitidus*. Foto Yamil Hussein.

continuo en cuanto a la nutrición del embrión, desde los que se alimenta exclusivamente del vitelo del huevo a los que obtienen la totalidad de los nutrientes a través de conexiones placentarias con la madre (e.g., *Mabuya*, Blackburn 1992). En Chile, de las 86 especies terrestres, el 44% es ovípara y el 56% es vivípara. Para el caso de la ovíparas (Figura 3.11), las posturas fluctúan entre uno (*Homonota gaudichaudii* y *Liolaemus bibronii*) y más de 10 huevos (*Philodryas chamissonis*). Las especies vivíparas presentan camadas entre uno (*Phymaturus palluma*) y nueve crías (*Liolaemus magellanicus*) (ver Capítulo 14).

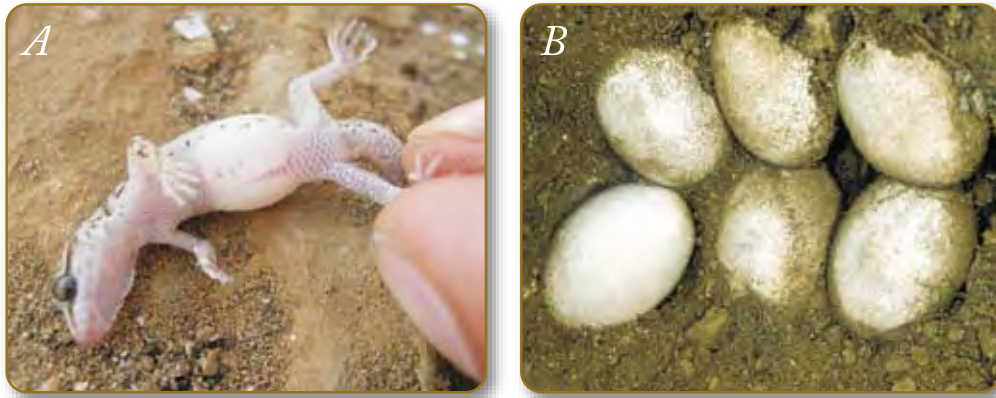


Figura 3.11. A- Hembra oviplena de *Homonota gaudichaudii*, nótese el gran tamaño proporcional que alcanza su único huevo. Foto Carlos Garin. B- Ovipostura de *Liolaemus* sp. Foto Yamil Hussein.

La piel

El segundo avance importante para la colonización definitiva del ambiente terrestre por parte de los reptiles, fue la evolución de una piel gruesa, dura, impermeable y seca, que forma escamas. A diferencia de los anfibios, cuya piel presenta abundantes glándulas mucosas y de veneno, la piel de los reptiles es prácticamente aglandular y cuando existen, éstas se encuentran agrupadas en áreas específicas del cuerpo. En Squamata, es posible encontrar conjuntos glandulares en forma de poros en la zona femoral ventral (e.g., Teiidae, Gymnophthalmidae) o en el borde de la zona precloacal (e.g., Amphisbaenidae, Tropicuridae, Figura 3.10B). Estos poros son exclusivos o más activos, en la mayoría de los casos, en los machos y secretan compuestos que permiten la comunicación química dentro y entre especies (Labra et al. 2001, ver Capítulo 19).

Tanto la dermis como la epidermis se encuentran muy engrosadas, estando esta última conformada por un estrato germinativo celular y uno córneo de naturaleza principalmente proteica (queratina α y β ; Figura 3.12). Dado que la piel no es elástica, a medida que los individuos crecen es necesario cambiarla, proceso conocido como ecdisis o muda. Durante este proceso las capas externas de la epidermis (estrato córneo) son cambiadas por nuevas células a nivel del estrato germinativo epidermal (Figura 3.12). En Squamata este es un proceso

sincrónico en todo el cuerpo, lo que se manifiesta en una muda completa de una sola pieza (Serpentes) o en grandes fragmentos (Sauria). Las escamas derivan fundamentalmente de la epidermis y su forma, tamaño, número, disposición y ornamentación son muy variables entre los taxa, particularmente dentro de Squamata en los que ha constituido un importante carácter

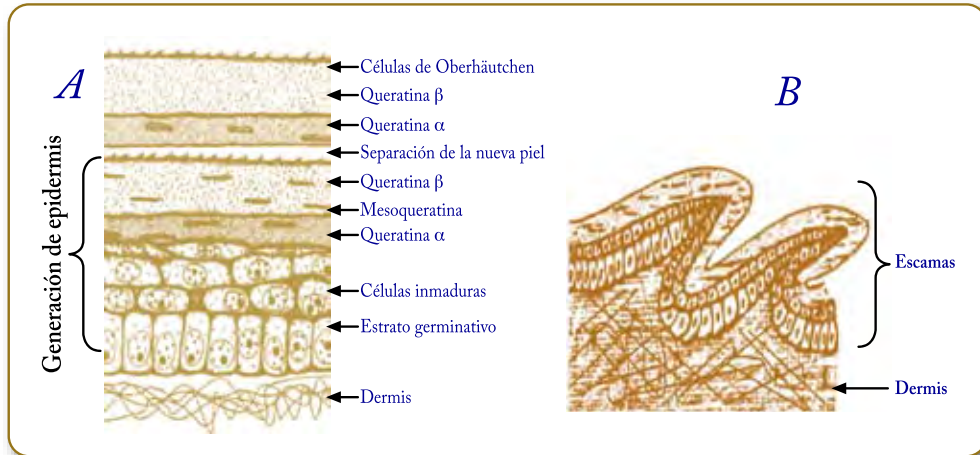


Figura 3.12. Esquemas de la piel de un Squamata. A- Distintos estratos de la piel. Se muestra además la separación de parte de la piel, durante la muda. B- Plegamiento de la piel que da origen a las escamas.



Figura 3.13. Variación en la forma, tipo y disposición de las escamas del dorso con importancia taxonómica en el género *Liolaemus*. A- Triangulares lanceoladas, quilladas mucronadas e imbricadas en *L. nitidus*. B- Subtriangulares, levemente quilladas y subimbricadas en *L. juanortizi*. C- Redondeadas, lisas y subimbricadas en *L. jamesi*. D- Redondeadas granulares, lisas y yuxtapuestas en *L. patriciaturrae*.

sistemático (Figura 3.13). En tortugas y cocodrilos se depositan estructuras óseas (osteodermos) en la dermis, los que aportan gran rigidez y dureza a la piel, situación notable en el caso de los cocodrilos.

Conducta

Probablemente una de las características que más llaman la atención en el caso de Squamata, es su capacidad de cortar la cola, lo que se conoce como autotomía caudal. Esto se debe a que existen planos de fractura en el cuerpo de las vértebras caudales (habitualmente entre la cuarta y novena), en donde se produce el corte por acción refleja, que genera la contracción violenta de los músculos metaméricos ubicados entre las vértebras (Figura 3.14). Este reflejo se activa como respuesta motora a la agresión y la cola separada, continúa en movimiento gracias al metabolismo anaeróbico de sus músculos. La cola regenerada es más corta y es sustentada por cartílago y no por huesos óseos. Dentro de los saurios, la autotomía caudal se considera un carácter derivado, aunque se ha perdido en muchos taxa e.g., Agamidae, *Varanus*, *Diplolaemus*, éste último presente en Chile. Para el caso de las lagartijas del género *Liolaemus* presentes en Chile, Núñez & Yáñez (1984) estudiaron el sitio de corte de la cola de 13 especies sin encontrar ningún patrón claro del sitio de corte.

Otros mecanismos de defensa conductual desarrollados en reptiles tiene que ver con la evolución de las glándulas productoras de veneno y de mecanismos para su inoculación. Sólo dos especies de saurios son venenosos, ambos pertenecientes a la familia Helodermatidae: *Heloderma horridum* y *H. suspectum* (en Norteamérica). En ambos casos la glándula de veneno se ubica a lo largo de la superficie lateral de ambas mandíbulas y sus secreciones se vierten al piso de la boca (Pough et al. 2004b). En las culebras en cambio, es donde se ha producido el mayor desarrollo de esta estrategia, cuya finalidad primaria es la captura de presas y la ayuda a



Individuo de *Liolaemus ornatus* con su cola cortada (autotomizada)

Foto Daniel González Acuña.

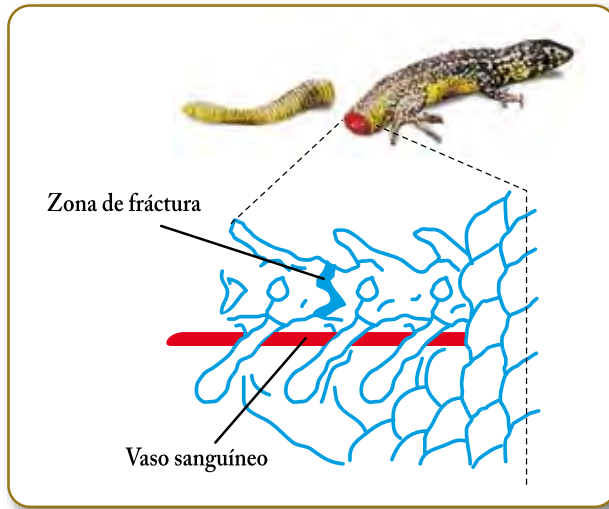


Figura 3.14. Zona de fractura en las vértebras de la cola en Squamata.

la ingestión de estas, además de plantearse que facilitaría la digestión. Sin embargo, claramente ésta estrategia en forma secundaria, constituye un mecanismo defensivo (Pough et al. 2004b).

Según la existencia o ausencia de un par de dientes maxilares inoculadores de veneno (colmillos), las serpientes se pueden clasificar en glifodontas y aglifas, respectivamente (Figura 3.15). Dentro de las glifodontas, las serpientes opistoglifas tienen los colmillos en posición posterior, los que generalmente poseen un canal semicerrado por donde escurre el veneno (Donoso-Barros 1966, Porter 1972, Pough et al. 2004b). Esta condición constituye un modo poco efectivo de inoculación y se ha desarrollado exclusivamente dentro de Colubridae, por lo



En este macho de *Liolaemus pictus* se aprecia el proceso de cambio de piel en la región del cuello.

Foto Nicolás Lagos Silva.

que esta presente en *Philodryas chamissonis* y *Tachymenis chilensis*, las culebras más frecuentes y de mayor distribución en Chile (Donoso-Barros 1966). *Philodryas chamissonis* presenta los colmillos con un canal muy poco pronunciado que carece completamente en algunos ejemplares (Donoso-Barros 1966).

Por otra parte, la posición anterior de los colmillos permite diferenciar a las serpientes en proteroglifas y solenoglifas. En la primera, los colmillos se encuentran erectos y fijos y poseen un surco profundo que en algunos casos puede llegar a ser completamente cerrado (Donoso-Barros 1966) como en Elapidae (e.g., cobras, corales, serpientes marinas como *Pelamis* de la Isla de Pascua). La condición solenoglifa, propia de Viperidae (víboras), es la más especializada, con colmillos huecos donde el veneno escurre a través de un canal central y se encuentran en posición horizontal durante el reposo. Luego, en el momento de morder, los colmillos se erectan gracias a un mecanismo de palancas formado por huesos y músculos maxilares (Pough et al. 2004b).

El veneno es secretado por glándulas salivales modificadas ubicadas a lo largo de la parte posterior del labio superior (Figura 3.15), el cual esta compuesto de proteínas con efectos tóxicos como enzimas proteolíticas (digestión de proteínas), fosfolipasas (destrucción de membranas celulares), oxidasas (destrucción de tejidos), colinesterasas y polipéptidos básicos (bloqueo de la transmisión neuromuscular) (Elliott 1978). Las toxinas proteolíticas de *T. chilensis*, coagulantes y ligeramente hemolíticas, causan edemas duros, incoloros o blancos y fríos, fiebre, disnea, y con compromiso ganglionar inflamación

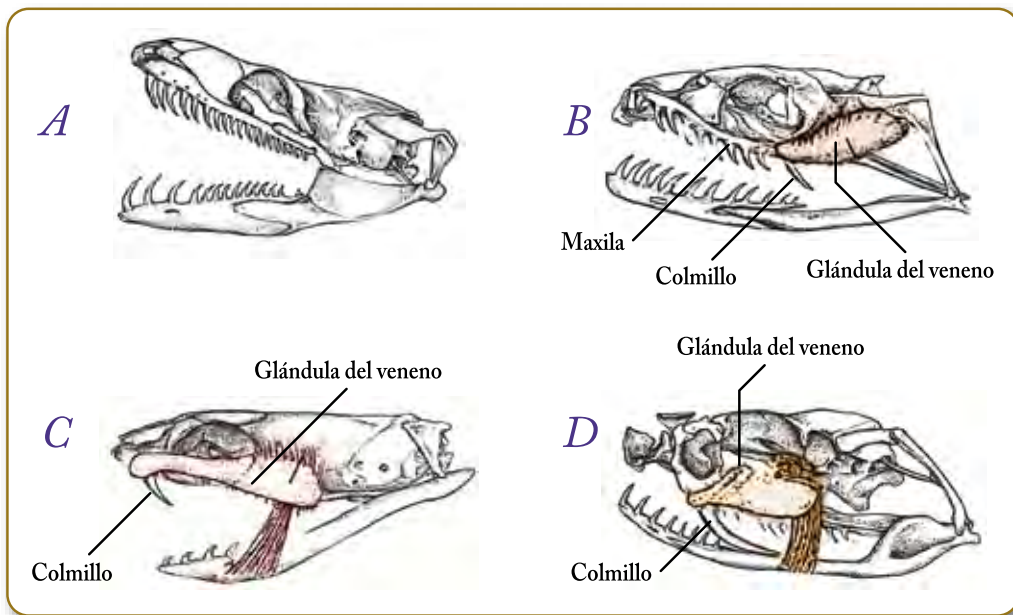


Figura 3.15. Caracterización de las culebras en función del tipo de dentición y de inoculación del veneno: A- Aglifas. B- Opisthoglifas. C- Proteroglifas. D- Solenoglifas.

ganglionar y hemorragias internas (Donoso-Barros & Cárdenas 1962, Cei 1986, Arzola & Schenone 1994). En esta especie se ha descrito la morfología de la glándula Duverney (del veneno; parótida modificada) y el cordón de glándulas mucosas (Strozzi 1965). Las toxinas de *Phylodryas chamissonis* tienen efectos coagulantes y proteolíticos, produciendo edemas calientes y una hipersensibilidad (Cei 1986, Arzola & Schenone 1994). En resumen, los síntomas de la mordida de las culebras de Chile continental son locales y restringidos al área de la mordida, caracterizados por dolor agudo, hemorragia edema intenso, aún cuando se han descrito casos con manifestaciones sistémicas (e.g., edema intenso asociado a cuadros febriles), y los síntomas demoran en desaparecer entre cuatro a siete días (Schenone & Reyes 1965) a menos de un mes (Arzola & Schenone 1994). En términos anecdóticos, uno de los autores (CG) sufrió una mordida de *Tachymesis chilensis* en un dedo índice. Dicha mordedura se caracterizó por un intenso dolor (similar al producido por picadura de abeja), herida punzante (marcas de ambos colmillos) con hemorragia leve, con una inmediata inflamación de la falange que progresó en pocos minutos a un edema generalizado de la mano, el que persistió por al menos tres días, sin abarcar otras regiones del brazo. No hubo signos ni síntomas de compromiso sistémico. Hasta la fecha no existen antecedentes de muerte por mordidas de estas culebras, existiendo además una muy baja incidencia de reportes de ofidismo, solo 18 casos registrados oficialmente (Neira et al. 2007).

Las dos especies de culebras habitantes de Chile central son de conducta tímida y poco agresiva (al ser capturadas, *T. chilensis* presenta mayor agresividad en relación a *P. chamissonis*), lo que reduce al mínimo los contactos efectivos con humanos. Como bien señalaba Donoso-

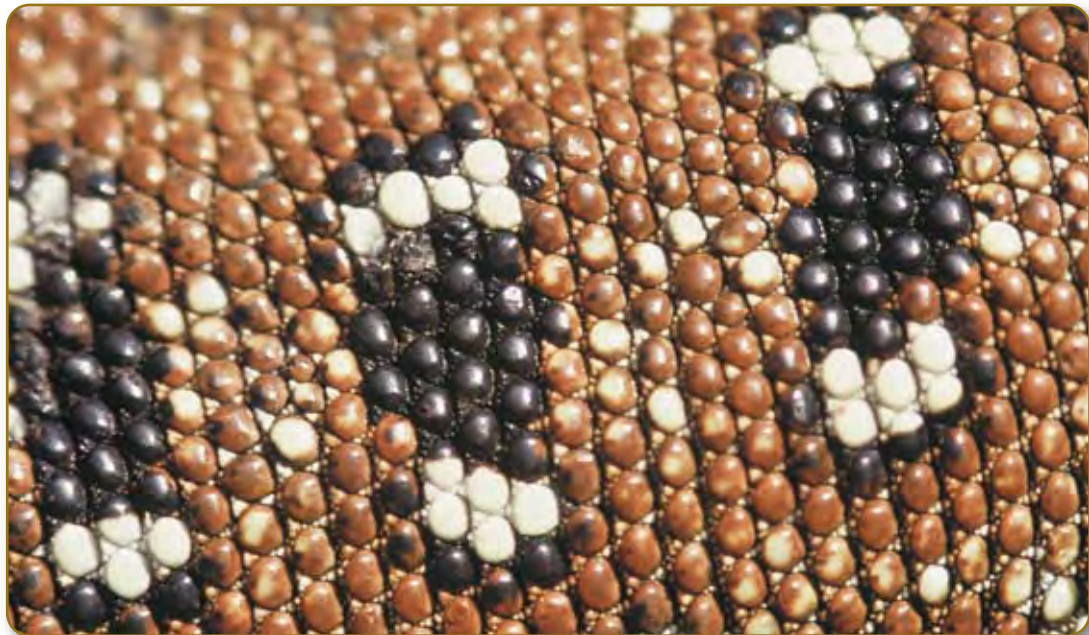


Figura 3.16. Piel de *Callopiastes maculatus*. Donoso-Barros diferenció a las subespecies de *Callopiastes* a través de las manchas dorsales de la piel. Foto Mariana Acuña Retamar.

Barros (1966), si no se manipularan (léase en algunos casos “atraparlas por entretención”) las culebras en Chile, no existiría el ofidismo. A la fecha no existen antecedentes de la toxicidad de la culebra *Pelamis* de la Isla de Pascua (Donoso-Barros 1966) ni casos de ofidismo, aunque es sabido que otras especies del género son altamente venenosas (Greene 1997).

Descripción de especies

Algunas de las medidas morfológicas más utilizadas para caracterizar un lagarto se encuentran en la Figura 3.6. Además de estas mediciones, normalmente se describen la coloración de las distintas bandas dorsales y el tipo de escamas (Figura 3.13). Ciertas escamas de la cabeza también han sido muy utilizadas en las descripciones, en cuanto a su forma, escamas colindantes y número (Figura 3.16) (e.g., Lobo 2001). Finalmente, en el caso de las especies como *Liolaemus* y *Phymaturus*, se indica además el número de poros precloacales (ver figura 3.10A) en los machos y si existen en las hembras, también se indica su número (e.g., Lobo & Espinoza 1999, Lobo & Quintero 2005).

Conclusiones finales

Este capítulo ha intentado mostrar solo algunas de las particularidades de cada uno de los grupos estudiados por la herpetología, mostrando elementos básicos, más atinentes a la herpetofauna presente en Chile, pues esto facilita el entendimiento del resto de los capítulos. En caso de que se requiera mayor información respecto diversas características de estos taxa, recomendamos la lectura de libros como los de Pough et al. (2004a, b) y Kardong (2001).



Individuos de *Cryptoblepharus poecilopleurus* (= *Ablepharus boutoni*) de Isla de Pascua preservados para una colección herpetológica.

Foto Pablo Espejo.

Agradecimientos

A Marcela Vidal por confiar en nosotros e invitarnos a participar en este proyecto. A Antonieta Labra por sus acuciosas revisiones, las que generaron continuos y constructivos aportes. Jorge Mella mejoró notablemente la calidad del escrito final. CG agradece a Pablo Marquet del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB) por el apoyo otorgado durante la realización de este capítulo.

Literatura citada

- Alford RA & SJ Richards (1999) Global amphibians declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology & Systematics* 30: 133-165.
- AmphibiaWeb (2007) Information on amphibian biology and conservation. Berkeley, California. <http://amphibiaweb.org/>.
- Angulo A (2002) Anfíbios y paradojas: Perspectivas sobre la diversidad y las poblaciones de anfibios. *Ecología Aplicada (Perú)* 1: 105-109.
- Arzola J & H Schenone (1994) Dos nuevos casos de ofidismo en Chile. *Boletín Chileno de Parasitología* 49: 69-70.
- Berger L, R Speare, P Daszak, De Green, AA Cunningham, CL Goggin, R Slocombe, MA Ragan, AD Hyatt, KR McDonald, HB Hines, KR Lips, G Marantelli & H Parkes (1998) Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forest of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 95: 9031-9036.
- Biju SD & F Bossuyt (2003) New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. *Nature* 425: 711-714.
- Blackburn DG (1992) Convergent evolution of viviparity, matrotrophy and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *American Zoologist* 32: 313-321.
- Bosch J & R Márquez R (2001) Female courtship call of the Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*). *Journal of Herpetology* 35: 647-652.
- Busse K (2002) En peligro las ranas del género *Rhinoderma*, ¿queda alguna *Rhinoderma rufum* en Chile? *Reptilia (España)* 38: 67-71.
- Carey C & MA Alexander (2003) Climate change and amphibian declines: Is there a link? *Diversity & Distribution* 9: 111-121.
- Cei JM (1962) Batracios de Chile. Universidad de Chile. Santiago, Chile. cviii + 128 pp.
- Cei JM (1980) Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano, Italian Journal of Zoology, Monografia* 2: 1-609.
- Cei JM (1986) Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina: herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Monografie IV, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*. 527 pp.
- Daly J (1995) The chemistry of poisons in amphibian skin. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 92: 9-13.
- Davidson C, HB Shaffer & MR Jennings (2001) Spatial test of the pesticide drift, habitat destruction, UV - B, and climate change hypotheses for California amphibians declines. *Conservation Biology* 16: 1588-1601.

- Dawley RM (1989) An introduction to unisexual vertebrates. En: RM Dawley & JP Bogan (eds), Evolution and ecology of unisexual vertebrates: 1-18. New York State Museum, Albany.
- de la Espada J (1872) Sobre la reproducción de *Rhinoderma darwini*. Anales de la Sociedad de Historia Natural de Madrid. 139 pp.
- Dent JN (1988) Hormonal interaction in amphibian metamorphosis. American Zoologist 28: 297-308
- Donoso-Barros R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. 458 pp.
- Donoso-Barros R & S Cárdenas (1962) Ofidismo en Chile. Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 74: 2-4.
- Elliott WB (1978) Chemistry and immunology of reptilian venoms. En: Gans C & KA Gans (eds), Biology of reptilia. Vol. 8B: 163-436. Academic Press, Londres.
- Fedder ME & WW Burggren (1992) Environmental physiology of the amphibians. University of Chicago Press. Chicago and London. 646 pp.
- Formas JR (1981) Adaptaciones larvarias de los anuros del bosque temperado austral de Sudamérica. Medio Ambiente (Chile) 5: 15-21.
- Formas JR (1995) Anfibios. En Simonetti, JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), Diversidad biológica de Chile: 314-325. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago. xii + 364 pp
- Formas JR, L Brieva (2004) The tadpoles of *Alsodes vanzolinii* and *A. verrucosus* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of their internal oral and chondrocranial morphology. Amphibia-Reptilia 25: 151-164.
- Formas JR, C Cuevas & J Núñez (1998) A new species of *Alsodes* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 111: 521-530.
- Formas JR, J Núñez & C Cuevas (2008) Identity of the austral Chilean frog *Eupsophus coppingeri* (Amphibia, Anura, Neobatrachia): morphological, chromosomic and molecular evidences. Revista Chilena de Historia Natural 81: 3 -20.
- Frost DR & DM Hillis (1990) Species concepts and practice: Herpetological applications. Herpetologica 46: 87-104.
- Gascon C, JP Collins, RD Moore, DR Church, JE McKay & JR Mendelson II (2005) Amphibian conservation action plan. Proceedings: IUCN/SSC Amphibian Conservation Summit. 68 pp.
- Glade AA (1988) Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile. Santiago. Corporación Nacional Forestal. 65 pp.
- Goicoechea O, O Garrido & B Jorquera (1986) Evidence for trophic paternal-larval relationships in the frog *Rhinoderma darwini*. Herpetologica 20: 168-178.
- Greene HW (1997) Snakes. The evolution of mystery in nature. University of California Press, California, USA. 351 pp.
- Guillette LJ (1993) The evolution of viviparity in lizards. Bioscience 43: 742-751.
- Hanken J (1999) Why are there so many new amphibian species when amphibians are declining? Trends in Ecology & Evolution 14: 7-8.
- Hanselmann R, A Rodríguez, M Lampo, L Fajardo-Ramos, AA Aguirre, AM Kilpatrick, JP Rodríguez & P Daszak (2004) Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. Biological Conservation 120: 115-119.

- Hickman C, L Roberts & A Parson (1998) Principios integrales de zoología. 4ta edición. Editorial Interamericana-McGraw Hill. Madrid, España. 921 pp.
- Kardong K (2001) Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. McGraw-Hill – Interamericana. España. 732 pp.
- Kats LB & RP Ferrer (2003) Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity & Distribution* 9: 99-110.
- Labra A, CA Escobar & HM Niemeyer (2001) Chemical discrimination in *Liolaemus* lizards: comparison of behavioral and chemical data. En: Marchelewska-Koy A, JJ Lepri & D Müller-Schwarze (eds), Chemical signal in vertebrates, Vol 9: 439-445. Kluwer Academic/Plenum Publishers.
- Linnaeus C (1758) *Systema Naturae* 10^{ma} edición. Laurenti Salvii Holmiae. 532pp.
- Lizana M & EM Pedraza (1998) The effects of UV – B radiation on toad mortality in mountainous areas of central Spain. *Conservation Biology* 12: 703-707.
- Lobo F (2000) La ornamentación de los hemipenes de *Liolaemus* (Iguania: Tropicuridae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 14: 145-151.
- Lobo F (2001) A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropicuridae). *Herpetological Journal* 11: 137-150.
- Lobo F & RE Espinoza (1999) Two new cryptic species of *Liolaemus* (Iguania : Tropicuridae) from northwestern Argentina: Resolution of the purported reproductive bimodality of *Liolaemus alticolor*. *Copeia* 1999: 122-140.
- Lobo F & S Quintero (2005) A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia (Brasil)* 45: 143-177.
- Magnuson J, L Crowder & P Medvick (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19: 331-343.
- Mazzoni R, AA Cunningham, P Daszak, A Apolo, E Perdomo & G Sperenza (2003) Emerging pathogen of wild amphibians in frog (*Rana castesbeiana*) farmer for internacional trade. *Emerging Infectious Diseases* 9: 995-998.
- Neira P, L Jofré, D Oschilewski, B Subercaseaux & N Muñoz (2007) Mordedura por *Philodryas chamissonis*. Presentación de un caso y revisión de la literatura. *Revista Chilena de Infectología* 24: 236-241.
- Núñez H & JL Yáñez (1984) Colas de lagartijas de género *Liolaemus*: autotomía e influencia en la predación. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 19: 1-8.
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado del conocimiento de los anfibios de Chile. *Gayana (Chile)* 70: 114-121.
- Penna M & AM Veloso (1982) The warning vibration of *Pleurodema thaul*. *Journal of Herpetology* 16: 408-410.
- Petranka JW, ME Eldridge & KE Haley (1993) Effects of timber harvesting on southern Appalachian salamanders. *Conservation Biological* 7: 363-370.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 59: 1-486.
- Porter KR (1972) *Herpetology*. WB Saunders Company. Toronto. 524 pp.
- Pough FH, CM Janis & JB Heiser (2004a) *Vertebrate life*. 7a. edición Pearson Prentice Hall. 684 pp.

- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH & Wells KD (2004b) Herpetology. 3ª edición. Prentice Hall, New York. 726 pp.
- Pough FH & C Gans (1982) The vocabulary of reptilian thermoregulation. En: Gans C & FH Pough (eds), Biology of reptilia, Vol. 12C: 17-23. Academic Press, Londres.
- Ray J (1693) Synopsis Methodica Animalum Quadrupedum et Serpentina Generis. S Smith & B Walford, Societatis Regiae Typographorum. 336 pp.
- Schenone H & H Reyes (1965) Animales ponzoñosos de Chile. Boletín Chileno de Parasitología 4: 104-109.
- Strozzi L (1965) Estudios sobre la morfología de la glándula de veneno de *Tachymenis peruviana assimilis* (Jan) (Ophidia). Boletín Chileno de Parasitología 20: 98-103.
- Uetz P (2000) How many reptiles species? Herpetological Review 31: 13-15.
- Uetz P (2007) The Reptile database. <http://www.reptile-database.org>.
- Veloso A (2006) Batracios de las cuencas hidrográficas de Chile: origen, diversidad y estado de conservación. En: Vila I, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez (eds), Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile: 103-140. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino 6: 481-539.
- Voss SR (1995) Genetic basis of paedomorphosis in the axolotl, *Ambystoma mexicanum*: A test of the single-gene hypothesis. Journal of Heredity 86: 441-447.
- Voss SR & HB Shaffer (2000) Evolutionary genetics of metamorphic failure using wild-caught vs. laboratory axolotls (*Ambystoma mexicanum*) Molecular Ecology 9: 1401-1407.
- Vrijenhoek RC, RM Dawley, CJ Cole & JP Bogart (1989) A list of the known unisexual vertebrates. En: Dawley RM & JP Bogan (eds), Evolution and ecology of unisexual vertebrates: 19-23. New York State Museum, Albany.
- Weldon C, LH Du Preez, AD Hyatt, R Muller & R Speare (2004) Origin of the amphibian chytrid fungus. Emerging Infectious Diseases 10: 2100-2105.
- Zardoya R & A Meyer (2000) Mitochondrial evidence on the phylogenetic position of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). Genetics 155: 765-775.
- Zardoya R & A Meyer (2001) On the origin of and phylogenetic relationships among living amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) 98: 7380-7383.



Herpetozoos: desde la diversidad a la conservación



4.	Clasificación de anfibios y reptiles	79
5.	Hipótesis filogenéticas de anfibios	107
6.	Hipótesis filogenéticas de reptiles	137
7.	Evolución cromosómica de reptiles	161
8.	Biogeografía de anfibios y reptiles	195
9.	Estado de conservación de anfibios y reptiles	233
10.	Diversidad y biología de tortugas marinas	269



Herpetozoos: desde la diversidad a la conservación



4.	Clasificación de anfibios y reptiles	79
5.	Hipótesis filogenéticas de anfibios	107
6.	Hipótesis filogenéticas de reptiles	137
7.	Evolución cromosómica de reptiles	161
8.	Biogeografía de anfibios y reptiles	195
9.	Estado de conservación de anfibios y reptiles	233
10.	Diversidad y biología de tortugas marinas	269





Alsodes igneus, foto Andrés Charrier.

Clasificación de anfibios y reptiles

Marcela A. Vidal, Myriam Iturra-Cid y Juan Carlos Ortiz

En este capítulo se entregan las propuestas de clasificación de anfibios y reptiles presentes en Chile, junto con un análisis de los cambios taxonómicos más importantes ocurridos para esta herpetofauna. En el caso de los anfibios, se han considerado 58 especies nativas más una introducida, las cuales según la clasificación tradicional propuesta por Ortiz & Díaz-Páez (2006) pertenecen a 13 géneros y cuatro familias. Se incluye además, la nueva propuesta de clasificación de Frost (2007), donde se consideran 56 especies incluidas en 13 géneros y cinco familias excluyendo la familia Pipidae. Aunque diversos autores han propuesto la utilización de esta nueva clasificación, ésta ha sido foco de críticas, como se discute en este capítulo. En cuanto a los reptiles se consideran 120 especies pertenecientes a 17 géneros y nueve familias, sin incluirse las subespecies. En ambos grupos se evidencian los avances en la dinámica de la descripción de nuevas especies, así como el creciente proceso de proponer nuevas hipótesis filogenéticas para los diferentes taxa.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Clasificaciones en estado de cambio	81
Anfibios	81
Clasificación tradicional de los anfibios de Chile	83
Implicancias de la sistemática molecular en la clasificación de los anfibios de Chile	86
Familia Bufonidae	89
Familia Leptodactylidae	90
Familia Rhinodermatidae	90
Reptiles	90
Clasificación de los reptiles de Chile	92
Implicancias de la sistemática molecular en la clasificación de los reptiles de Chile	96
Serpentes	96
Sauria	98
Infraorden Scincomorpha	98
Infraorden Iguania	98
Conclusiones finales	100
Agradecimientos	101
Literatura citada	101



MARCELA A. VIDAL

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

MYRIAM ITURRA-CID

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

JUAN CARLOS ORTIZ

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Clasificaciones en estado de cambio

El proceso de clasificación es una actividad de agrupamiento de entidades, que toman un nombre de acuerdo a los grupos resultantes. Esto implica que los miembros de un grupo comparten algún tipo de relación que no comparten con otros. Bajo esta premisa, la clasificación biológica busca organizar la diversidad de organismos y que ésta refleje una organización natural (Wiley 1981). La clasificación de anfibios y reptiles, así como de los demás grupos animales, muestra una constante inestabilidad taxonómica debido entre otros, a que las nuevas técnicas de análisis, en especial aquellas filogenéticas que utilizan datos moleculares, lo que indica que tal vez deban efectuarse cambios importantes en la clasificación tradicional de estos grupos (Ford & Cannatella 1993, Rieppel 1994, Caldwell 1999, Townsend et al. 2004). En muchos casos, las hipótesis de clasificación no son siempre robustas, por lo que no existe certeza de si dos taxa de anfibios o reptiles pertenecen a una misma familia, género o incluso, si son o no, la misma especie, como se ha evidenciado entre los componentes de Anura (Amphibia) e Iguania (Reptilia) (Frost & Etheridge 1989, Etheridge & de Queiroz 1988, Frost et al. 2006).

A continuación se entrega una síntesis de la clasificación de las especies de herpetozoos en Chile, además de describir en términos generales los antecedentes acerca de los cambios sistemáticos más importantes que han ocurrido en el último tiempo. Finalmente, se señalan las listas de especies que estarían presentes en Chile.

Anfibios

La síntesis de la historia y la clasificación de los anfibios de Chile, hasta el comienzo de los años sesenta se encuentra en “Batracios de Chile” (Cei 1962). Previo a esta publicación, el conocimiento de la batracofauna se encontraba principalmente en catálogos y publicaciones, donde la descripción de las especies se basaba principalmente en caracteres morfológicos de adultos con un bajo número de ejemplares (Günther 1858, Boulenger 1882, Capurro 1955, 1958). Esta situación generó estimaciones erróneas en el número de especies, por lo que actualmente existe un alto número de especies sinónimas. Un ejemplo de esto es el “Suplemento de los Batracios Chilenos” de Philippi (1902) donde el autor describió un alto número de especies, muchas de las cuales posteriormente pasaron a ser sinonimias de otras o no fueron reconocidas como buenas especies (ver Capítulo 1).

Cei (1962), basado en la morfología, fisiología, biología reproductiva y la distribución de estos organismos, reconoce 19 especies de anuros pertenecientes a nueve géneros y tres familias (Bufonidae, Leptodactylidae y Dendrobatidae). Además reconoce cuatro subespecies del género *Bufo* las que luego fueron reconocidas a nivel específico (Bogart 1972). Díaz & Veloso (1979), basados en estudios citogenéticos e isoenzimáticos, publican una actualización

detallada del ordenamiento taxonómico de los anuros presentes en Chile, en la cual reconocen 33 especies. En esta clasificación se incluye a todos los taxa en solo dos familias: Bufonidae y Leptodactylidae, las que incluyen además un género nuevo (*Insuetophrynus*) y el género *Alsodes* que había sido revalidado por Gallardo (1970). En relación a Leptodactylidae, los autores sugieren la existencia de tres subfamilias: i) Leptodactylinae que agrupa a las especies de *Pleurodema*, ii) Rhinodermatinae para el género *Rhinoderma* y iii) Telmatobiinae para *Alsodes*, *Batrachyla*, *Caudiuverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Telmatobius* y *Telmatobufo*.

Veloso & Navarro (1988) en la “Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile” reconocen 41 especies nativas, más una especie introducida de origen sudafricano perteneciente a la familia Pipidae (*Xenopus laevis*). Además, elevan a la subfamilia Rhinodermatinae a la categoría de familia. Con posterioridad a estos trabajos, la clasificación de los anfibios ha sido actualizada de forma general por Formas (1995) y Ortíz & Díaz-Páez (2006), incorporándose a la batracofauna de Chile al género *Atelognathus* (definido por Lynch 1978) junto a más de 10 nuevas especies. Actualmente, en función de los aportes de diversos herpetólogos chilenos y extranjeros, en esta revisión se reconocen para Chile 58 especies de anuros nativos, más *X. laevis*, las cuales son clasificadas en 13 géneros y cuatro familias.

A continuación se entrega la clasificación para los anfibios presentes en Chile sustentada en las propuestas de Formas (1995) y Ortíz & Díaz-Páez (2006), además de las nuevas propuestas filogenéticas basadas en caracteres de secuencias de ADN, que sugieren importantes cambios en la sistemática de los anfibios a nivel global (Frost et al. 2006, Correa et al. 2006, Capítulo 5). Las implicancias de estos reordenamientos taxonómicos para la clasificación de las especies que habitan en Chile serán abordadas más adelante.



Pleurodema thaul, foto Juan Luis Celis.

Clasificación tradicional de los anfibios de Chile

Clase AMPHIBIA Linnaeus, 1758 Subclase Lissamphibia Haeckel, 1866

Superorden Salientia Laurenti, 1768

Orden Anura Rafinesque, 1815

Suborden Neobatrachia Reig, 1958

Superfamilia Bufonoidea Fitzinger, 1826

Familia Bufonidae Hogg, 1841

Género *Bufo* Laurenti, 1768

Bufo arunco (Molina, 1782)

Bufo atacamensis Cei, 1961

Bufo papillosus Philippi, 1902

Bufo rubropunctatus Guichenot, 1848

Bufo spinulosus Wiegmann, 1835

Bufo variegatus (Günther, 1870)

Familia Rhinodermatidae Bonaparte, 1850

Género *Rhinoderma* Duméril & Bibron, 1841

Rhinoderma darwinii Duméril & Bibron, 1841

Rhinoderma rufum (Philippi, 1902)

Familia Leptodactylidae Werner, 1896 (1838)

Subfamilia: Telmatobiinae Fitzinger, 1843

Género *Alsodes* Bell, 1843

Alsodes australis Formas, Úbeda, Cuevas & Núñez, 1997

Alsodes barrioi Veloso, Díaz, Iturra & Penna, 1981

Alsodes coppingeri (Günther, 1881)

Alsodes hugoi Cuevas & Formas, 2000

Alsodes igneus Cuevas & Formas, 2005

Alsodes karweshkari Formas, Cuevas & Nuñez, 1998

Alsodes montanus (Lataste, 1902)

Alsodes monticola Bell, 1843

Alsodes nodosus (Duméril & Bibron, 1841)

Alsodes tumultuosus Veloso, Iturra & Galleguillos, 1979

Alsodes valdiviensis Formas, Cuevas & Brieva, 2002

Alsodes vanzolinii (Donoso-Barros, 1974)

Alsodes verrucosus (Philippi, 1902)

Alsodes vittatus (Philippi, 1902)

Género *Atelognathus* Lynch, 1978

Atelognathus ceii Basso, 1998

Atelognathus grandisonae Lynch, 1975

Atelognathus jeinimenensis Meriggio, Veloso, Young & Núñez, 2004

Género *Batrachyla* Bell, 1843

Batrachyla antartandica (Barrio, 1967)

Batrachyla leptopus Bell, 1843

Batrachyla nibaldoi Formas, 1997

Batrachyla taeniata (Girard, 1854)

Género *Caudiverbera* Laurenti, 1768

Caudiverbera caudiverbera (Linnaeus, 1758)

Género *Eupsophus* Fitzinger, 1843

Eupsophus calcaratus (Gunther, 1881)

Eupsophus contulmoensis Ortiz, Ibarra, Vidal & Formas, 1989

Eupsophus emiliopugini Formas, 1989.

Eupsophus insularis (Philippi, 1902)

Eupsophus migueli Formas, 1978

Eupsophus nahuelbutensis Ortíz & Ibarra-Vidal, 1992

Eupsophus roseus (Duméril & Bibron, 1841)

*Eupsophus septentrionalis** Ibarra-Vidal, Ortiz & Torres-Pérez, 2004

Eupsophus vertebralis Grandison, 1961

Género *Hylorina* Bell, 1843

Hylorina sylvatica Bell, 1843

Género *Insuetophrynus* Barrio, 1970

Insuetophrynus acarpicus Barrio, 1970

Género *Telmatobius* Wiegmann, 1835

Telmatobius dankoi Formas, Northland, Capetillo, Nuñez, Cuevas & Brieva, 1999

Telmatobius fronteriensis Benavides, Ortiz & Formas 2002

Telmatobius halli Noble, 1838

Telmatobius marmoratus (Duméril & Bibron, 1841)

*Telmatobius laevis*** Philippi, 1902

Telmatobius philippii Cuevas & Formas, 2002

Telmatobius pefauri Veloso & Trueb, 1976

Telmatobius peruvianus Wiegmann, 1835

Telmatobius vilamensis Formas, Benavides & Cuevas, 2003

Telmatobius zapahuirensis Veloso, Salaberry, Navarro, Iturra,

Valencia, Penna & Díaz, 1982

Telmatobius chusmisensis Formas, Cuevas & Nuñez, 2006

Género *Telmatobufo* Schmidt, 1952

Telmatobufo australis Formas, 1972

Telmatobufo bullocki Schmidt, 1952

Telmatobufo venustus (Philippi, 1902)

Subfamilia Leptodactylinae Werner, 1896 (1838)

Género *Pleurodema* Tschudi, 1838

Pleurodema bufonina Bell, 1843

Pleurodema marmorata (Duméril & Bibron, 1841)

Pleurodema thaul (Molina, 1782)

Superfamilia Pipoidea

Familia Pipidae Gray, 1825

Subfamilia Xenopinae Fitzinger, 1843

Género *Xenopus* Wagler, 1827

Xenopus laevis (Daudin, 1802)

Nota: los nombres de autores entre parentesis indican que la especie fue cambiada del género original.

* Ortiz (comunicación personal) sinonimiza a *Eupsophus queulensis* con *E. septentrionalis*.

** Esta especie ha sido considerada a pesar de no existir consenso sobre su existencia.



Eupsophus emiliopugini, foto Andrés Charrier.

Implicancias de la sistemática molecular en la clasificación de los anfibios de Chile

Una de las mayores contribuciones a la sistemática de anfibios a nivel mundial, basada en secuencias de ADN es el trabajo “The amphibian tree of life” de Frost et al. (2006), cuyos datos han sido actualizados por Frost (2007). Este trabajo incluyó 522 ejemplares de todo el mundo con más de 1,8 millones de pares de base de ADN mitocondrial y 152 caracteres morfológicos de larvas y adultos. Si se compara esta publicación con la propuesta hecha por el mismo autor años antes (Frost 1985), se observa un gran reordenamiento taxonómico que en la actualidad es foco de importantes discusiones (Wiens 2007, Frost et al. 2007). Frost (1985) en “Amphibians species of the world”, propone 23 familias de Anura, nueve familias de Caudata y cinco familias de Gymnophiona. Sin embargo, Frost (2007) reclasifica estas especies en 45 familias de Anura, nueve de Caudata y tres de Gymnophiona. Esta nueva propuesta ha implicado nuevos cambios nomenclaturales para la batracofauna que habita en Chile, la cual queda clasificada en cinco familias (Bufonidae, Cycloramphidae, Ceratophryidae, Calyptocephalellidae y Leiuperidae) (Frost 2007). Esta situación ha generado nuevas asociaciones sistemáticas de los batracios de Chile con especies de diferentes partes del mundo.



Eupsophus queulensis, foto Nicolás Lagos Silva.

A continuación se indica la clasificación de los anfibios de Chile según Frost et al. (2006) y Frost (2007), incluyéndose la sinonimia entre corchetes [] cuando es necesario indicarla.

CLASE: AMPHIBIA

Orden: Anura

Familia: Bufonidae

Género: **Chaunus*

Chaunus arunco (Molina, 1782) [*Bufo arunco* (Molina, 1782)]

Chaunus atacamensis (Cei, 1961) [*Bufo atacamensis* Cei, 1961]

Chaunus rubropunctatus (Guichenot, 1848)

[*Bufo rubropunctatus* Guichenot, 1848]

Chaunus spinulosus (Wiegmann, 1834)

[*Bufo spinulosus* Wiegmann, 1834 + *Bufo papillosus* Philippi, 1902]

* Las especies del género *Chaunus* han sido adscritas recientemente al género *Rhinella* por Chaparro et al. (2007).

Género: *Nannophryne*

Nannophryne variegata Günther, 1870 [*Bufo variegatus* (Günther, 1870)]

Familia: Cycloramphidae

Subfamilia: Cycloramphinae

Género: *Rhinoderma*

Rhinoderma darwinii Duméril & Bibron, 1841

Rhinoderma rufum (Philippi, 1902)

Subfamilia: Alsodinae

Género: *Alsodes*

Alsodes australis Formas, Úbeda, Cuevas & Núñez, 1997

Alsodes barrioi Veloso, Díaz, Iturra & Penna, 1981

Alsodes hugoi Cuevas & Formas, 2000

Alsodes igneus Cuevas & Formas, 2005

Alsodes karweshkari Formas, Cuevas & Nuñez, 1998

Alsodes montanus (Lataste, 1902)

Alsodes monticola Bell, 1843

Alsodes nodosus (Duméril & Bibron, 1841)

Alsodes tumultuosus Veloso, Iturra & Galleguillos, 1979

Alsodes valdiviensis Formas, Cuevas & Brieva, 2002

Alsodes vanzolinii (Donoso-Barros, 1974)

Alsodes verrucosus (Philippi, 1902)

Alsodes vittatus (Philippi, 1902)

Género: *Eupsophus*

Eupsophus calcaratus (Gunther, 1881)

Eupsophus contulmoensis Ortiz, Ibarra & Vidal y Formas, 1989

Eupsophus emiliopugini Formas, 1989.

Eupsophus insularis (Philippi, 1902.)

Eupsophus migueli Formas, 1978

Eupsophus nabuelbutensis Ortiz & Ibarra-Vidal, 1992

Eupsophus roseus (Duméril & Bibron, 1841)

Eupsophus septentrionalis Ibarra-Vidal, Ortiz, & Torres-Pérez, 2004

Eupsophus vertebralis Grandison, 1961

Género: *Hylorina*

Hylorina sylvatica Bell, 1843

Género: *Insuetophrynus*

Insuetophrynus acarpicus Barrio, 1970

Familia: Ceratophryidae

Subfamilia: Batrachylinae

Género: *Atelognathus*

Atelognathus ceii Basso, 1998

Atelognathus grandisonae Lynch, 1975

Atelognathus jeininensis Meriggio, Veloso, Young & Núñez, 2004

Género: *Batrachyla*

Batrachyla antartandica (Barrio, 1967)

Batrachyla leptopus Bell, 1843

Batrachyla nibaldoi Formas, 1997

Batrachyla taeniata (Girard, 1854)

Subfamilia: Telmatobiinae

Género: *Telmatobius*

Telmatobius chusmisensis Formas, Cuevas & Nuñez, 2006

Telmatobius dankoi Formas, Northland, Capetillo, Nuñez,
Cuevas & Brieva, 1999

Telmatobius fronteriensis Benavides, Ortiz & Formas 2002

Telmatobius halli Noble, 1838

Telmatobius laevis Philippi, 1902

Telmatobius marmoratus (Duméril & Bibron, 1841)

Telmatobius pefauri Veloso & Trueb, 1976

Telmatobius peruvianus Wiegmann, 1835

Telmatobius philippii Cuevas & Formas, 2002

Telmatobius vilamensis Formas, Benavides & Cuevas, 2003

Telmatobius zapahuirensis Veloso, Salaberry, Navarro, Iturra,
Valencia, Penna & Díaz, 1982

Familia: Calyptocephalellidae

Género: *Calyptocephalella*

Calyptocephalella gayi (Duméril & Bibron, 1841)

[*Caudiverbera caudiverbera* Linnaeus, 1758]

Género: *Telmatobufo* Schmidt, 1952

Telmatobufo australis Formas, 1972

Telmatobufo bullocki Schmidt, 1952

Telmatobufo venustus (Philippi, 1902)

Familia: Leiuperidae

Género: *Pleurodema* Tschudi, 1838

Pleurodema bufonina Bell, 1843

Pleurodema marmorata (Duméril & Bibron, 1841)

Pleurodema thaul (Molina, 1782)

Nota. La especie *Alsodes coppingeri* (Günther, 1881) no fue incluida en la propuesta de Frost por revalidarse con posterioridad a dicha propuesta.

Los cambios sistemáticos más importantes propuestos hasta la fecha para las diferentes familias de anfibios presentes en Chile se discuten a continuación, los cuales incluyen las propuestas tradicionales y las recientemente publicadas.

Familia Bufonidae

Esta familia presenta distribución cosmopolita excepto para Australia, Madagascar y las regiones oceánicas (Frost 1985). Ha sido considerada una familia monofilética en base a evidencia morfológica (Ford & Cannatella 1993) y molecular (Frost et al. 2006). Según la clasificación propuesta por Cei (1962), la familia Bufonidae estaba representada en Chile por dos especies del género *Bufo* (*B. variegatus* y *B. spinulosus*) y cuatro subespecies de *B. spinulosus*, elevadas a estatus de especie según Bogart (1972) basado en caracteres citogenéticos, inmunológicos y osteológicos.

Recientemente, esta familia ha sido considerada parafilética (Frost et al. 2006). Según estos autores, *B. variegatus* correspondería al género *Nannophryne* por lo que ha sido nominada como *N. variegata* y las restantes especies de *Bufo* (del grupo *spinulosus*) quedaron incluidas en el género *Chaunus* (Frost et al. 2006). Sin embargo, Chaparro et al. (2007) las transfiere al género *Rhinella*.

Familia Leptodactylidae

Según la clasificación tradicional, Leptodactylidae (con las subfamilias Leptodactylinae y Telmatobiinae) es la familia mejor representada en Chile y constituye el 86% del total de las 50 especies (Ortíz & Díaz-Páez 2006), la cual ha sido objeto de numerosos estudios. Lynch (1971), Heyer (1975), Díaz & Veloso (1979), Díaz (1986) y Correa et al. (2006) han intentado resolver las relaciones filogenéticas de los leptodactylidos presentes en Chile en base a diversos tipos de evidencias (e.g., morfológicas, osteológicas, citogenéticas, inmunológicas, moleculares). Si bien, se propuso a esta familia como monofilética (Lynch 1971, Heyer 1975), en la actualidad esta hipótesis ha sido cuestionada (Correa et al. 2006).

Según la clasificación de Frost et al. (2006), ninguna de las especies que habitan en Chile forma parte de la familia Leptodactylidae. El género *Pleurodema* estaría relacionado evolutivamente a los leptodactylidos (Correa et al. 2006, Frost et al. 2006), pero pasa a formar parte de la familia Leiuperidae. Por otra parte, *Caudiverbera* junto a *Telmatobufo* forman la familia Calyptocephalellidae; *Atelognathus*, *Batrachyla*, y *Telmatobius* por el momento forman parte de la familia Ceratophryidae mientras que *Rhinoderma*, *Alsodes*, *Eupsophus*, *Hylorina* e *Insuetophrynus* pasan a constituir la familia Cycloramphidae dividida en dos subfamilias: Cycloramphinae para *Rhinoderma* y Alsodinae para el resto de las especies (ver detalles en Capítulo 5).

Familia Rhinodermatidae

Esta familia ha sido descrita tradicionalmente como endémica de Chile, la cual se caracteriza principalmente por presentar *neomelia* o cuidado parental, que brindan los machos a sus larvas (Cei 1962, Jorquera 1986). Filogenias basadas en caracteres morfológicos, inmunológicos y citogenéticos han sustentado por largo tiempo el estatus de esta familia (Lynch 1971, 1973, Jorquera 1986, Veloso & Navarro 1988). Correa et al. (2006) plantean que el pariente más cercano de *Rhinoderma* sería *Insuetophrynus*, género que se relaciona directamente con los Telmatobiinos. Sin embargo, estos resultados no concuerdan con lo propuesto por Frost et al. (2006) quienes plantean que *Rhinoderma* es el grupo hermano de *Cycloramphus*. Por esta razón, Frost et al. (2007) la incluyó en la subfamilia Cycloramphidae.

Reptiles

La obra más completa relacionada a la taxonomía de reptiles chilenos es “Reptiles de Chile” de Roberto Donoso-Barros (1966). Este libro fue complementado con las contribuciones de Donoso-Barros (1970) y Peters & Donoso-Barros (1970), quienes entregan claves de determinación taxonómicas, dentro de las cuales incluyeron a las especies presentes en Chile. Subsecuentes actualizaciones han sido realizadas por Veloso & Navarro (1988) quienes elaboran

una lista de especies presentes en Chile con un análisis distribucional y luego Núñez & Jaksic (1992), entregan una nueva lista de especies con su clasificación y breves comentarios respecto a cambios nomenclaturales. En un nivel de clasificación específico, Pincheira-Donoso & Núñez (2005) realizaron un análisis taxonómico de las especies de *Liolaemus* de Chile basado en aspectos tipológicos, el cual determinó diversos cambios taxonómicos y la descripción de nuevas especies. En términos generales, estas publicaciones intentaron cuantificar el número de especies presentes en Chile y de paso, proponer una clasificación. Sin embargo, la gran diversidad de reptiles de Chile (en especial de saurios del género *Liolaemus*), junto a las nuevas herramientas de análisis, han mostrado el dinamismo y complejidad de los estudios taxonómicos.

En Chile, la sistemática de los reptiles ha estado basada fundamentalmente en caracteres morfológicos, la cual ha sido reforzada también con estudios cromosómicos y aloenzimáticos (e.g., Ortiz & Guillaume 1984, Lamborot 1993, Torres-Pérez et al. 2003, Victoriano et al. 2003). Últimamente, la sistemática filogenética ha contribuido en la descripción de linajes crípticos y en determinar las relaciones de parentesco en algunos grupos de reptiles de Chile. Esto ha permitido un avance en el entendimiento de procesos evolutivos a distintas escalas (e.g., Schulte et al. 2000, Schulte et al. 2004, Lobo 2005, Pincheira-Donoso et al. 2007).

A continuación se entrega un listado de las especies reconocidas para Chile. No se incluye la nomenclatura subespecífica debido a que el estatus taxonómico de algunas especies polítipicas se encuentran actualmente en revisión. Hemos seguido los criterios taxonómicos de Frost & Etheridge (1989) y Etheridge (1995) para indicar las especies adscritas a *Liolaemus* debido a la falta de caracteres diagnóstico que permitan diferenciarlo de otros géneros propuestos. Además, se han incluido las nuevas especies descritas desde entonces y hasta la fecha, sin discutir su validez, con la certeza de que ello se llevará a cabo en estudios subsecuentes.



Phyllodactylus gerrhopygus, foto Mariana Acuña Retamar.

Clasificación de los reptiles presentes en Chile

CLASE REPTILIA Laurenti, 1768

Subclase Anapsida Williston, 1925

Orden Testudines Linnaeus, 1758

Suborden Cryptodira Cope, 1870 (1868)

Superfamilia Chelonioidea Cope, 1882

Familia Dermochelyidae Fitzinger, 1843

Género *Dermochelys* Blainville, 1816

Dermochelys coriacea (Vandelli, 1761)

Familia Cheloniidae Gray, 1825

Tribu Chelonini

Género *Chelonia* Brongniart, 1800

Chelonia mydas Linnaeus, 1758

Tribu Carettini

Género *Caretta* Rafinesque, 1814

Caretta caretta (Linnaeus, 1758)

Género *Lepidochelys* Fitzinger, 1843

Lepidochelys olivacea (Eschscholtz, 1829)

Subclase Lepidosauria Romer, 1945

Orden Squamata Oppel, 1811

Suborden Serpentes Linnaeus, 1758

Superfamilia Xenophidia

(Colubroidea Oppel, 1811 = Caenophidia Hoffstetter, 1939)

Familia Colubridae Oppel, 1811

Subfamilia Dipsadinae Bonaparte, 1838

Género *Tachymenis* Wiegmann, 1835

Tachymenis chilensis (Schlegel, 1837)

Tachymenis peruviana Wiegmann, 1835

Subfamilia Xenodontinae Bonaparte, 1845

Género *Philodryas* Wagler, 1830

Philodryas chamissonis (Wiegmann, 1835)

Philodryas elegans (Tschudi, 1845)

Philodryas simonsii Boulenger, 1901

Philodryas tachymenoides (Schmidt & Walker, 1943)

Familia Elapidae Boie, 1827
Subfamilia Hydrophiinae Boie, 1827
Género *Pelamis* Daudin, 1803
Pelamis platurus (Linnaeus, 1766)

Suborden Sauria Macartney, 1802
Infraorden Scincomorpha Camp, 1923
Superfamilia Lacertoidea Camp, 1923
Familia Teiidae Gray, 1827
Género *Callopistes* Gravenhorst, 1838
Callopistes maculatus Gravenhorst, 1838

Superfamilia Scincoidea Opperl, 1811
Familia Scincidae Gray, 1825
Género *Cryptoblepharus* Wiegmann, 1835
Cryptoblepharus poecilopleurus Wiegmann, 1835

Infraorden Iguania Cope, 1864
Familia Leiosauridae Frost, Etheridge, Janies & Titus, 2001
Subfamilia Leiosaurinae Frost, Etheridge, Janies & Titus, 2001
Género *Diplolaemus* Bell, 1843
Diplolaemus bibronii Bell, 1843
Diplolaemus darwinii Bell, 1843
Diplolaemus leopardinus (Werner, 1898)
Diplolaemus sexcinctus Cei, Scolaro & Videla, 2003

Género *Pristidactylus* Fitzinger, 1843
Pristidactylus alvaroi (Donoso-Barros, 1974)
Pristidactylus torquatus (Philippi, 1861)
Pristidactylus valeriae (Donoso-Barros, 1966)
Pristidactylus volcanensis Lamborot & Díaz, 1987

Familia Tropiduridae Bell, 1843
Subfamilia Liolaeminae Frost & Etheridge, 1989
Género *Liolaemus* Wiegmann, 1834
Liolaemus alticolor Barbour, 1909
Liolaemus andinus Koslowsky, 1895
Liolaemus araucaniensis Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus atacamensis Müller & Hellmich, 1933
Liolaemus audituvelatus (Núñez & Yáñez, 1983)
Liolaemus barbarae Pincheira-Donoso & Núñez, 2005
Liolaemus bellii Gray, 1845
Liolaemus bibronii (Bell, 1843)

Liolaemus bisignatus (Philippi, 1860)
Liolaemus brattstroemi Donoso-Barros, 1961
Liolaemus buergeri Werner, 1907
Liolaemus ceii Donoso-Barros, 1971
Liolaemus chiliensis (Lesson, 1831)
Liolaemus chillanensis Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus coeruleus Cei & Ortiz, 1983
Liolaemus confusus Núñez & Pincheira-Donoso, 2006
Liolaemus constanzae Donoso-Barros, 1961
Liolaemus copiapuensis Hellmich, 1933
Liolaemus cristiani Navarro, Núñez & Loyola, 1991
Liolaemus curicensis Müller & Hellmich, 1938
Liolaemus curis Núñez & Labra, 1985
Liolaemus cyanogaster (Duméril & Bibron, 1837)
Liolaemus elongatus Koslowsky, 1896
Liolaemus enigmaticus Pincheira-Donoso & Núñez, 2005
Liolaemus erguetae Laurent, 1995
Liolaemus erroneus (Núñez & Yáñez, 1984)
Liolaemus escarchadosi Scolaro & Cei, 1997
Liolaemus fabiani Yáñez & Núñez, 1983
Liolaemus filiorum Pincheira-Donoso & Ramírez, 2005
Liolaemus fitzgeraldi Boulenger, 1899
Liolaemus fitzingerii (Duméril & Bibron, 1837)
Liolaemus foxi Núñez, Navarro & Veloso, 2000
Liolaemus fuscus Boulenger, 1885
Liolaemus gravenhorstii (Gray, 1845)
Liolaemus hajeki Núñez, Pincheira-Donoso & Garín, 2004
Liolaemus hellmichi Donoso-Barros, 1974
Liolaemus hermannunezi Pincheira-Donoso & Scolaro, 2005
Liolaemus isabelae Navarro & Núñez, 1993
Liolaemus jamesi (Boulenger, 1891)
Liolaemus juanortizi Young-Downey & Moreno, 1991
Liolaemus kingii (Bell, 1843)
Liolaemus kolengh Abdala & Lobo, 2006
Liolaemus kriegi Müller & Hellmich, 1939
Liolaemus kuhlmanni Müller & Hellmich, 1933
Liolaemus lemniscatus Gravenhorst, 1838
Liolaemus leopardinus Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus lineomaculatus Boulenger, 1885
Liolaemus lorenzmuelleri Hellmich, 1950
Liolaemus magellanicus (Hombron & Jacquinet, 1847)
Liolaemus maldonadae Navarro & Núñez, 1991
Liolaemus manueli (Núñez, Navarro, Garín, Pincheira & Meriggio, 2003)
Liolaemus melaniceps Pincheira-Donoso & Núñez, 2005
Liolaemus melanopleurus (Philippi, 1860)

Liolaemus monticola Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus moradoensis Hellmich, 1950
Liolaemus multicolor Koslowsky, 1898
Liolaemus nigriceps (Philippi, 1860)
Liolaemus nigromaculatus (Wiegmann, 1835)
Liolaemus nigroviridis Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus nitidus (Wiegmann, 1835)
Liolaemus ornatus Koslowsky, 1898
Liolaemus pantherinus Pellegrin, 1909
Liolaemus patriciaiturrae Núñez & Navarro, 1993
Liolaemus paulinae Donoso-Barros, 1961
Liolaemus pictus (Duméril & Bibron, 1837)
Liolaemus platei Werner, 1898
Liolaemus pleopholis Laurent, 1998
Liolaemus poconchilensis Valladares, 2004
Liolaemus pseudolemniscatus Lamborot & Ortiz, 1990
Liolaemus puritamensis Núñez & Fox, 1989
Liolaemus ramonensis Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus reichei (Werner, 1907)
Liolaemus robertoi Pincheira-Donoso & Núñez, 2003
Liolaemus rosenmanni Núñez & Navarro, 1992
Liolaemus sarmientoi Donoso-Barros, 1973
Liolaemus schroederi Müller & Hellmich, 1938
Liolaemus scholaroi Pincheira-Donoso & Núñez, 2005
Liolaemus signifer (Duméril & Bibron, 1837)
Liolaemus silvai Ortiz, 1989
Liolaemus stolzmanni (Steindachner, 1891)
Liolaemus tacnae (Shreve, 1941)
Liolaemus tenuis (Duméril & Bibron, 1837)
Liolaemus torresi (Núñez, Navarro, Garín, Pincheira-Donoso
& Meriggio, 2003)
Liolaemus valdesianus Hellmich, 1950
Liolaemus velosoi Ortiz, 1987
Liolaemus villaricensis Müller & Hellmich, 1932
Liolaemus zapallarensis Müller & Hellmich, 1933
Liolaemus zullyi Scolaro & Cei, 1996

Género *Phymaturus* Gravenhorst, 1838

Phymaturus palluma (Molina, 1782)

Phymaturus vociferator Pincheira-Donoso, 2004

Subfamilia Tropidurinae Bell, 1843

Género *Microlophus* Duméril & Bibron, 1837

Microlophus atacamensis (Donoso-Barros)
Microlophus heterolepis (Wiegmann, 1835)
Microlophus quadrivittatus (Tschudi, 1845)
Microlophus tarapacensis (Donoso-Barros, 1966)
Microlophus theresioides (Donoso-Barros, 1966)
Microlophus yanezi (Ortiz, 1980)

Suborden Scleroglossa Estes, Queiroz & Gauthier, 1988

Infraorden Gekkota Cuvier, 1817

Familia Gekkonidae Gray, 1825

Género *Homonota* Gray, 1845

Homonota gaudichaudii (Duméril & Bibron, 1836)

Homonota penai Donoso-Barros, 1966

Género *Lepidodactylus* Fitzinger, 1843

Lepidodactylus lugubris (Duméril & Bibron, 1836)

Género *Phyllodactylus* Gray, 1830

Phyllodactylus gerrhopygus (Wiegmann, 1835)

Implicancias de la sistemática molecular en la clasificación de los reptiles de Chile

Serpentes

El Orden Squamata incluye a serpientes (ca. 3000 especies), lagartos (ca. 4770 especies) y anfisbenios (ca. 170 especies) (Uetz 2006). Los estudios filogenéticos basados en datos morfológicos así como moleculares, han mostrado que los parientes más relacionados con las culebras son los anguimorfos (e.g., lagartos ápodos, monitores, varanos y monstruos de Gila) e iguanios (Vidal & Hedges 2005). La presencia de glándulas orales secretoras de toxinas constituyen el carácter derivado compartido de este clado (también nominado Toxicofera), que demuestra un temprano origen del sistema del veneno en esquamata que dataría del Jurásico (Vidal & Hedges 2005, Townsend et al. 2004).

Las serpientes están divididas en dos grupos principales: i) Escolecophidia o serpientes enanas, que se caracterizan por ser fosoriales (ca. 340 especies) y presentar un limitado tamaño de la boca. Este grupo también es conocido como Tiflopoideos (e.g., Wallach 1993), ii) Alethinophidia corresponden a todas las restantes serpientes (ca. 2640 especies) las que han desarrollado una mayor radiación adaptativa, y ocupan una amplia gama de nichos ecológicos

(Vidal & Hedges 2002, Vidal et al. 2007). Dentro de los Alethinophidia, las serpientes modernas (ca. 2470 especies) están incluidas en el grupo Caenophidia Hoffstetter, 1939 (o Colubroidea Oppel, 1811) (Vidal & Hedges 2002).

La clasificación de las serpientes no ha estado exenta de reordenamientos taxonómicos, aún a niveles jerárquicos superiores. Estos cambios se han llevado a cabo principalmente al comparar las propuestas clásicas de clasificación usando datos morfológicos (e.g., Smith et al. 1977), y datos moleculares (Vidal & Hedges 2002). Una de las propuestas más importantes del último tiempo es la subdivisión de la familia Colubridae, luego que se demostrara que corresponde a un grupo parafilético (Vidal et al. 2007). Zug et al. (2001) realizaron algunas modificaciones combinando algunas familias, pero actualmente se encuentra dividida en 12 subfamilias (Uetz 2006).

En lo que concierne a las especies presentes en Chile, estas pertenecen a la familia Colubridae pero a subfamilias diferentes, donde *Tachymenis* pertenece a la subfamilia Dipsadinae y *Philodryas* a la subfamilia Xenodontinae. En relación a los cambios nomenclaturales, éstos se han estabilizado a nivel de género. Por ejemplo, las culebras del género *Tachymenis* han sido adscritas al altiplano de Perú, Bolivia, así como al territorio de Chile y Argentina (Donoso-Barros 1966, Ortiz 1973, Veloso & Navarro 1988, Núñez & Jaksic 1992, Cei 1986, 1993). El género *Philodryas* en tanto, incluye a las especies distribuidas en el sur de Sudamérica, dejando a las antiguas especies de *Alsophis* restringidas a las Galápagos y el norte de Perú, y a *Dromicus* restringido a las Antillas (Thomas 1977).



Philodryas chamissonis, foto Mariana Acuña Retamar.

Sauria

Infraorden Scincomorpha

Este infraorden estaría compuesto de siete familias. Según Harris et al. (2001), las familias Cordylidae, Gerrhosauridae, Scincidae y Xantusiidae forman un clado diferenciado, mientras que Lacertidae y Teiidae conforman un clado independiente. Para el caso de la familia Teiidae, ésta fue dividida en macro y microteiidos debido a las diferencias en el tamaño del cuerpo (ver Pellegrino et al. 2001) y luego estos dos grupos fueron elevados a la categoría de familia: Teiidae y Gymnophthalmidae (MacLean 1974, Presch 1983, Estes et al. 1988). Para Chile se ha descrito una sola especie (*Callopistes maculatus*) y recientemente, análisis moleculares han mostrado que *Callopistes* es el grupo hermano del clado *Dracaena*, *Tupinambis* y *Crocodylurus* (Giugliano et al. 2007). Cei & Lescure (1985) propusieron que el género *Phymaturus* (Gravenhorst 1837) fuera asignado a la Iguana chilena (*Callospistes maculatus*) y que se revalidara el género *Centrura* Bell, 1843. Sin embargo, a partir de la petición de Etheridge & Savage (2003), la nomenclatura anterior permanece por dictamen de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 2005).

En la familia Scincidae, prácticamente no han ocurrido cambios importantes, solo aquellos que tienen que ver con la sinonimización de géneros o cambios dentro de los mismos. Para el caso chileno, se había descrito una especie insular de la Isla de Pascua que Fuentes (1914) y Donoso-Barros (1950, 1966), adscribieron al género *Ablepharus*, pero recientemente este ha sido cambiado a *Cryptoblepharus* (según McKeown 1996).

Infraorden Iguania

Iguania (Iguanidae + Agamidae + Chamaeleonidae) ha sido postulado como el taxón hermano de Scleroglossa (e.g., Camp 1923, Estes et al. 1988). Dentro de este grupo, la taxonomía del clado Iguanidae ha sido revisada numerosas veces. A través del uso de caracteres morfológicos, Etheridge & de Queiroz (1988) hipotetizaron la existencia de ocho grupos dentro de Iguanidae. Posteriormente, Frost & Etheridge (1989) al analizar los niveles más altos de la clasificación de este grupo, muestran que es monofilético. Ellos reconocieron ocho grandes grupos identificados previamente por Etheridge & de Queiroz (1988) como familias y consideraron a Agamidae como sinonimia de la familia Chamaeleonidae. Basado en datos combinados, moleculares y morfológicos, Macey et al. (1997) proponen la monofilia de Iguanidae (*sensu lato*) la cual estaría compuesta de las subfamilias Corytophaninae, Crotaphytinae, Hoplocercinae, Iguaninae, Oplurinae, Phrynosomatinae, Polychrotinae y Tropidurinae. Schulte et al. (1998) robustecen la propuesta de monofilia del grupo de Macey et al. (1997) al incorporar un mayor número de especies en algunas familias. Sin embargo, a nivel de subfamilia la definición de Iguaninae fue débilmente apoyada y la subfamilia Tropidurinae mostró no ser monofilética. Por esta razón, Schulte et al. (1998) nominaron a este último grupo como un metataxón para dar mayor estabilidad a esta nueva clasificación.

Otras investigaciones han permitido establecer las relaciones entre los taxa dentro de Iguaninae, Phrynosomatinae, Polychrotinae y Tropicidurinae (Sites et al. 1996, Reeder 1995, Frost et al. 2001a). Sin embargo, Frost et al. (2001b) propone una nueva revisión de la taxonomía de los iguanianos donde, entre otros cambios, eleva a Leiocephalinae, Liolaeminae y Tropicidurinae a estatus de familia, redefine Polychrotidae y crea tres taxa adicionales, Leiosauridae, Leiosarinae y Enyaliinae. Posteriormente, Schulte et al. (2003) reevalúan nuevamente el grupo pero adicionando nuevas secuencias de ADN en el análisis donde se plantean nuevos cambios. Reconocen a la familia Iguanidae como monofilética y conformada por ocho subfamilias (Corytophaninae, Crotaphytinae, Hoplocercinae, Iguaninae, Oplurinae, Phrynosomatinae, Polychrotinae y Tropicidurinae). Además, discuten el estatus taxonómico de Polychrotinae y Tropicidurinae concluyendo que éste es pobremente sustentado. Por esta razón, reconocen en Tropicidurinae a *Leiocephalus* y a las tribus Liolaemini y Tropicidurini que corresponden respectivamente a los grupos Leiocephalidae, Liolaemidae y Tropiciduridae de Frost et al. (2001b). Los clados dentro de Polychrotinae son *Anolis*, la tribu Leiosaurini y *Polychrus*, grupos que corresponden respectivamente a *Anolis* (Jackman et al. 1999), Leiosauridae (Frost et al. 2001b) y *Polychrus* (Peters & Donoso-Barros 1970). Adicionalmente, proponen dos nuevos taxa dentro de Leiosaurini, Leiosaurae y Anisolepae, para minimizar confusiones en cuanto a la posición de estos grupos en la hipótesis filogenética.

En los saurios que habitan en Chile, los cambios a nivel genérico han sido modificados luego del trabajo de Donoso-Barros (1966). Una de las primeras modificaciones fue el cambio del género *Urostrophus* por el de *Cupriganus* para las especies de Argentina y Chile (Gallardo, 1964), el que posteriormente fue cambiado a *Pristidactylus* por Etheridge & Williams (1985). De la misma manera, Frost (1992) restringió el género *Tropicidurus* a las especies distribuidas



Microlophus quadrivittatus, foto Mariana Acuña Retamar.

en la vertiente oriental de los Andes, mientras que las especies del lado occidental (Ecuador, Perú y Chile) y el Archipiélago de las Galápagos pasaron a formar parte del género *Microlophus*. Por otra parte, Etheridge (1995) restringe el género *Ctenoblepharis* a una especie exclusiva del Perú, *C. adpersus*, mientras que las otras especies del género pasaron a formar parte del género *Liolaemus*. En este mismo trabajo, Etheridge indica que no es justificable la utilización de los géneros *Abas* y *Velosaura* creados por Núñez & Yáñez (1984). Las evidencias morfológicas muestran que comparten sinapomorfias de *Liolaemus*, por lo que deben ser considerados sinonimias del mismo. Estos mismos argumentos fueron usados por Etheridge (1995) para sinonimizar *Ceilaemus* (Laurent 1984), *Phrynosaura* (Werner 1907) y *Vilcunia* (Donoso-Barros & Cei 1971) con *Liolaemus*. Para el caso de los Gekkonidae, las formas del “norte chico” estaban adscritas al género tropical *Gonatodes* (Capurro 1957, Capurro & Codoceo 1950) pero posteriormente Donoso-Barros & Vanzolini (1965) crean el género *Garthia* para agrupar a estas especies. Sin embargo, Kluge (1991) plantea que éstas deben ser consideradas como *Homonota*, por lo que *Garthia* es un sinónimo de ésta.

Conclusiones generales

La sistemática es una de las áreas centrales de la biología, puesto que para todo tipo de estudio biológico (e.g., ecología, fisiología, conservación, biodiversidad) es necesario conocer y comprender las relaciones filogenéticas de las especies. Los avances tecnológicos y metodológicos de las últimas dos décadas, han permitido a los investigadores elaborar nuevas propuestas de hipótesis de clasificación, a través de los estudios sistemáticos, que van desde reordenamientos a escalas jerárquicas superiores hasta la determinación de linajes crípticos.

Dada las características geográficas de Chile y el acceso de los herpetólogos a estas nuevas herramientas, nuevas especies continuarán siendo descritas. Esto implica que se requerirá de nuevos y rigurosos estudios sistemáticos, los cuales podrían permitir una mejor clasificación para los distintos grupos de anfibios y reptiles que habitan en Chile. Sin embargo, la clasificación de la fauna presente en Chile, así como la descripción de nuevas especies, pasan por discutir el concepto de especie. Si se considera en el futuro la descripción de nuevas especies utilizando el concepto filogenético, es indiscutible que la cantidad de nuevas especies descritas aumentará. Esto se deberá a que las poblaciones diagnosticadas genéticamente podrían ser consideradas especies diferentes por tener variantes genéticas únicas. Por otra parte, resulta notable tanto en anfibios como en reptiles, que las modificaciones sistemáticas y nomenclaturales son constantes y significativas, por lo que es evidente que la propuesta hecha en este capítulo, prontamente puede sufrir importantes modificaciones y pone en evidencia la necesidad de profundizar en este tema.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Antonieta Labra, Claudio Correa y a Fernando Torres-Pérez por los comentarios y la revisión crítica a este manuscrito.

Literatura citada

- Bell T (1843) Reptiles. En: The zoology of the voyage of the HMS Beagle, under the command Captain Fitz Roy, during 1832-1836. 5: 1-51. London, 51 pp.
- Bogart JP (1972) Karyotypes. En: Blair, WF (ed), Evolution of the genus *Bufo*: 171-195. University of Texas Press.
- Boulenger GA (1882) Catalogue of the batrachia salientia caudata in the collection of the British Museum (Natural History). London. 1: 495 pp.
- Caldwell MW (1999) Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. Zoological Journal of the Linnean Society 125: 115-147.
- Camp C (1923) Classification of the lizards. Bulletin of the American Museum of Natural History 48: 289-481.
- Capurro LF (1955) *Telmatobius halli edentatus*. Nueva subespecie para la fauna anfibia de Chile. Investigaciones Zoológicas Chilenas 2: 150-152.
- Capurro LF (1957) Distribución de *Gonatodes gaudichaudi* (Duméril & Bibron) en Chile. Investigaciones Zoológicas Chilenas 3: 141-142.
- Capurro LF (1958) Lista preliminar de los anfibios de Chile, y breves apuntes sobre su distribución y biología. Investigaciones Zoológicas Chilenas 4: 289-299.
- Capurro LF & M Codoceo (1950) *Gonatodes gaudichaudi* (Duméril & Bibron). Investigaciones Zoológicas Chilenas 1: 15-16.
- Cei JM (1962) Batracios de Chile. Ediciones Universidad de Chile, Santiago, Chile. cviii + 128 pp.
- Cei JM (1986) Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino. Monografie 14: 1-327.
- Cei JM (1993) Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino. Monografie 14: 1-949.
- Cei JM & J Lescure (1985) Identity of *Lacerta palluma* and revalidation of *Centura-flagellifer* Reptilia Sauria. Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Section A Zoologie Biologie et Ecologie Animales 7: 451-460.
- Chaparro JC, J Pramuk & A Gluesenkamp (2007) A new species of arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from cloud forest of southeastern Peru. Herpetologica 63: 203-212.
- Correa C, A Veloso, P Iturra & MA Méndez 2006 Phylogenetic relationships of Chilean leptodactylids: a molecular approach based on mitochondrial genes 12S and 16S. Revista Chilena de Historia Natural 79: 435-450
- Díaz N (1986) Biosistemática de los Leptodactylidae chilenos. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile) 17: 65-85.
- Díaz NF & A Veloso (1979) Sistemática y evolución de los anfibios de Chile. Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile) 12: 59-70.

- Donoso-Barros R (1950) Los reptiles de la Isla de Pascua. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas* 7: 490-491.
- Donoso-Barros R (1966) *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. cxxxviii + 458 pp.
- Donoso-Barros R (1970) Catálogo herpetológico chileno. *Boletín del Museo Nacional Historia Natural (Chile)* 31: 49-124.
- Donoso-Barros R & JM Cei (1971) New lizards from the volcanic Patagonian plateau of Argentina. *Journal of Herpetology* 5: 89-95.
- Donoso-Barros R & Vanzolini (1965) El género *Garthia* y los geckos afines. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 7: 1-8.
- Estes R, K de Queiroz & J Gauthier (1988) Phylogenetic relationships within the squamata. En: Estes R & G Pregill (eds), *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*: 119-281. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Etheridge R (1995) Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicoduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge R & K de Queiroz (1988) A phylogeny of Iguanidae. En: Estes R & G Pregill (eds), *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*: 283-368. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Etheridge R & JM Savage (2003) *Phymaturus* Gravenhorst, 1837 and *Lacerta palluma* Molina, 1782 (currently *Phymaturus palluma*; Reptilia, Sauria): proposed conservation of usage of the names by designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 60: 38-41.
- Etheridge R & EE Williams (1985) Notes on *Pristidactylus* (Squamata: Iguanidae). *Breviora* 483: 1-18
- Ford LS & DC Cannatella (1993) The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* 7: 94-117.
- Formas JR (1995) Anfíbios. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 314-325. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.
- Frost DR (1985) *Amphibian species of the world: A taxonomic and geographical reference*. Natural science collection alliance, Kansas, USA. 732 pp.
- Frost DR (1992) Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropicoduridae). *American Museum of Natural History Novitates* 3033: 1-68.
- Frost DR (2007) *Amphibian species of the world: an online reference*. Version 5.1 (10 October, 2007). <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>.
- Frost DR & R Etheridge (1989) A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Museum of Natural History, University of Kansas, Miscellaneous Publications* 81: 1-65.
- Frost DR, MT Rodrigues, T Grant & TA Titus (2001a). Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropicoduridae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 21: 352-371.
- Frost DR, R Etheridge, D Janies & TA Titus (2001b) Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Novitates* 3343: 1-38.

- Frost DR, T Grant, J Faivovich, RH Bain, A Haas, CFB Haddad, RO de Sá, A Channing, M Wilkinson, SC Donnellan, CJ Raxworthy, JA Campbell, BL Blotto, P Moler, RC Drewes, RA Nussbaum, JD Lynch, DM Green & WC Wheeler (2006) The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- Frost DR, T Grant, J Faivovich, RH Bain, A Haas, CFB Haddad, RO de Sa, A Channing, M Wilkinson, SC Donnellan, CJ Raxworthy, JA Campbell, BL Blotto, P Moler, RC Drewes, RA Nussbaum, JD Lynch, DM Green & WC Wheeler (2007) Is The amphibian tree of life really fatally flawed? *Cladistics* 23: 1-11.
- Fuentes M (1914) Fauna de la Isla de Pascua. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 7: 285-319.
- Gallardo JM (1964) Los géneros *Urostrophus* D et B y *Cupriganus* gen. nov. (Sauria, Iguanidae) y sus especies. *Neotropica (Argentina)* 10: 125-136.
- Giugliano LG, R Garcia & G Rinaldi (2007) Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 45: 168-179.
- Gravenhorst JLC (1838) Beiträge zur genaueren kenntniss einiger eidechsenGattungen. *Nova Acta Academia Caesarea Leopoldino-Carolina* 18: 712-784.
- Günther A (1858) Catalogue of the batrachia Salientia of the British Museum, London. 160 pp.
- Harris DJ, Marshall JC & KA Crandall (2001) Squamate relationships based on C-mos nuclear DNA sequences: increased taxon sampling improves bootstrap support. *Amphibia-Reptilia* 22: 235-242.
- Heyer WR (1975) A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology* 199: 1-55.
- Hoffstetter R (1939) Contribution a l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des ophidiens. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 15: 1-78.
- ICZN (2005) Opinion 2118 (Case 3225) *Phymaturus* Gravenhorst, 1837 and *Lacerta palluma* Molina, 1782 (currently *Phymaturus palluma*; Reptilia, Sauria): usage of the names conserved by the designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 62: 11-117.
- Jorquera B (1986) Biología de la reproducción del genero *Rhinoderma*. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 17: 53-62.
- Kluge AG (1991) Checklist of gekkonoid lizards. *Smithsonian Herpetological InfoService* 85: 1-35.
- Lamborot M (1993) Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. *Evolución Biológica (Bogotá)* 7: 133-151.
- Laurent RF (1984) On some iguanid genera related to or previously confused with *Liolaemus* Weigmann. *Journal of Herpetology* 18: 357-373.
- Lobo F (2005) Phylogenetic relationships in the *chiliensis* group (Iguania: Liolamidae: *Liolaemus*): Adding new characters and taxa. *Acta Zoológica Lilloana (Argentina)* 49: 65-87.
- Lynch JD (1971) Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactylid frogs. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication 53: 1-238.

- Lynch JD (1973) The transition from archaic to advanced frogs. En: Vial JL (ed), Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems: 133-182. University of Missouri Press, Columbia, Missouri, USA.
- Lynch JD (1978) A re-assessment of the Telmatobiine leptodactylid frogs of the Patagonia. Occasional Paper Museum of Natural History of University of Kansas 72: 1-57.
- Macey JR, A Larson, NB Ananjeva & TJ Papenfuss (1997) Evolutionary shifts in three major structural features of the mitochondrial genome among iguanian lizards. Journal of Molecular Evolution 44: 660-674.
- Mckeown S (1996) A Field guide to reptiles and amphibians in the hawaiian islands. Diamond Head Publishing, Inc., Los Osos, CA. 172 pp.
- MacLean WP (1974) Feeding and locomotor mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution. Papéis Avulsos de Zoologia (Brasil) 27: 173-213.
- Núñez H & F Jaksic (1992) Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 43: 63-91.
- Núñez H & J Yáñez (1984) *Abas* y *Velosaura* nuevos géneros de lagartos Iguanidae y proposiciones sistemáticas respecto de los géneros aliados (Reptilia: Squamata). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 40: 97-105
- Oppel M (1811) Die Ordnungen, familien und gattungen der reptilien als prodom einer naturgeschichte derselben. Joseph Lindauer Verlag, München. 86 pp.
- Ortiz JC (1973) Étude sur le status taxinomique de *Tachymensis peruviana* Wiegmann et *Tachymensis chilensis* (Schlegel) (Serpentes: Colubridae). Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle (Paris) 3^a sér. 146, zool. 110: 1021-1039.
- Ortiz JC & CP Guillaume (1984) Primer estudio de polimorfismo genético en algunas especies de *Liolaemus* (Squamata-Iguanidae) de Chile: 47-58. Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados. Cáceres, España.
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado de conocimiento de los anfibios de Chile. Gayana (Chile) 70: 114-121.
- Pellegrino KCM, MT Rodrigues, YY Yassuda & JW Sites (2001) A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and a new classification for the family. Biological Journal of the Linnean Society 74: 315-338.
- Peters JA & B Orejas-Miranda (1970) Catalogue of the neotropical Squamata: Part I. Snakes. United States National Museum Bulletin 297: 1-347.
- Peters JA & R Donoso-Barros (1970) Catalogue of the neotropical Squamata, Part II: lizards and amphisbaenians. United States National Museum Bulletin 297: 1-293.
- Philippi RA (1902) Suplemento a los batraquios chilenos descritos en la Historia Física y Política de Chile de don Claudio Gay. Santiago. 160 + xi pp.
- Pincheira-Donoso D & H Nuñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann. 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 59: 1-486.
- Pincheira-Donoso D, JA Scolaro & JA Schulte (2007) The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: Molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. Zootaxa 1452: 25-42.

- Presch W (1983) The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zoological Journal of the Linnean Society* 77: 189-197.
- Reeder TW (1995) Phylogenetic relationships among phrynosomatid lizards as inferred from mitochondrial ribosomal DNA sequences: substitutional bias and information content of transitions relative to transversions. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 4: 203-222.
- Rieppel O (1994) The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. En: Fraser NC & H-D Sues (eds), *In the shadow of the dinosaurs*: 23-37. Cambridge University Press, New York.
- Schulte JA, JP Valladares & A Larson (2003) Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* 59: 399-419.
- Schulte JA, JB Losos, FB Cruz & H Nuñez (2004) The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae : Tropicurinae : Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17: 408-420.
- Schulte JA, JR Macey, A Larson & TJ Papenfuss (1998) Testing the monophyly of four iguanid subfamilies: a comparison of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 10: 367-376.
- Schulte JA, JR Macey, RE Espinoza & A Larson (2000) Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Sites JW, SK Davis, T Guerra, JB Iverson & HL Snell (1996) Character congruence and phylogenetic signal in molecular and morphological data sets: a case study in the living iguanas (Squamata, Iguanidae). *Molecular Biology & Evolution* 13: 1087-1105.
- Smith HM, RB Smith & HL Sawin (1977) A summary am snake classification (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology* 11: 115-121.
- Torres-Perez F, JC Ortiz, P Victoriano & M Lamborot (2003) Allozyme divergence in two syntopic *Liolaemus* of the *Liolaemus monticola* group (Squamata: Tropicuridae). *Journal of Herpetology* 37: 385-389.
- Townsend TM, A Larson, E Louis & JR Macey (2004) Molecular Phylogenetics of Squamata: The position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the Squamate Tree. *Systematic Biology* 53: 735-757.
- Uetz P (2006) The EMBL reptile database, Peter Uetz and the European molecular biology laboratory, Heidelberg, Germany. <http://www.reptile-database.org/>
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 6: 481-539.
- Victoriano PF, F Torres-Perez, JC Ortiz, LE Parra, I Northland & J Capetillo (2003) Allozyme variation and evolutionary relationships in species of the genus *Microlophus* ("peruvianus" group) (Squamata; Tropicuridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 65-78.
- Vidal N & SB Hedges (2002) Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies* 325: 977-985.
- Vidal N & SB Hedges (2005) The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* 328: 1000-1008.
- Vidal N, AS Delmas, P David, C Cruaud, A Couloux & SB Hedges (2007) The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* 330: 182-187.

Wallach V (1993) The supralabial imbrication pattern of the Typhlopoidea (Reptilia: Serpentes). *Journal of Herpetology* 27: 214-218.

Werner F (1907) Estudios sobre reptiles chilenos. *Anales Universidad de Chile* 121: 147-155.

Wiens JJ (2007) Book review: The amphibian tree of life. *Quarterly Review of Biology* 82: 55-56.

Wiley EO (1981) *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetics systematics*. John Wiley and Sons Press. New York. 439 pp.

Zug GR, Vitt LJ & Caldwell JP (2001) *Herpetology*, 2a ed. Academic Press San Diego, London. xiv + 630 pp.

Hipótesis filogenéticas de anfibios



Batrachyla leptopus, foto Juan Luis Celis.

Claudio C. Correa, José J. Núñez y Marco A. Méndez

El constante desarrollo de nuevas herramientas analíticas y tecnológicas en el área de la sistemática, estrechamente ligadas a la incorporación de datos moleculares, ha permitido modificar y profundizar nuestro conocimiento de la diversidad de los anfibios. Estos avances han posibilitado la realización de estudios de una magnitud sin precedentes, entre los cuales el más importante es “The amphibian tree of life” (Frost et al. 2006). Las hipótesis filogenéticas derivadas de éste y otros estudios posteriores, han provocado una inestabilidad taxonómica que se ha traducido en profundos cambios en los esquemas de clasificación. Es así como los anfibios nativos de Chile, clasificados tradicionalmente en las familias Bufonidae, Leptodactylidae y Rhinodermatidae, actualmente pueden asignarse a cinco familias: Bufonidae, Calyptocephalellidae, Ceratophryidae, Leiuperidae y Cycloramphidae (donde se incluyó a *Rhinoderma*). Por otra parte, los estudios moleculares también han revelado un mayor grado de divergencia entre las especies residentes de Chile asignadas previamente al género *Bufo*. El objetivo de este capítulo es revisar en forma cronológica los principales estudios sistemáticos de las especies que habitan en Chile, tomando como marco de referencia las tres familias tradicionalmente reconocidas (Bufonidae, Leptodactylidae y Rhinodermatidae). En particular, se discuten los alcances y las conclusiones taxonómicas de estos estudios, con especial énfasis en los resultados relacionados con la familia Leptodactylidae, la cual incluía la mayor parte de las especies descritas en Chile. Esta revisión muestra cómo los estudios sistemáticos han ido modificando nuestra visión acerca de la diversificación de los anfibios, tema que adquiere especial relevancia si consideramos el incompleto estado de conocimiento de su diversidad, revelado no sólo por los numerosos cambios taxonómicos, sino también por la continua descripción de especies.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

La importancia de la sistemática molecular	109
Breve reseña de la sistemática de los anuros	112
Revisiones sistemáticas	114
Bufonidae	114
Leptodactylidae	117
Telmatobiinae y Leptodactylinae	121
Recuadro 5.1: Sistemática de Calyptocephalellidae: el legado gondwánico	122
Recuadro 5.2: Diversidad y sistemática: la posición de <i>Insuetophrynus</i>	126
Rhinodermatidae	127
El futuro de la sistemática de los anfibios de Chile	129
Agradecimientos	130
Literatura citada	131



CLAUDIO C. CORREA

Laboratorio de Genómica Evolutiva,
INTA, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

JOSÉ J. NÚÑEZ

Instituto de Zoología,
Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile.

MARCO A. MÉNDEZ

Centro de Estudios Avanzados en Ecología & Biodiversidad (CASEB),
Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.

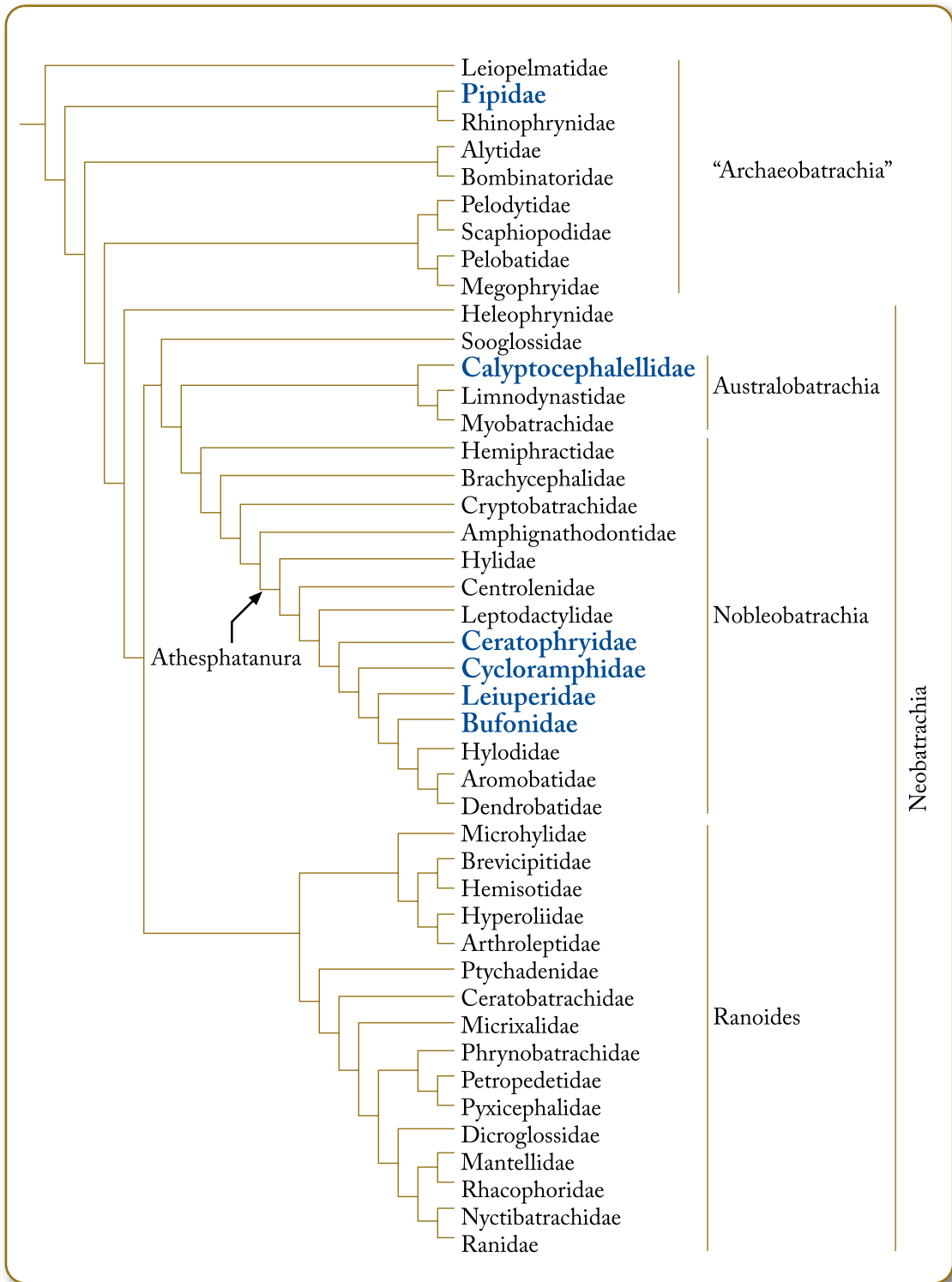
Laboratorio de Genómica Evolutiva, INTA,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

La importancia de la sistemática molecular

Una de las tareas fundamentales de la sistemática es develar y representar la historia evolutiva de los organismos, es decir, inferir sus relaciones de ancestro-descendiente o filogenia (Mayr & Ashlock 1991). En principio, cualquier rasgo o carácter heredable, cuyas variantes puedan ser diagnosticadas como homólogas entre linajes, podría servir para reconstruir la filogenia de un grupo (Hillis et al. 1996, Avise 2004). Sin embargo, considerando el desarrollo histórico de la sistemática, las principales fuentes de caracteres han sido morfológicas y moleculares (una discusión reciente de las ventajas y desventajas de la utilización de estos tipos de caracteres puede encontrarse en Jenner 2004). Entre los datos y técnicas genético moleculares utilizadas en el pasado se incluyen cariotipos, secuencias de proteínas, polimorfismos enzimáticos, distancias inmunológicas, hibridización de ADN y mapeos de sitios de restricción de ADN mitocondrial (Hillis et al. 1996, Avise 2004), pero actualmente la gran mayoría de los estudios de sistemática molecular se basan en secuencias de ADN. Esto es el resultado directo de adelantos tecnológicos, como la metodología denominada PCR (“Polymerase Chain Reaction”), la cual permite obtener numerosas copias de un segmento de ADN deseado, y técnicas de secuenciación automática, basadas a su vez en el PCR (Avise 2004). Asimismo, la informática no sólo ha permitido una agilización en el manejo e intercambio de secuencias de ADN, a través de bases de datos como GenBank (ver NCBI -National Center of Biotechnology Information- <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), sino que también ha promovido el desarrollo de programas computacionales



Alsodes australis, Foto Claudio Correa.



y el aumento en la capacidad de procesamiento de los computadores. Desde un punto de vista analítico, la aplicación de los métodos de máxima verosimilitud (“maximun likelihood”) e inferencia bayesiana en la reconstrucción filogenética, los cuales incorporan modelos explícitos de evolución de los caracteres, vinieron de la mano con la accesibilidad de secuencias de ADN y el aumento en la capacidad de procesamiento de los computadores (Simon et al. 2006).

Sin duda, el mejor ejemplo de la aplicación de estos avances a la sistemática de los anfibios es “The amphibian tree of life” (Frost et al. 2006), la reconstrucción filogenética más completa realizada hasta la fecha para este grupo taxonómico (Figura 5.1). Ese estudio, no exento de duras críticas (Wiens 2007; ver respuesta en Frost et al. 2007), se basa en un análisis combinado de caracteres morfológicos (extraídos de Haas 2003) y moleculares (3,7 kilobases en promedio de genes mitocondriales y nucleares) de 522 especies que representan la diversidad global de la clase Amphibia. El análisis se realizó con el método de optimización directa basado en parsimonia, en el cual el alineamiento es realizado simultáneamente con la búsqueda de los árboles filogenéticos (Phillips et al. 2000).

Una de las ventajas de los métodos basados en parsimonia es su menor exigencia computacional, lo cual constituyó un criterio de elección metodológica crucial para Frost et al. (2006), dada la complejidad y magnitud de los datos utilizados en sus análisis. Por otra parte, el método de máxima parsimonia está íntimamente ligado a la sistemática filogenética o cladística, la cual enfatiza el reconocimiento de grupos monofiléticos (clados) a través del descubrimiento de caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) que los sustenten (Kitching et al. 1998). De esta forma, cada uno de los grupos monofiléticos definidos bajo el marco cladístico se transforma en una hipótesis apoyada por cierto número de sinapomorfías, las que posteriormente puede ser contrastada con nuevos caracteres. Este es el principio en el que radica la relevancia de la nueva taxonomía de Frost et al. (2006), la cual, con modificaciones posteriores, es el resultado de la incorporación de un marco explícito de pruebas de hipótesis a la discusión de la sistemática de los anfibios (Frost 2007).

Figura 5.1. (pág. 110) Relaciones filogenéticas del orden Anura a nivel de familias según Frost et al. (2006) y Grant et al. (2006). Las familias representadas en Chile se destacan en azul, incluyendo la familia introducida Pipidae. Se indican además las principales divisiones del orden reconocidas tradicionalmente, “Archaeobatrachia” y Neobatrachia, y los nuevos taxa definidos por Frost et al. (2006), Australobatrachia y Nobleobatrachia, que incluyen a las cinco familias nativas de Chile. Note que las familias Calyptocephalellidae, Ceratophryidae, Cycloramphidae y Leiuperidae, que una vez formaron parte de “Leptodactylidae” (*sensu* Lynch 1973), no conforman un grupo monofilético. Note además, que la familia endémica Calyptocephalellidae (*Calyptocephalella* y *Telmatobufo*) constituye el grupo hermano de las familias de Australasia Limnodynastidae y Myobatrachidae. Rhinodermatidae no es reconocida por Frost et al. (2006) (*Rhinoderma* es incluido en Cycloramphidae). La mayor parte de este árbol deriva de Frost et al. (2006), excepto el clado Athesphatanura, extraído de Grant et al. (2006). En Frost et al. (2006), Calyptocephalellidae aparece como Batrachophryinidae (ver Frost 2007 para una explicación de este cambio). Los taxa indicados entre comillas son no monofiléticos.

Breve reseña de la sistemática de los anuros

Los anuros constituyen uno de los tres órdenes de la clase Amphibia y son los únicos anfibios que existen en Chile. Los representantes de este orden Anura, conocidos comúnmente como sapos y ranas, se caracterizan por poseer una estructura corporal muy conservada entre especies, pero también por presentar especializaciones morfológicas y ecofisiológicas a los más diversos modos de vida (Trueb 1973, Duellman & Trueb 1986). Los primeros estudios de la sistemática de Anura se basaron principalmente en caracteres morfológicos de los adultos (cráneo, cinturas, musculatura del muslo, lengua, aparato hiolaríngeo, columna vertebral) o en la morfología de las larvas (revisado en: Lynch 1973, Ford & Cannatella 1993). Una subdivisión “natural” dentro de Anura fue propuesta por Reig (1958), quien definió los subórdenes Archaeobatrachia y Neobatrachia para agrupar a la gran mayoría de las familias de anuros. Estos taxa corresponden, respectivamente, a los anuros “arcaicos” y “avanzados”, términos relacionados con la cantidad relativa de caracteres primitivos o derivados presentes en las distintas familias (Lynch 1973). Dentro de este esquema, el mayor número de especies y familias corresponde a los anuros “avanzados”. Posteriormente, Lynch (1973) definió un tercer grupo como anuros “transicionales” a partir de unas pocas familias previamente incluidas en alguno de los dos grupos anteriores (ver Duellman & Trueb 1986 para una comparación de las clasificaciones más importantes y un resumen de la taxonomía de cada una de las familias). Tanto Duellman & Trueb (1986) como Ford & Cannatella (1993) presentaron filogenias a nivel de familia, basadas principalmente en caracteres morfológicos y principios cladísticos, en que Archaeobatrachia fue definida como parafilética con respecto a Neobatrachia. Sin embargo, ambos estudios no permitieron resolver las relaciones dentro de esta última agrupación. Un renovado impulso en el estudio de las relaciones a este nivel fue dado por la sistemática



Bufo arunco, foto Mariana Acuña Retamar.

molecular. Los análisis iniciales basados en genes mitocondriales indicaron la monofilia de Archaeobatrachia y Neobatrachia (Hay et al. 1995), pero estudios posteriores que incorporaron una mayor cantidad de secuencias mitocondriales y/o nucleares, confirmaron la naturaleza parafilética de Archaeobatrachia y la monofilia de Neobatrachia (e.g., Hoegg et al. 2004, Roelants & Bossuyt 2005, San Mauro et al. 2005, Gissi et al. 2006, Frost et al. 2006, Roelants et al. 2007).

Otro resultado derivado de los estudios morfológicos fue el reconocimiento de dos grupos principales dentro de Neobatrachia: Bufonoidea (redefinido posteriormente como Hyloidea) y Ranoidea (Lynch 1973, Duellman & Trueb 1986). Algunos estudios consideraron a Bufonoidea y Ranoidea como grupos monofiléticos (e.g., Duellman & Trueb 1986), mientras que otros señalaron que no había sinapomorfias para definir a Bufonoidea (Ford & Cannatella 1993) o que esta agrupación (ya definida como Hyloidea) era parafilética con respecto a Ranoidea (Haas 2003). Por otra parte, un creciente número de estudios moleculares reconoció a Hyloidea y Ranoidea como grupos monofiléticos (Ruvinsky & Maxson 1996, Biju & Bossuyt 2003, Darst & Cannatella 2004, Hoegg et al. 2004, San Mauro et al. 2005). Sin embargo, uno de los problemas persistentes en la sistemática de Neobatrachia fue la posición de algunas familias consideradas “transicionales” por Lynch (1973) (Heleophrynidae, Limnodynastidae, Myobatrachidae, Nasikabatrachidae y Sooglossidae), cuyas relaciones permanecieron inestables con respecto a los dos grupos antes señalados (Feller & Hedges 1998, Biju & Bossuyt 2003, Haas 2003, Darst & Cannatella 2004, Hoegg et al. 2004).

Paralelamente al aumento de genes y caracteres utilizados en los análisis moleculares, fue el aumento de taxa incluidos en cada estudio, lo cual permitió ampliar la cobertura taxonómica y someter a prueba explícitamente la validez de las agrupaciones definidas basándose en la morfología. De este modo, la evidencia molecular permitió ratificar, por ejemplo, que



Hylorina sylvatica, foto Claudio Correa.

Leptodactylidae era una agrupación polifilética (e.g., Darst & Cannatella 2004), lo cual ya había sido postulado con evidencia morfológica (Lynch 1971, Ford & Cannatella 1993). Sin embargo, estos resultados no se tradujeron en cambios inmediatos en la taxonomía en uso (e.g., Frost 2004, catálogo en línea del “American Museum of Natural History” de New York, el cual constituye una de las referencias más importantes en taxonomía y sistemática de anfibios). El cambio fundamental en este sentido fue propuesto por Frost et al. (2006), quienes a partir de un extenso análisis que incluyó caracteres morfológicos y moleculares, y aplicando los principios de la sistemática filogenética, aumentaron de 32 a 42 el número de familias de anuros con respecto a Frost (2004). Otras dos familias fueron agregadas como resultado del estudio de Grant et al. (2006) de la sistemática de los “dendrobátidos”, en que también se reevaluaron las relaciones dentro Athesphatanura, uno de los taxa definidos por Frost et al. (2006) dentro de Neobatrachia (Frost 2007). La Figura 5.1 muestra las relaciones filogenéticas entre 44 de las 45 familias reconocidas por Frost (2007), así como las principales divisiones tradicionalmente reconocidas para el orden Anura (“Archaeobatrachia” y Neobatrachia) y los principales taxa definidos dentro de Neobatrachia por Frost et al. (2006).

Revisiones sistemáticas

Los estudios sistemáticos recientes, particularmente aquellos que han incluido datos moleculares, han producido una inestabilidad taxonómica que se ha traducido en constantes cambios de nomenclatura y en los esquemas de clasificación, lo cual es un reflejo del progreso científico en la sistemática de los anfibios (Frost 2007). Para simplificar el lenguaje de la siguiente discusión se ha mantenido la nomenclatura original de los estudios mencionados, reservando el uso de comillas para nombrar a los linajes reconocidos actualmente como poli o parafiléticos. Además, estas revisiones se han estructurado de acuerdo a la clasificación tradicional para facilitar la interpretación de los cambios en el marco de la literatura existente. La Figura 5.2 muestra los cambios más recientes en la clasificación y la nomenclatura de los géneros presentes en Chile, los cuales son discutidos al final de cada una de las siguientes secciones.

Bufonidae

La monofilia de Bufonidae no ha sido cuestionada y es respaldada tanto por evidencia morfológica (Ford & Cannatella 1993) como molecular (Frost et al. 2006). Más controversiales han sido sus relaciones con otros linajes dentro de “Hyloidea”, las cuales no fueron resueltas en estudios morfológicos (e.g., Duellman & Trueb 1986, Ford & Cannatella 1993) o difieren entre estudios moleculares (e.g., Darst & Cannatella 2004, Faivovich et al. 2005). Frost

et al. (2006) situaron a esta familia como el taxon hermano del clado formado por Dendrobatidae y Thoropidae, pero posteriormente, Grant et al. (2006) la reconocieron como el taxon hermano de un clado formado por Hylodidae + (Aromobatidae + Dendrobatidae) (Figura 5.1).

Las relaciones dentro de esta familia y especialmente las del género “*Bufo*”, han sido discutidas extensamente (revisado en Frost et al. 2006). Por mucho tiempo se ha mantenido el uso de grupos de especies dentro del género “*Bufo*”, los cuales se han definido principalmente por características morfológicas, de cromosomas y cantos (Blair 1972). Posteriormente, los representantes sudamericanos del género fueron adscritos a ocho de estos grupos (Duellman & Schulte 1992). Las seis especies chilenas de “*Bufo*” (*B. atacamensis*, *B. arunco* (= *B. chilensis*),

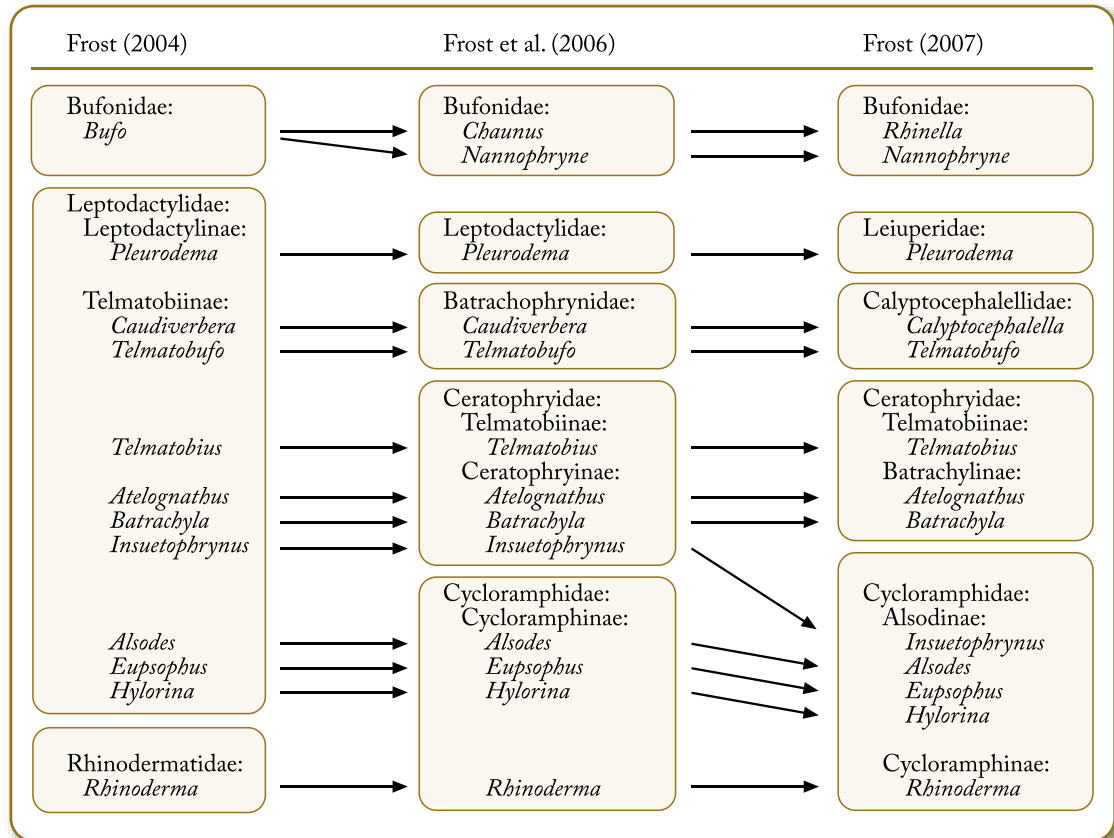


Figura 5.2. Cambios recientes (de 2004 a 2007) en la nomenclatura y en la clasificación de los anfibios existentes en Chile a nivel de familias, subfamilias y géneros. Los cuadros muestran los géneros contenidos en cada familia e indican además, la asignación a subfamilias en los casos correspondientes. Note el aumento en el número de familias y de géneros (en la familia Bufonidae) derivado del trabajo de Frost et al. (2006). Observe además, los cambios de nomenclatura de algunas familias, subfamilias y géneros, y el traslado de *Insuetophrynus* a la familia Cycloramphidae por Frost (2007). El género *Hylorina* debería ser transferido a la subfamilia Batrachylinae (familia Ceratophryidae) según Correa et al. (2006) (ver detalles en el texto).

B. papillosus, *B. rubropunctatus*, *B. spinulosus* y *B. variegatus*) reconocidas actualmente (Veloso & Navarro 1988, Formas 1995, Díaz-Páez & Ortiz 2003) han sido asignadas a dos grupos: *spinulosus* y *variegatus*. Inicialmente, sólo se reconocían dos especies, *B. spinulosus* y *B. variegatus*, las cuales fueron incluidas en el grupo *spinulosus* basándose en afinidades morfológicas y criterios biogeográficos (Vellard 1959, Cei 1961, 1962). Posteriormente, Cei (1972) indicó que *B. variegatus* es una especie con afinidades inciertas que había sido ubicada erróneamente en el grupo *spinulosus*, por lo cual fue separada en el grupo *variegatus* (Martin 1972). Sin embargo, Duellman & Schulte (1992) incluyeron nuevamente a *B. variegatus* dentro del grupo *spinulosus*, basándose en algunas características osteológicas.

El único trabajo en que se ha realizado un análisis filogenético de las especies presentes en Chile del “grupo *spinulosus*” es el de Méndez (2000). Basándose en evidencia morfológica y molecular (genes mitocondriales), este autor estableció que *B. arunco* y *B. atacamensis* son especies hermanas y que *B. spinulosus*, junto a *B. papillosus*, constituye el grupo hermano de las especies anteriores. Estos resultados confirmaron los estudios previos basados en evidencia morfológica, cariológica y experimentos de hibridación (Mezey 1979). Méndez (2000) también mostró que *B. rubropunctatus*, el cual no ha sido incluido en ningún otro estudio filogenético, está más relacionado con los clados *B. arunco* + *B. atacamensis* y *B. spinulosus* + *B. papillosus*, que con *B. variegatus*. Sin embargo, los estudios de Mezey (1979) y Méndez (2000) no permitieron evaluar las relaciones de las especies que habitan en Chile con especies de otros grupos americanos ya que en sus análisis sólo incluyeron a *B. arenarum* como grupo externo.

Estudios más recientes han investigado las relaciones filogenéticas y biogeografías de especies americanas de “*Bufo*” utilizando datos moleculares (Pauly et al. 2004, Pramuk 2006),



Alsodes nodosus, foto Juan Luis Celis.

los cuales han permitido reevaluar la sistemática de las especies residentes en Chile. Pramuk (2006) realizó el estudio más comprehensivo hasta la fecha de las relaciones filogenéticas de las especies de “*Bufo*” sudamericanas. En un análisis combinado de evidencia morfológica y molecular, mostró que la especie *B. variegatus* (junto a *B. cophotis* de Perú) no está relacionada con las especies del grupo *spinulosus*. Un resultado similar fue obtenido por Pauly et al. (2004) pero con un menor número de especies. Ambos estudios mostraron que *B. variegatus* pertenece a un linaje tempranamente divergente en el género, mientras que *B. spinulosus* forma parte de un clado que incluye la mayoría de los grupos de “*Bufo*” sudamericanos. Pramuk (2006) además redefinió el grupo *spinulosus*, dentro del cual *B. arunco* y *B. atacamensis* forman el clado hermano de un grupo constituido por *B. spinulosus* y algunas especies peruanas.

Finalmente, es necesario señalar los últimos cambios taxonómicos en el género “*Bufo*”. Frost et al. (2006) mostraron que “*Bufo*” es parafilético con respecto a otros géneros de la familia, por lo cual definieron varios géneros nuevos. Según estos autores, las especies del “grupo *spinulosus*” que habitan en Chile quedaron incluidas en *Chaunus*, mientras que *B. variegatus* fue asignada a *Nannophryne* (como *N. variegata*). Posteriormente, Chaparro et al. (2007), transfirieron las especies del género *Chaunus* a *Rhinella* (la Figura 5.2 resume estos cambios; ver Frost 2007 para comentarios particulares de la taxonomía y sistemática de cada especie).

Leptodactylidae

Tradicionalmente, la mayoría de los anfibios residentes en Chile fueron clasificados en la familia Leptodactylidae y, dentro de ésta, en las subfamilias Leptodactylinae



Eupsophus calcaratus, foto Daniel González Acuña.

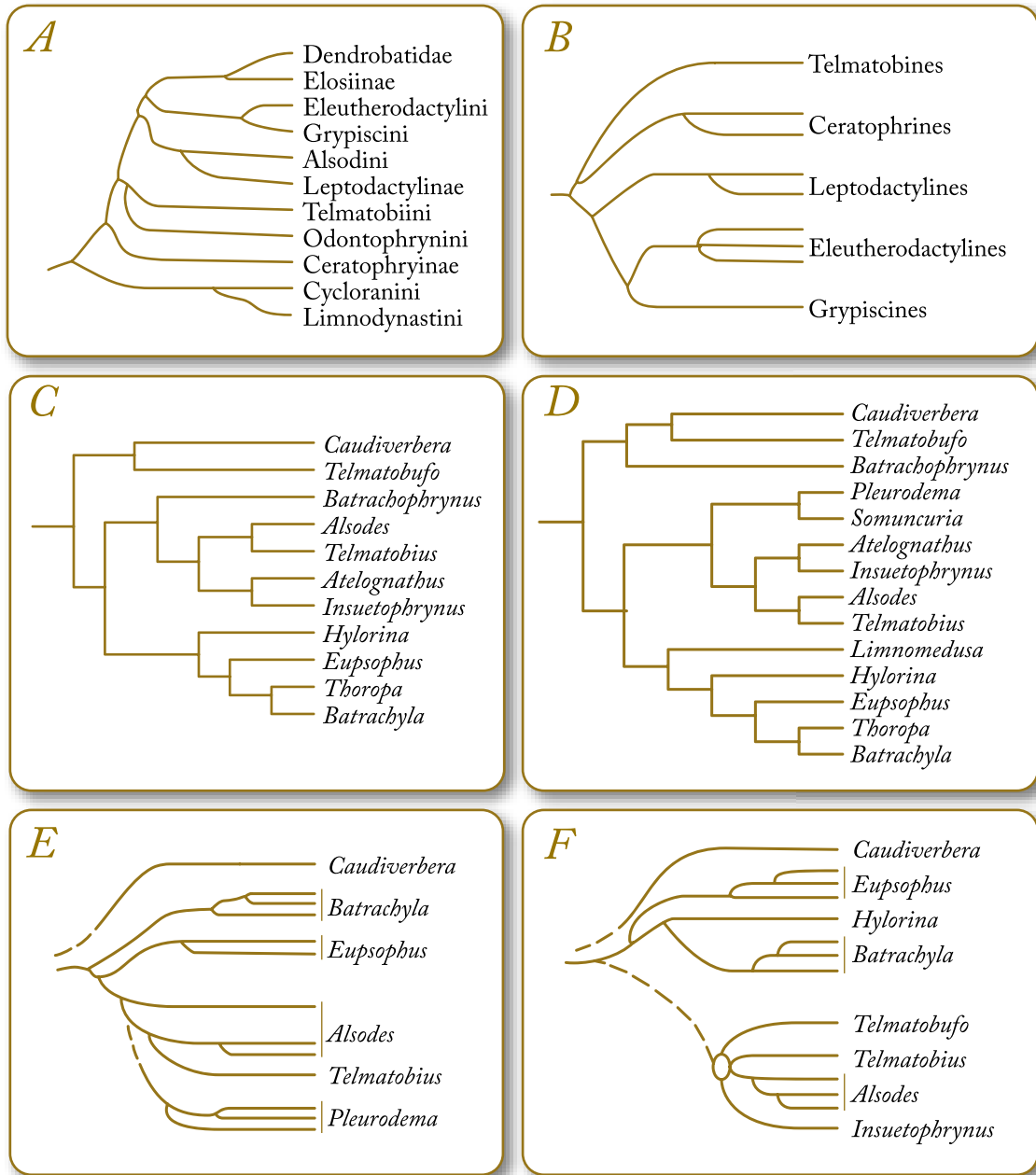


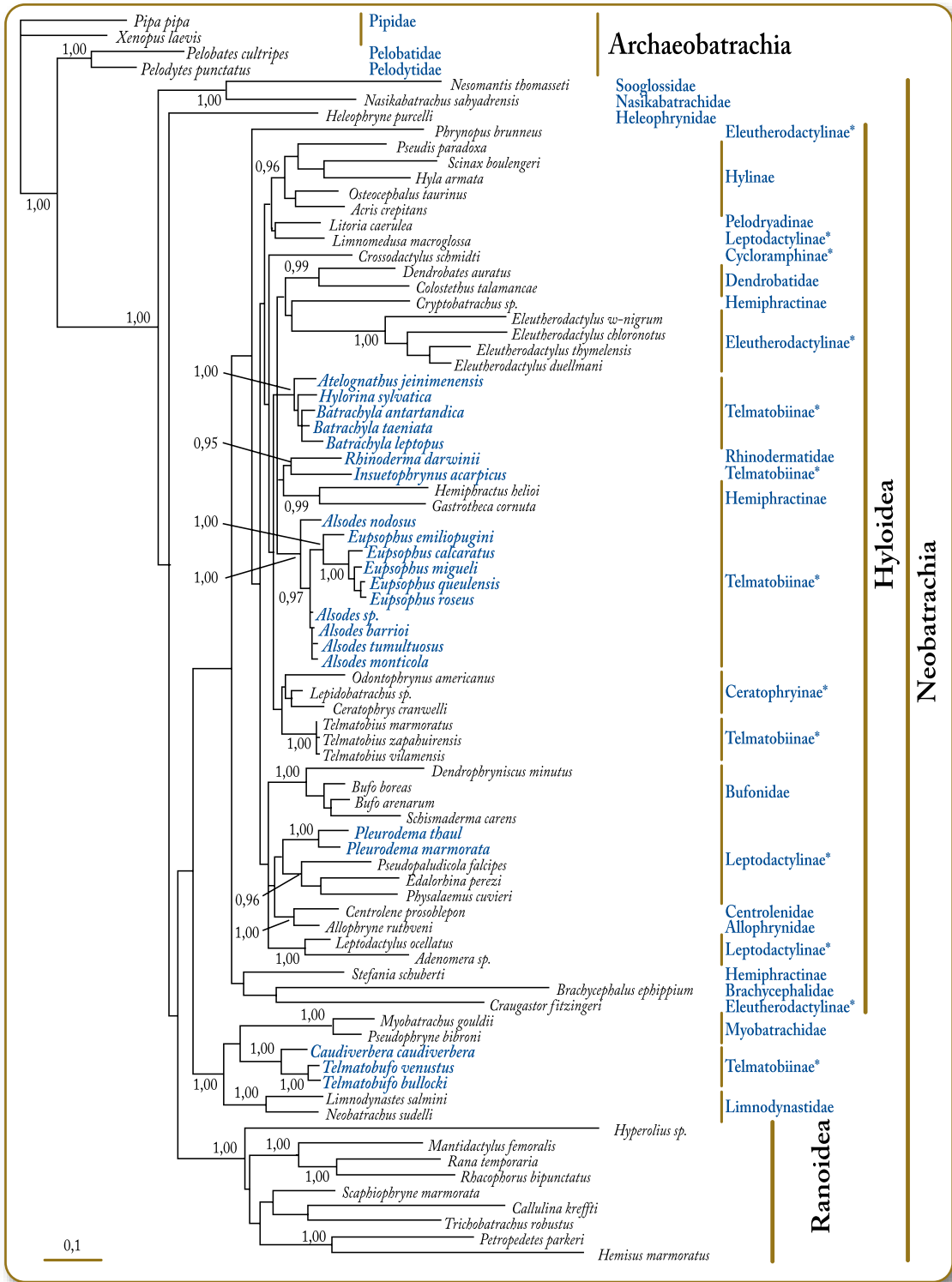
Figura 5.3. Hipótesis filogenéticas propuestas para “Leptodactylidae” (A y B) y “Telmatobiinae” (C, D, E y F) por varios autores, basadas principalmente en evidencia morfológica. A- Lynch (1971), se muestra sólo la parte del árbol que incluye a los linajes americanos. B- Heyer (1975). C y D- Lynch (1978), cladogramas obtenidos en análisis de 11 (C) y 14 géneros (D). E- Díaz & Veloso (1979). F- Díaz (1986). Ver texto para detalles del número de caracteres usados y las conclusiones sistemáticas derivadas de esos estudios. En todos los casos se ha mantenido la nomenclatura y la forma original de los árboles presentados por los respectivos autores.

y Telmatobiinae. La composición de géneros y las relaciones evolutivas tradicionalmente aceptadas dentro de Leptodactylidae derivan ampliamente de los trabajos de Lynch (1971) y Heyer (1975), los cuales corresponden a los únicos análisis filogenéticos realizados para esa familia en su totalidad. El cambio fundamental provino de Frost et al. (2006), quienes mostraron con un extenso muestreo que esa familia era polifilética, ratificando otros estudios moleculares de menor magnitud (e.g., Darst & Cannatella 2004, Faivovich et al. 2005, Wiens et al. 2005). Como se verá más adelante, la evidencia morfológica indicaba que Leptodactylidae y Telmatobiinae (la subfamilia que incluía la mayoría de las especies de anfibios que habitan en Chile) no eran agrupaciones naturales, pero se siguió aceptándolas como tales.

Lynch (1971) revisó la historia de la sistemática de la familia y redefinió su contenido reduciéndolo a 57 géneros vivientes. Basándose en 51 caracteres, en su mayoría morfológicos, definió siete subfamilias, dos de ellas divididas a su vez en un total de siete tribus: Ceratophryinae, Cyclorantinae (dividida en las tribus Cycloranini y Limnodynastini), Elosiinae, Heleophryinae, Leptodactylinae, Myobatrachinae y Telmatobiinae (tribus Alsodini, Eleutherodactylini, Grypiscini, Odontophrynini y Telmatobiini). Todos los grupos no neotropicales fueron considerados posteriormente como familias distintas (Lynch 1973, Duellman & Trueb 1986): Heleophrynidae de Sudáfrica, y Limnodynastidae y Myobatrachidae de Australia y Papua Nueva Guinea, respectivamente. Lynch (1971) estableció las relaciones filogenéticas entre estas agrupaciones considerando la información del conjunto de los caracteres estudiados, pero sin aplicar una metodología explícita para construir árboles filogenéticos. El resultado de su análisis no concuerda con una definición monofilética de Leptodactylidae ni con la división de subfamilias mencionada, ya que Telmatobiinae aparece como parafilética con respecto a otras subfamilias y a Dendrobatidae (Figura 5.3A). En ese mismo trabajo, Lynch señala que Leptodactylidae puede ser definida como “aquellos anuros bufonoideos que no son miembros de Bufonidae, Centrolenidae, Dendrobatidae, Hylidae, Pseudidae o Rhinodermatidae”. Implícito en este comentario está la ausencia de cualquier carácter derivado (sinapomorfia) para sustentar la definición de la familia, conclusión avalada por Ford & Cannatella (1993).

En estrecha relación con lo anterior, es necesario mencionar otra de las conclusiones de Lynch (1971): “Leptodactylidae puede ser vista como una serie de subfamilias y tribus cada vez más especializadas que llenan los espacios morfológicos y de comportamiento entre Pelobatidae y las pequeñas familias de Bufonoidea y Ranoidea”. Una interpretación de este comentario es una definición parafilética de Leptodactylidae dentro de Neobatrachia. Lynch (1971) señaló además que esta familia constituye el linaje del cual se derivaron el resto de las familias bufonoideas. Otros autores argumentaron que esto es aplicable a Bufonidae (Reig 1972), Hylidae (Savage 1973) y en particular a Rhinodermatidae (ver más adelante).

Sin considerar las consecuencias de las conclusiones de Lynch (1971) para la definición de la familia, Heyer (1975) utilizó una metodología explícita (un análisis cladístico) para investigar las relaciones filogenéticas al interior de Leptodactylidae, restringiendo su composición sólo a los linajes neotropicales delimitados por Lynch (1971). Los análisis de Heyer (1975) se basaron



en 37 caracteres principalmente morfológicos de 36 géneros, los cuales le permitieron definir cinco agrupaciones mayores dentro de la familia (Figura 5.3B). Este autor además planteó un esquema de origen de los cinco grupos en que se muestra que Telmatobines y Ceratophrines se originaron en el Cretáceo Medio, seguidos por Leptodactylines y, finalmente, a fines del Cretáceo, por un grupo que dio origen a Eleutherodactylines y Grypiscines. Hay que señalar que esta fue la última proposición filogenética para la familia antes de los estudios moleculares y sirvió de base para la clasificación aceptada hasta hace poco para la familia (e.g., Frost 2004, aunque en ese catálogo se hace referencia a los estudios que cuestionan la validez de cada una de estas agrupaciones).

Además del trabajo de Lynch (1971), otros autores señalaron, a partir de estudios morfológicos, que Leptodactylidae era una familia no monofilética (Duellman & Trueb 1986, Ford & Cannatella 1993, Haas 2003). Asimismo, varios estudios moleculares que incluyeron cada vez un mayor número de especies de la familia, mostraron que muchas de las especies de “leptodactílicos” incluidas estaban más relacionadas con especies de otras familias (Ruvinsky & Maxson 1996, Vences et al. 2000, 2003, Darst & Cannatella 2004, Faivovich et al. 2005, San Mauro et al. 2005, Wiens et al. 2005, Correa et al. 2006). Uno de los aspectos relevantes de algunos de estos estudios (San Mauro et al. 2005, Wiens et al. 2005, Correa et al. 2006), fue que algunas especies previamente incluidas en Telmatobiinae (específicamente las especies de la tribu Calyptocephalellini de Lynch 1978) no estaban relacionadas con otros miembros de “Hyloidea” (ver Recuadro 4.1; Figura 5.4). Estos resultados fueron confirmados y formalizados por Frost et al. (2006), lo cual es discutido al final de la siguiente sección (ver Figura 5.1 y Frost 2007).

Telmatobiinae y Leptodactylinae

La composición, el estatus taxonómico y la sistemática de los “telmatobinos” fue objeto de numerosos cambios, lo cual se refleja en la existencia de una extensa literatura. Por otra parte,

Figura 5.4. (pág. 120) Filograma de máxima verosimilitud obtenido por Correa et al. (2006) en un estudio de las relaciones de los géneros de “leptodactílicos” residentes de Chile y *Rhinoderma*. Este análisis fue realizado a partir de un alineamiento de 851 sitios nucleotídicos de los genes 12S y 16S de 80 taxa. La asignación de las especies a familias y subfamilias se basó en Frost (2004). Como grupo externo se utilizaron especies de las familias Pipidae, Pelobatidae y Pelodytidae de “Archaeobatrachia”. Se indican las principales agrupaciones tradicionalmente reconocidas en el orden Anura y en el caso de “Leptodactylidae” e “Hyloidea”, las subfamilias a las cuales se asignaron las especies respectivas. Las subfamilias pertenecientes a “Leptodactylidae”, según Frost (2004), se indican con un asterisco. Las especies en azul corresponden a aquellas de las cuales se obtuvieron secuencias en Correa et al. (2006). Los números sobre los nodos corresponden al promedio de las probabilidades posteriores de dos análisis bayesianos separados en que se obtuvieron topologías congruentes con el análisis de máxima verosimilitud. Sólo se muestran los valores de probabilidad posterior sobre 0,95. La longitud de las ramas es proporcional al número de sustituciones nucleotídicas inferidas. La barra del extremo inferior izquierdo representa las sustituciones nucleotídicas esperadas por sitio de acuerdo al análisis de máxima verosimilitud.

muchos estudios, basados en diferentes tipos de evidencia, consideraron que “Telmatobiinae” constituía un grupo natural (Ceí 1970, Barrio & Rinaldi de Chieri 1971, Heyer 1975, Lynch 1978, Díaz & Veloso 1979, Díaz 1986), lo cual impidió descubrir la verdadera magnitud de la diversidad de este grupo. Lynch (1971) reconoció cinco tribus dentro de la subfamilia Telmatobiinae (ver sección anterior), pero sólo dos de ellas fueron reconocidas en definiciones posteriores de la subfamilia (e.g., Frost 2004): Alsodini (géneros *Batrachyla*, *Eupsophus*, *Hylorina* y *Thoropa*) y Telmatobiini (*Batrachophrynus*, *Caudiverbera*, *Telmatobius* y *Telmatobufo*). Por otro lado, Heyer (1975) reunió los géneros *Batrachophrynus*, *Batrachyla*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Telmatobius* y *Telmatobufo* en la agrupación informal Telmatobines, una de las cinco en que dividió la familia. Sin embargo, este autor indica que el alcance de sus análisis no le permitió establecer relaciones al interior de esta agrupación.

El trabajo más relevante para la sistemática de los “telmatobinos” a nivel de géneros fue el de Lynch (1978), quien realizó varios análisis cladísticos utilizando 19 caracteres, 18 de ellos osteológicos (Figura 5.3C y 5.3D). Este autor investigó las relaciones filogenéticas entre los géneros de Alsodini y Telmatobiini, tribus definidas en su anterior trabajo (Lynch 1971) y que colectivamente llamó telmatobinos inferiores. Lynch (1978) añadió a los telmatobinos inferiores los géneros *Atelognathus* y *Somuncuria* definidos a partir de especies patagónicas de *Telmatobius*. También incluyó al género *Alsodes* revalidado por Gallardo (1970), considerado

Recuadro 5.1: Sistemática de Calyptocephalellidae: el legado gondwánico

Uno de los hallazgos más importantes derivado de los estudios de sistemática molecular en anfibios, es la relación de los géneros endémicos *Calyptocephalella* y *Telmatobufo* con familias de Australasia (Correa et al. 2006, Frost et al. 2006) (Figuras 5.1 y 5.4). Este descubrimiento no fue posible mientras se consideró que los “telmatobinos” constituían un grupo monofilético (Ceí 1970, Barrio & Rinaldi de Chieri 1971, Heyer 1975, Lynch 1978, Díaz & Veloso 1979, Díaz 1986). La discusión de las relaciones de ambos géneros se puede resumir como sigue. La subfamilia Calyptocephalellini fue definida considerando la divergencia morfológica de *Calyptocephalella gayi* (Reig 1960). Estudios posteriores indicaron que esta especie, hasta hace poco nombrada como *Caudiverbera caudiverbera*, correspondía a un linaje tempranamente divergente en la filogenia de los “telmatobinos” (Díaz & Veloso 1979, Díaz 1986) (Figuras 5.3E y 5.3F). La posición de *Telmatobufo* ha sido más controvertida. Ceí (1962) consideró a este género como *incertae sedis*, mientras que en un trabajo posterior lo consideró estrechamente relacionado con *Telmatobius* basándose en pruebas inmunológicas (Ceí 1970). Lynch (1971) lo incluyó dentro de la tribu Telmatobiini, pero más tarde (Lynch 1978), lo agrupó junto a *Caudiverbera* en la subfamilia Calyptocephalellini (Figuras 5.3C y D). Formas & Espinoza (1975) aportaron evidencia cromosómica que sustentó la agrupación de *Caudiverbera* y *Telmatobufo*. Trabajos posteriores no respaldaron esta evidencia, sugiriendo afinidades de *Telmatobufo* con otros géneros (Díaz & Valencia 1985, basándose en la morfología larval; Díaz 1986). Estudios más recientes del género *Telmatobufo* lo han considerado como el grupo hermano de *Caudiverbera*, respaldando el reconocimiento de Calyptocephalellini (Núñez & Formas 2000, Formas et al. 2001).

anteriormente como parte de *Eupsophus* por varios autores (Grandison 1962, Cei 1962, Lynch 1971). En algunos de los análisis Lynch (1978) incluyó, además, los géneros *Limnomedusa* y *Pleurodema* de la subfamilia Leptodactylinae (Lynch 1971) (Figura 5.3D), debido a que otros estudios sugerían relaciones de estos géneros con algunos “telmatobinos”. Barrio & Rinaldi de Chieri (1971), considerando evidencia cariológica, sugirieron que *Limnomedusa* podría ser considerado como parte de Telmatobiinae, mientras que Lynch (1971) planteó una posible relación de *Pleurodema* con el género telmatobino *Eupsophus*.

Los análisis de Lynch (1978) permitieron separar a los 13 géneros de telmatobinos inferiores en tres tribus: Calyptocephalellini (*Caudiuverbera* y *Telmatobufo*), Telmatobiini (*Alsodes*, *Atelognathus*, *Batrachophrynus*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Limnomedusa*, *Somuncuria* y *Telmatobius*) y Batrachylini (*Batrachyla* y *Thoropa*). Es importante señalar que *Limnomedusa* y *Pleurodema* (previamente incluidos en Leptodactylinae por el mismo autor, Lynch 1971) aparecen relacionados con géneros de telmatobinos en los análisis de Lynch (1978) (Figura 5.3D). El hecho de que *Limnomedusa* y *Pleurodema* no se separaran del resto de los telmatobinos y la posición variable de estos géneros en los diferentes cladogramas obtenidos, llevó a concluir a este autor que alguno de ellos estaba mal asignado a Leptodactylinae, por lo que decidió excluir a *Limnomedusa* de esa subfamilia e incluirlo en Telmatobiinae. La otra posibilidad que se puede derivar de estos resultados, y que no fue considerada por Lynch

Recuadro 5.1 (continuación)

Una situación fundamentalmente diferente comenzó a surgir a partir de los estudios moleculares. El primer análisis que incluyó a *Caudiuverbera caudiuverbera* fue el de San Mauro et al. (2005), el cual situó a esta especie junto a una especie australiana, conformando el grupo hermano de los taxa pertenecientes a “Hyloidea”. Posteriormente, Wiens et al. (2005) ratificaron este resultado incluyendo un par de especies australianas y un mayor número de representantes de “Hyloidea”. Correa et al. (2006) y Frost et al. (2006), incorporando además a *Telmatobufo*, confirmaron que Calyptocephalellini constituye el grupo hermano de las familias Limnodynastidae y Myobatrachidae (Figuras 5.1 y 5.4). Finalmente, Frost (2007) definió Calyptocephalellidae para los géneros *Calyptocephalella* y *Telmatobufo* (Myers & Stothers 2006, revalidaron el nombre de *Calyptocephalella*). Este descubrimiento ya había sido anticipado por Heyer (1975), quien señaló que una vez que las relaciones de los “leptodactílidos” fueran establecidas, sería posible que algunas especies de los bosques templados de Australia y Sudamérica estuviesen más relacionadas entre sí que con especies de sus respectivos continentes. Este patrón biogeográfico, consistente con una conexión histórica de Australia y Sudamérica vía el continente Antártico, ha sido descrito en otros grupos taxonómicos (Sanmartín & Ronquist 2004). Por citar un par de ejemplos, algunas especies del género *Nothofagus* (Knapp et al. 2005) y el marsupial *Dromiciops gliroides* (Orden Microbiotheria; Palma & Spotorno 1999) están más emparentadas con especies de Australasia que con especies de Sudamérica. Este legado gondwánico podría explicar además la acentuada divergencia morfológica entre *Calyptocephalella* y *Telmatobufo*, los cuales podrían ser relictos de un linaje más distribuido y diverso en el pasado.

(1978), es que Telmatobiinae tal como la definió, no constituía una agrupación natural. Otras clasificaciones (e.g., Heyer 1975, Duellman & Trueb 1986, Frost 2004) excluyeron a *Limnomedusa* y *Thoropa* de Telmatobiinae.

Díaz & Veloso (1979) revisaron la utilidad taxonómica y sistemática de varios tipos de caracteres (cromosómicos, morfológicos y moleculares, específicamente los sistemas enzimáticos lactato deshidrogenasas y hexoquinasas hepáticas), para la definición de géneros de las tres familias que habitan en Chile. Basándose en esos caracteres, los autores sugirieron relaciones entre los géneros *Alsodes*, *Insuetophrynus* y *Telmatobius*, y entre *Pleurodema* y los “telmatobinos” (Figura 5.3E). Los caracteres también permitieron separar claramente a *Caudiverbera* del resto de los géneros y señalar que *Eupsophus* y posiblemente *Batrachyla*, conforman un linaje que se separó tempranamente del ancestro de los “telmatobinos”. Posteriormente, Díaz (1981) estudió las enzimas lactato deshidrogenasas en diez géneros de “telmatobinos” chilenos sugiriendo relaciones entre *Hylorina* y *Batrachyla taeniata*, y entre *Alsodes* (= *Telmatobius*) *montanus* y *Alsodes*. El estudio de estos patrones enzimáticos permitió diferenciar a *Caudiverbera* e *Insuetophrynus*, los cuales no mostraron afinidades evidentes para este carácter con otros géneros de “telmatobinos” (ver Recuadros 5.1 y 5.2).

Díaz & Valencia (1985) estudiaron caracteres morfológicos larvales de ocho géneros de “telmatobinos” residentes de Chile, y basándose en un análisis fenético concluyeron que



Bufo atacamensis, foto Marcela Vidal Maldonado.

estos caracteres no respaldaban agrupaciones establecidas anteriormente. Debido a esto, los autores señalaron que la morfología larval debería usarse en conjunto con otros tipos de caracteres para construir una clasificación subfamiliar para esos géneros. Díaz (1986) sintetizó la sistemática de los “leptodactílidos” que habitan en Chile, incorporando nueva evidencia y realizando un análisis filogenético con caracteres morfológicos, de historia de vida y moleculares (hexoquinasas hepáticas). Los análisis y la incorporación de otros antecedentes permitieron a este autor distinguir tres linajes: subfamilia Calyptocephalellinae (*Caudiuverbera*), tribu Alsodini (*Batrachyla*, *Eupsophus* e *Hylorina*) y tribu Telmatobiini (*Atelognathus*, *Alsodes*, *Insuetophrynus*, *Telmatobius* y *Telmatobufo*) (Figura 5.3F). De estas tres agrupaciones, Calyptocephalellinae sería la que divergió más tempranamente (Recuadro 5.1).

Los trabajos posteriores en esta área han tenido un alcance más limitado. Díaz (1989) examinó las relaciones entre algunas especies de *Alsodes* y *Telmatobius* para establecer la posición de los taxa *Alsodes montanus* y *A. pebuenche*. Como resultado de varios análisis morfológicos este autor propuso la definición de un nuevo género para estas dos especies, *Telmalsodes*, el cual no fue reconocido por otros autores (Wiens 1993, Lavilla 1994, Frost 2007). Otros trabajos han tenido como objetivo establecer las relaciones filogenéticas dentro de ciertos géneros. Ejemplo de éstos lo constituyen el estudio de *Eupsophus* utilizando técnicas inmunológicas (Formas & Brieva 1992), el de *Batrachyla* considerando caracteres morfológicos (Basso 1994), el enfoque integrado de Formas et al. (2001) en *Telmatobufo*, en el que se utilizaron caracteres morfológicos y moleculares, y el trabajo de Núñez (2003) en taxonomía y sistemática de *Eupsophus*. Cabe señalar que estos dos últimos, junto al estudio de Méndez (2000) en “*Bufo*”, constituyen los primeros trabajos en que se aplicaron secuencias de ADN a problemas de sistemática en anfibios existentes en Chile.

En lo que respecta a *Pleurodema*, este género fue clasificado en la subfamilia Leptodactylinae por Lynch (1971) y en la agrupación equivalente Leptodactylines por Heyer (1975). Sin embargo, varios autores postularon una relación de este género con el “telmatobino” *Eupsophus* basándose principalmente en evidencia morfológica (Lynch 1971, Duellman & Veloso 1977, Díaz & Veloso 1979). Esta hipótesis fue reevaluada en varios análisis moleculares, los cuales mostraron que *Pleurodema* estaba relacionado con otros géneros clasificados tradicionalmente en la subfamilia Leptodactylinae (Figura 5.4, Faivovich et al. 2005, Correa et al. 2006, Frost et al. 2006). Posteriormente, Grant et al. (2006) encontraron que Leptodactylidae (*sensu* Frost et al. 2006) era difilética, por lo cual *Pleurodema* y otros géneros fueron separados en la familia Leiuperidae (Figura 5.4). Por otra parte, Duellman & Veloso (1977) estudiaron la filogenia y plantearon un modelo biogeográfico para este género.

De los párrafos precedentes se desprende que las relaciones entre la mayoría de los géneros “telmatobinos” no pudieron ser resueltas utilizando una combinación de evidencia (compárese las topologías de las Figuras 5.3C - 5.3F). Por otra parte, los trabajos de sistemática molecular que mostraron que “Leptodactylidae” estaba conformada por varios linajes no relacionados, si bien dieron luces acerca de las relaciones entre algunos géneros de “telmatobinos” (e.g., Darst & Cannatella 2004, Faivovich et al. 2005, San Mauro et al. 2005,

Wiens et al. 2005), no incluyeron un número sustancial de especies ni de géneros. Debido a esto, el objetivo principal de Correa et al. (2006) fue evaluar la monofilia de esta subfamilia (considerando la clasificación de Frost 2004) y esclarecer sus relaciones con respecto a otros linajes de “Hyloidea” utilizando genes mitocondriales (Figura 5.4). Los análisis de estos autores corroboraron relaciones sustentadas en evidencia morfológica para algunos géneros (*Alsodes* + *Eupsophus*, *Caudiuverbera* + *Telmatobufo*, *Batrachyla* + *Hylorina*) y plantearon nuevas hipótesis de relaciones para otros con afinidades problemáticas (*Insuetophrynus* + *Rhinoderma*; ver Recuadro 5.2 y sección siguiente).

Los resultados de Correa et al. (2006) permitieron establecer que “Telmatobiinae” no constituía un grupo natural y evidenciaron el alto grado de divergencia entre Calyptocephalellini y el resto de los “telmatobinos” (Recuadro 5.1, Figura 5.4). Sin embargo, la limitada cobertura de taxa y la falta de soporte en algunos nodos dentro de “Hyloidea” no permitieron a estos autores proponer un arreglo taxonómico alternativo para los géneros incluidos previamente en “Telmatobiinae”. Una nueva taxonomía para las especies de este grupo puede derivarse de Frost et al. (2006). Según estos autores, los “telmatobinos” que habitan en Chile quedaron incluidos en tres familias, Batrachophrynidae (*Caudiuverbera* y *Telmatobufo*), Ceratophryidae (*Atelognathus*, *Batrachyla*, *Insuetophrynus* y *Telmatobius*) y Cycloramphidae (*Alsodes*, *Eupsophus* e *Hylorina*), una de ellas, Batrachophrynidae (más tarde redefinida como Calyptocephalellidae por Frost 2007), más relacionada con anuros de Australasia

Recuadro 5.2: Diversidad y sistemática: la posición de *Insuetophrynus*

La fauna de anfibios presentes en Chile, posee un alto número de especies endémicas (Ortiz & Díaz-Páez 2006, Veloso 2006), muchas de las cuales han sido descritas sólo en la localidad tipo (Formas 1995). En ciertos casos esto puede ser el resultado de la falta de exploración de hábitats potenciales, como ocurrió con *Insuetophrynus acarpicus*. Desde su descripción hace más de 30 años (Barrio 1970), sólo fue conocida en su localidad tipo, Mehuín (costa de Valdivia, 39°25'S), hasta que otras dos localidades cercanas fueron descritas (Soto et al. 2002, Méndez et al. 2006). Esta especie presenta especializaciones a la vida en arroyos, tanto en el adulto como en la larva, y algunas características morfológicas que no están presentes en otros anfibios que habitan en Chile, tales como caracteres sexuales secundarios en ambos sexos y cintura pectoral firmisterna, condición muy poco frecuente entre los anuros “hiloideos” (Díaz et al. 1983, ver Kaplan 2004 para una discusión de la morfología de la cintura pectoral). A pesar de esta divergencia con respecto a otros géneros “telmatobinos”, las relaciones filogenéticas de esta especie fueron poco debatidas. Barrio (1970) y Díaz & Veloso (1979) propusieron que *Insuetophrynus* estaría relacionado con *Alsodes*, mientras que Lynch (1978) lo situó junto a *Atelognathus*, en un clado que también incluía a *Alsodes* y *Telmatobius* (Figura 5.3C y 4.3D). Relaciones con estos dos últimos géneros también fueron postuladas por Díaz et al. (1983), aunque estos autores señalaron una relación más estrecha con *Alsodes*. La última proposición

(Figura 5.1, Recuadro 5.1). Otro cambio posterior en este esquema corresponde a la transferencia de *Insuetophrynus* a la familia Cycloramphidae (la Figura 5.2 ilustra los cambios de nomenclatura y composición de esas tres familias).

Aunque en promedio la cantidad de datos utilizados por especie por Frost et al. (2006) es superior a los de Correa et al. (2006), una diferencia entre estos dos estudios es la posición de *Hylorina*, lo cual se debe a la baja cantidad de datos de esta especie utilizados por Frost et al. (2006). Estos autores identificaron a este género como el grupo hermano de un clado formado por *Alsodes* + *Eupsophus*, mientras que Correa et al. (2006) situaron a este género monotípico junto a *Batrachyla* (Figura 5.4). Esta última hipótesis concuerda con evidencia morfológica (Basso 1994) y es respaldada por secuencias nucleares (Correa & Méndez, datos no publicados), por lo que este género debería formar parte de la familia Ceratophryidae según el esquema de Frost (2007) (Figura 5.2). La otra diferencia fundamental entre Frost et al. (2006) y Correa et al. (2006) concierne a la posición de *Insuetophrynus* (ver Recuadro 5.2).

Rhinodermatidae

La posición sistemática del género *Rhinoderma*, el cual con sus dos especies constituía la familia Rhinodermatidae, ha sido debatida intensamente. Este género se caracteriza por

Recuadro 5.2 (continuación)

sistemática para el género corresponde a Díaz (1986), quien a partir de evidencia morfológica y molecular (lactato deshidrogenasas y hexoquinasas hepáticas), lo incluyó en la tribu Telmatobiini redefinida (compuesta además por *Alsodes*, *Atelognathus*, *Telmatobius* y *Telmatobufo*) (Figura 5.3F). Frost et al. (2006) lo situaron provisoriamente en la subfamilia Ceratophryinae (junto a *Atelognathus*, *Batrachyla* y *Telmatobius*), debido a que no pudo ser incluido en ese estudio. El único análisis con secuencias de ADN en que *Insuetophrynus* ha sido incluido es el de Correa et al. (2006), quienes lo identificaron como el pariente más próximo de *Rhinoderma*, descartando claramente una relación con los géneros *Atelognathus*, *Batrachyla* y *Telmatobius* (Figura 5.4). Este resultado es corroborado por análisis filogenéticos del gen nuclear Rag-1 (Correa & Méndez, datos no publicados). Posteriormente, Frost (2007) transfirió a *Insuetophrynus* a la familia Cycloramphidae, pero dentro de una subfamilia distinta a la que incluye a *Rhinoderma* (Figura 5.2). Es importante señalar que las características morfológicas de *Insuetophrynus* mencionadas anteriormente hacían presumir que este género monotípico, podría constituir un linaje filogenéticamente divergente de los “telmatobinos”, lo que no se deriva de los análisis filogenéticos basados en datos morfológicos o moleculares. Considerando la divergencia morfológica entre *Insuetophrynus* y *Rhinoderma*, la hipótesis de Correa et al. (2006) plantea la interesante posibilidad de que estas especies representen un linaje cuyos únicos representantes actuales, sean estas dos formas altamente especializadas de los bosques templados australes.

poseer una cintura pectoral pseudofirmisterna (ver Kaplan 2004 para una reevaluación de esta característica), una reducción en la osificación anterior del cráneo y una disposición de ciertos músculos diferente a la de otros anuros (Cei 1962, Lynch 1971, Duellman & Trueb 1986, Manzano & Lavilla 1995). Pero sin duda la característica más destacable es su modo de reproducción, único entre los anuros: los machos crían las larvas dentro de sacos vocales modificados, una modalidad conocida como neomelia (Jorquera 1986).

Rhinodermatidae fue clasificada en el grupo “Hyloidea”, pero se plantearon diferentes hipótesis de relaciones para esta familia. Por ejemplo, Cei (1962) la incluyó en Dendrobatidae, Lynch (1971) señaló que está más relacionada con la familia Bufonidae, mientras que otros autores concordaron en que se trataba de un linaje especializado, derivado de un stock



Rhinoderma darwini, foto Nicolás Lagos Silva.

“leptodactílido” (Savage 1973, Díaz & Veloso 1979). Afinidades con “Telmatobiinae” fueron propuestas basándose en similitudes del cariotipo (Barrio & Rinaldi de Chieri 1971) y la presencia del músculo pelvocutáneo en *Rhinoderma* y *Eupsophus* (Manzano & Lavilla 1995). Sin embargo, la postura más corriente fue considerar a *Rhinoderma* como una familia monogenérica bien definida (Lynch 1971, Veloso et al. 1973, Duellman & Trueb 1986, Frost 2004), pero con afinidades inciertas dentro de “Hyloidea” (Duellman & Trueb 1986, Ford & Cannatella 1993).

Inicialmente, unos pocos estudios moleculares incluyeron a *Rhinoderma darwinii* (Ruvinsky & Maxson 1996, Biju & Bossuyt 2003, Roelants & Bossuyt 2005), pero la cobertura de taxa fue insuficiente para aclarar su posición con respecto a las otras familias de “Hyloidea”. Planteándolo como uno de los objetivos de su trabajo, Correa et al. (2006) examinaron la posición de *R. darwinii* con respecto a todos los géneros de “leptodactílidos” que coexisten con *Rhinoderma* en los bosques templados del sur de Sudamérica. Según ese estudio, el pariente más cercano de *Rhinoderma* sería *Insuetophrynus* (Figura 5.4). Por otro lado, Frost et al. (2006) identificaron a *Cycloramphus* como el grupo hermano de *Rhinoderma*, por lo que Rhinodermatidae pasó a formar parte de la familia Cycloramphidae (Figura 5.1). Desde un punto de vista morfológico, ambas hipótesis no son apoyadas por lo que la resolución de esta controversia queda pendiente.

El futuro de la sistemática de los anfibios que habitan en Chile

Como señala Frost (2007), se ha entrado en un periodo de inestabilidad nomenclatural dentro de la clase Amphibia, debido al enorme aumento en la cantidad de evidencia y el número de hipótesis filogenéticas sometidas a prueba explícitamente. Producto de esta labor, la taxonomía de los anfibios se ha modificado profundamente, lo cual implica el abandono definitivo de grupos no monofiléticos como “Leptodactylidae” y “*Bufo*”. Por otra parte, la aceptación de la nueva nomenclatura también dependerá de la obtención de nueva evidencia que permita refutar o refinar las hipótesis que la sustentan. En Chile existen limitaciones económicas, tecnológicas y logísticas para realizar estudios como “The amphibian tree of life” (Frost et al. 2006) (salvo que se organice una red de colaboración interinstitucional capaz de solventar los gastos de una empresa de esa magnitud), por lo que el estudio de las relaciones a nivel de familias está prácticamente fuera de nuestro alcance. Sin embargo, los nuevos estudios están proporcionando un marco de referencia que puede servir para investigar algunos problemas más específicos, como por ejemplo, resolver las discrepancias entre Frost et al. (2006) y Correa et al. (2006) con respecto a la posición de *Hylorina* e *Insuetophrynus* (ver sección “Telmatobiinae” y “Leptodactylinae” y Recuadro 5.2).

El número de géneros representados en Chile ha permanecido estable desde el trabajo de Lynch (1978), lo que contrasta con el número de especies que han sido descritas desde

esa fecha, particularmente de los géneros *Alsodes*, *Eupsophus* y *Telmatobius* (compárese por ejemplo, Formas 1995 con Ortiz & Díaz-Páez 2006, quienes reconocen 43 y 56 especies, respectivamente). Los estudios filogenéticos a este nivel serían una herramienta útil para evaluar tanto la definición como la composición de los géneros. Una aproximación a este problema utilizando evidencia molecular fue realizada por Correa et al. (2006), quienes incluyeron varias especies de cada género tratando de abarcar gran parte de la variabilidad intragenérica. Los resultados de ese estudio muestran que las especies incluidas de cada género se agrupan entre sí, indicando que esos géneros corresponderían a linajes bien definidos (Figura 5.4). Sin embargo, en este tipo de análisis es necesario incluir el mayor número de especies posible para evaluar la consistencia de los géneros donde han sido adscritas. Por ejemplo, dos especies cuyo grado de divergencia no es claro dentro de sus respectivos géneros son *Bufo rubropunctatus* y *Alsodes montanus*.

Finalmente, es necesario destacar la importancia de los estudios filogenéticos moleculares a nivel intraespecífico (filogeografía). Esta es una disciplina que recién se está incorporando a los estudios herpetológicos en Chile y que podría ser extremadamente útil para definir el número de especies y su distribución en el país. Por ejemplo, estudios en el género *Bufo* indican que *Bufo papillosus* no sería una especie válida, correspondiendo a una forma morfológicamente diferenciada del extremo sur de la distribución de *Bufo spinulosus* en Chile (Méndez & Correa, datos no publicados). Asimismo, datos moleculares están permitiendo redefinir el límite sur de la distribución de *B. atacamensis*, extendiéndolo hasta aproximadamente los 32°S (Correa et al., datos no publicados). Además, este tipo de aproximaciones podrían ser útiles para establecer el estatus de las poblaciones de otras especies con amplios rangos de distribución y alta variabilidad morfológica como *Pleurodema thaul*, *Batrachyla taeniata* o *Bufo arunco* (Cei 1962). Con respecto a los géneros con más especies, sería necesaria una exploración extensa de variación intraespecífica (tanto genética como morfológica) de las especies de distribución más amplia (e.g., *Alsodes monticola*, *Eupsophus calcaratus*, *Telmatobius marmoratus*), para establecer el estatus de algunas especies congénicas con rangos de distribución más restringidos. Este tipo de estrategias permitiría esclarecer la real magnitud de la diversidad de los anfibios chilenos a nivel de especie.

Agradecimientos

Agradecemos a Esteban Lavilla, Jaime Péfaur y a dos revisores anónimos por los valiosos comentarios que permitieron corregir y mejorar versiones previas de este capítulo. C Correa agradece a CONICYT por la Beca de estudio de Doctorado. M Méndez y C Correa agradecen al proyecto FC49 (“Biodiversity assessment and systematization of existing biological knowledge on the coastal range of the lakes, X Region, Chile”, World Wide Fund for Nature, WWF) por su aporte para recolectar material utilizado en el estudio de las relaciones filogenéticas de los anfibios presentes en Chile.

Literatura citada

- Awise C (2004) Molecular markers, natural history, and evolution. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland MA, USA. 684 pp.
- Barrio A (1970) *Insuetophrynus acarpicus*, un nuevo leptodactílido firmisternio sudamericano (Amphibia: Anura). *Physis* (Argentina) 30: 331-341.
- Barrio A & P Rinaldi de Chieri (1971) Contribución al esclarecimiento de la posición taxofilética de algunos batracios patagónicos de la familia Leptodactylidae mediante el análisis cariotípico. *Physis* (Argentina) 81: 673-685.
- Basso NG (1994) Una nueva especie de *Batrachyla* (Anura: Leptodactylidae: Telmatobiinae) de Argentina. Relaciones filogenéticas interespecíficas. Cuadernos de Herpetología (Argentina) 8: 51-56.
- Blair WF (ed) (1972) Evolution in the genus *Bufo*. University of Texas Press, Austin, USA. 459 pp.
- Biju SD & F Bossuyt (2003) New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. *Nature* 425: 711-714.
- Cei JM (1961) *Bufo arunco* (Molina) y las formas chilenas de *Bufo spinulosus* Wiegmann. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 7: 59-81.
- Cei JM (1962) Batracios de Chile. Ediciones Universidad de Chile, Santiago, Chile. 128 + cviii pp.
- Cei JM (1970) La posición filética de Telmatobiinae, su discusión reciente y significado crítico de algunos inmunotests. *Acta Zoológica Lilloana* (Argentina) 27: 181-192.
- Cei JM (1972) *Bufo* of South America. En: Blair WF (ed), Evolution in the genus *Bufo*: 82-92. University of Texas Press, Austin, USA.
- Chaparro JC, J Pramuk & A Gluesenkamp (2007) A new species of arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from cloud forest of southeastern Peru. *Herpetologica* 63: 203-212.
- Correa C, A Veloso, P Iturra & MA Méndez (2006) Phylogenetic relationships of Chilean leptodactylids: A molecular approach based on mitochondrial genes 12S and 16S. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 435-450.
- Darst CR & DC Cannatella (2004) Novel relationships among hyloid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 31: 462-475.
- Díaz NF (1981) Aspectos comparativos de lactato deshidrogenasas de cristalinos aplicados a la sistemática de los anfibios chilenos. *Medio Ambiente* (Chile) 5: 39-44.
- Díaz NF (1986) Biosistemática de los Leptodactylidae chilenos. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* (Chile) 17: 65-85.
- Díaz NF (1989) Phenetic and phylogenetic relationships of the Chilean *Alsodes* and *Telmatobius* (Amphibian, Leptodactylidae) and proposal of a new genus. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 24: 25-33.
- Díaz NF & A Veloso (1979) Sistemática y evolución de los anfibios de Chile. *Archivos de Biología & Medicina Experimentales* (Chile) 12: 59-70.
- Díaz NF & J Valencia (1985) Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiuverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1985: 175-181.

- Díaz NF, J Valencia & M Sallaberry (1983) Life history and phylogenetic relationships of *Insuetophrynus acarpicus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1983: 30-37.
- Díaz -Páez H & JC Ortiz (2003) Evaluación del estado de conservación de los anfibios chilenos. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 509-525.
- Duellman WE & L Trueb (1986) *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Publishing Company, New York, USA. 670 pp.
- Duellman WE & R Schulte (1992) Description of a new species of *Bufo* from northern Peru with comments on phenetic groups of South American toads (Anura: Bufonidae). *Copeia* 1992: 162-172.
- Duellman WE & A Veloso (1977) Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): A biogeographic model. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 64: 1-46.
- Faivovich J, CFB Haddad, PCA Garcia, DR Frost, JA Campbell & WC Wheeler (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1-240.
- Feller AE & SB Hedges (1998) Molecular evidence for the early history of living amphibians. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 9: 509-516.
- Ford LS & DC Cannatella (1993) The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* 7: 94-117.
- Formas JR (1995) Anfibios. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 314-325. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago, Chile.
- Formas JR & ND Espinoza (1975) Karyological relationships of *Telmatobufo* (Anura; Leptodactylidae). *Herpetologica* 31: 429-432.
- Formas JR & L Brieva (1992) Immunological relationships of the South American frog genus *Eupsophus* (Leptodactylidae). *Biochemical Systematics & Ecology* 20: 747-751.
- Formas JR, JJ Núñez & L Brieva (2001) Osteología, taxonomía y relaciones filogenéticas de las ranas del género *Telmatobufo* (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 365-387.
- Frost DR (2004) Amphibian species of the world: an online reference. Version 3.0 (22 August, 2004). <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Frost DR (2007) Amphibian species of the world: an online reference. Version 5.1 (10 October, 2007). <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>.
- Frost DR, T Grant, J Faivovich, RH Bain, A Haas, CFB Haddad, Ro De Sá, A Channing, M Wilkinson, SC Donnellan, C Raxworthy, JA Campbell, BL Blotto, P Moler, RC Drewes, RA Nussbaum, JD Lynch, DM Green & WC Wheeler (2006) The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- Frost DR, T Grant, J Faivovich, RH Bain, A Haas, CFB Haddad, Ro De Sá, A Channing, M Wilkinson, SC Donnellan, C Raxworthy, JA Campbell, BL Blotto, P Moler, RC Drewes, RA Nussbaum, JD Lynch, DM Green & WC Wheeler (2007) Is *The Amphibian Tree of Life* really fatally flawed? *Cladistics* 23:1-11.
- Gallardo JM (1970) A propósito de los Telmatobiinae (Anura, Leptodactylidae) patagónicos. *Neotropica (Argentina)* 16: 73-85.

- Gissi C, D San Mauro, G Pesole & R Zardoya (2006) Mitochondrial phylogeny of Anura (Amphibia): A case study of congruent phylogenetic reconstruction using amino acid and nucleotide characters. *Gene* 366: 228-237.
- Grandison AGC (1961) Chilean species of the genus *Eupsophus* (Anura, Leptodactylidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 8: 111-149.
- Grant T, DR Frost, JP Caldwell, R Gagliardo, CFB Haddad, PJR Kok, DB Means, BP Noonan, WE Schargel & WC Wheeler (2006) Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia, Athesphatanura, Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1-262.
- Haas A (2003) Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19: 23-89.
- Hay JM, I Ruvinsky, SB Hedges & LR Maxson (1995) Phylogenetic relationships of amphibian families inferred from DNA sequences of mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA genes. *Molecular Biology & Evolution* 12: 928-937.
- Heyer WR (1975) A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology* 199: 1-55.
- Hillis DM, C Moritz & Mable BK (eds) (1996) *Molecular systematics*. Second edition. Sinauer Associates, Sunderland MA, USA. 655 pp.
- Hoegg S, M Vences, H Brinkmann & A Meyer (2004) Phylogeny and comparative substitution rates of frogs inferred from sequences of three nuclear genes. *Molecular Biology & Evolution* 21: 1188-1200.
- Jenner RA (2004) Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53: 333-342.
- Jorquera B (1986) Biología de la reproducción del género *Rhinoderma*. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 17: 53-62.
- Kaplan M (2004) Evaluation and redefinition of the states of anuran pectoral girdle architecture. *Herpetologica* 60: 84-97.
- Kitching IJ, PL Forey, CJ Humphries & DM Williams (1998) *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second edition. Oxford University Press, New York, USA. 228 pp.
- Knapp M, K Stöckler, D Havell, F Delsuc, F Sebastiani & PJ Lockhart (2005) Relaxed molecular clock provides evidence for long-distance dispersal of *Nothofagus* (southern beech). *PLoS Biology* 3: e14.
- Lavilla EO (1994) Comentarios sobre el género *Telmalsodes* Díaz, 1989 (Anura: Leptodactylidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica (Argentina)* 10: 15-18.
- Lynch JD (1971) *Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactylid frogs*. University of Kansas Publications, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication 53: 1-238.
- Lynch JD (1973) The transition from archaic to advanced frogs. En: Vial JL (ed), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*: 133-182. University of Missouri Press, Columbia, USA.
- Lynch JD (1978) A re-assessment of the Telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 72: 1-57.
- Martin RF (1972) Evidence from osteology. En: Blair WF (ed), *Evolution in the genus Bufo*: 37-70. University of Texas Press, Austin, USA.

- Manzano AS & EO Lavilla (1995) Myological peculiarities in *Rhinoderma darwini* (Anura: Rhinodermatidae). *Journal of Morphology* 224: 125-129.
- Mayr E & PD Ashlock (1991) Principles of systematic zoology. Second edition. Mc Graw Hill Inc., New York, USA. 475 pp.
- Méndez MA (2000) Evolución del canto de liberación en las especies chilenas del grupo *spinulosus* (Amphibia: Bufonidae). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 125 pp.
- Méndez MA, F Torres-Pérez, C Correa, ER Soto, A Veloso & J Armesto (2006) Genetic differentiation of the endangered frog *Insuetophrynus acarpicus* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetological Journal* 16: 93-96.
- Mezey A (1979). Variabilidad de caracteres y compatibilidad genética en especies del grupo *spinulosus* (Amphibia - Anura). Tesis para Licenciatura en Ciencias, mención en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 98 pp.
- Myers CW & RB Stothers (2006) The myth of Hylas revisited: the frog name *Hyla* and other commentary on *Specimen medicum* (1768) of J. N. Laurenti, the “father of herpetology”. *Archives of Natural History (Inglaterra)* 33: 241-266.
- Núñez JJ (2003) Taxonomía y sistemática de las ranas del género *Eupsophus* (Leptodactylidae). Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Núñez JJ & JR Formas (2000) Evolutionary history of the Chilean frog genus *Telmatobufo* (Leptodactylidae): An immunological approach. *Amphibia-Reptilia* 21: 351-356.
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado del conocimiento de los anfibios de Chile. *Gayana (Chile)* 70: 114-121.
- Palma RE & AE Spotorno (1999) Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorphia and of the living fossil microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 13: 525-535.
- Pauly GB, DM Hillis & DC Cannatella (2004) The history of a nearctic colonization: molecular phylogenetics and biogeography of the Neartic toads (*Bufo*). *Evolution* 58: 2517-2535.
- Phillips A, D Janies & W Wheeler (2000) Multiple sequence alignment in phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 16: 317-330.
- Pramuk JB (2006) Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 146: 407-452.
- Reig OA (1958) Propositiones para una nueva macrosistemática de los anuros. Nota preliminar. *Physis (Argentina)* 21: 109-118.
- Reig OA (1960) Las relaciones genéricas del anuro chileno *Calyptocephalella gayi* (Dum. & Bibr.). *Actas y Trabajos del Primer Congreso Latinoamericano de Zoología (La Plata, 1959)* 4: 113-131.
- Reig OA (1972) *Macrogenioglottus* and the South American bufonid toads. En: Blair WF (ed), *Evolution in the genus Bufo*: 14-36. University of Texas Press, Austin, USA.
- Roelants K & F Bossuyt (2005) Archaeobatrachian paraphyly and pangaean diversification of crown-group frogs. *Systematic Biology* 54: 111-126.
- Roelants K, DJ Gower, M Wilkinson, SP Loader, SD Biju, K Guillaume, L Moriau & F Bossuyt (2007) Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 104: 887-892.

- Ruvinsky I & L Maxson (1996) Phylogenetic relationships among bufonoids frogs (Anura: Neobatrachia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 5: 533-547.
- Sanmartín I & F Ronquist (2004) Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53: 216-243.
- San Mauro D, M Vences, M Alcobendas, R Zardoya & A Meyer (2005) Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *American Naturalist* 165: 590-599.
- Savage JM (1973) The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. En: Vial JL (ed), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*: 351-445. University of Missouri Press, Columbia, USA.
- Simon C, TR Buckley, F Frati, JB Stewart & AT Beckenbach (2006) Incorporating molecular evolution into phylogenetic analysis, and a new compilation of conserved polymerase chain reaction primers for animal mitochondrial DNA. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 37: 545-79.
- Soto ER, MA Méndez-Torres, F Torres-Pérez & H Ibarra-Vidal (2002) New localities of *Insuetophrynus acarpicus*. *Herpetological Review* 33: 317.
- Trueb L (1973) Bones, frogs, and evolution. En: Vial JL (ed), *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*: 65-132. University of Missouri Press, Columbia, USA.
- Vellard J (1959) Estudios sobre batracios andinos. V. El género *Bufo*. *Memorias del Museo de Historia Natural Javier Prado (Perú)* 8: 1-48.
- Veloso A (2006) Batracios de las cuencas hidrográficas de Chile: origen, diversidad y estado de conservación. En: Vila I, A Veloso, R Schlatter & C Ramírez (eds), *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*: 103-140. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 190 pp.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino (Italia)* 6: 481-539.
- Veloso A, NF Díaz & R Galleguillos (1973) El cariotipo de *Rhinoderma darwini*. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 6: 57-61.
- Vences M, J Kosuch, S Lötters, A Widmer, K Jungfer, J Köhler & M Veith (2000) Phylogeny and classification of poison frogs (Amphibia: Dendrobatidae), based on mitochondrial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 15: 34-40.
- Vences M, J Kosuch, R Boistel, CFB Haddad, E La Marca, S Lötters & M Veith (2003) Convergent evolution of aposematic coloration in Neotropical poison frogs: a molecular phylogenetic perspective. *Organisms Diversity & Evolution* 3: 215-226.
- Wiens JJ (1993) Systematics of the leptodactylid frog genus *Telmatobius* in the Andes of northern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 162: 1-76.
- Wiens JJ (2007) Review of "The amphibian tree of life" by Frost et al. *Quarterly Review of Biology* 82: 55-56.
- Wiens JJ, JW Fetzner, CI Parkinson & TW Reeder (2005) Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. *Systematic Biology* 54: 719-748.



Hipótesis filogenéticas de reptiles



Liolaemus chillanensis, foto Christoph Heibl.

Fernando Torres-Pérez y Madeleine Lamborot

A pesar de la alta riqueza de especies de reptiles distribuidas en Chile, pocos trabajos han sido publicados acerca de sus relaciones evolutivas. Más aún, dado el alto número de especies de *Liolaemus*, este género ha sido el foco central de los estudios filogenéticos basados tanto en caracteres morfológicos como moleculares. Sin embargo, estos trabajos han sido parciales, ya sea debido a la ausencia de muchas especies en los análisis, o por la imposibilidad de realizar análisis más detallados que permitan delimitar especies en varios linajes / complejos que aún no están resueltos. Asimismo, especies de *Liolaemus* distribuidas en Chile conforman grupos monofiléticos con especies distribuidas en Argentina, las cuales debieran necesariamente ser incluidas en dichos análisis. Por el contrario, en el género *Microlophus*, los estudios filogenéticos recientes han incluido la contraparte peruana, lo que ha permitido proponer una hipótesis biogeográfica.

Este capítulo resume las investigaciones que han propuesto hipótesis filogenéticas en reptiles de Chile, principalmente de los géneros *Liolaemus* y *Microlophus*, cuyos análisis adquieren cada vez mayor relevancia en la dilucidación de aspectos sistemáticos, biogeográficos y de evolución de caracteres. Se enfatiza la necesidad de subsecuentes estudios filogenéticos intra-genéricos que contemplen el uso de nuevas metodologías de análisis, en especial para los grupos menos estudiados. Esto no sólo permitirá ampliar el conocimiento evolutivo de los reptiles en Chile, sino que también, será un aporte muy importante al escaso conocimiento sistemático de muchas de sus especies.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Generalidades en filogenia de reptiles	139
Propuestas filogenéticas en el género <i>Liolaemus</i> Wiegmann 1834	141
<i>Liolaemus</i> y el método filogenético comparado	147
Propuestas filogenéticas en el género <i>Microlophus</i> Duméril & Bibron 1837	148
Reconstrucciones filogenéticas en otros reptiles de Chile	150
Filogenias y descripción de nuevas especies	152
Conclusiones	154
Agradecimientos	154
Literatura citada	155



FERNANDO TORRES-PÉREZ

Department of Biology and Pathology,
University of New Mexico. Albuquerque, New Mexico, USA.

Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad,
Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile

MADELEINE LAMBOROT

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile

Generalidades en filogenia de reptiles

Las filogenias o árboles evolutivos son estructuras matemáticas gráficas que representan un patrón de relaciones ancestro–descendiente, que implican hipótesis de las relaciones entre las especies. Así, las hipótesis filogenéticas han pasado a constituir las estructuras fundamentales para entender claramente las diferencias entre especies (Felsenstein 2004). Willi Hennig, entomólogo alemán, sienta las bases de la teoría cladista en su texto clásico “Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik” (Fundamentos de una teoría de sistemática filogenética), impulsando el desarrollo y mejora en la determinación de las relaciones evolutivas de los organismos (Hennig 1950, 1957, 1965, 1966). Durante el resurgimiento de las ideas filogenéticas iniciales, destacan los primeros trabajos herpetológicos de Kluge (Kluge 1968, Kluge & Farris 1969), los cuales adoptaron la metodología cladista propuesta por Hennig. Estos trabajos introdujeron nuevos criterios cuantitativos para la evaluación de las distintas hipótesis filogenéticas de diversos grupos de reptiles y anfibios.

Las distintas formas de proponer hipótesis sobre las relaciones de parentesco han sido discutidas durante más de 100 años, alcanzando su mayor desarrollo en las últimas cuatro décadas, con los aportes estadísticos, computacionales y algorítmicos (Felsenstein 2004). En sus inicios, la construcción de árboles filogenéticos dependía del tipo de análisis (e.g., máxima parsimonia) y la comparación de diferentes rasgos morfológicos. No obstante, una revolución en la sistemática clásica se produce con las filogenias basadas en datos moleculares al utilizar secuencias de proteínas (Zuckermandl & Pauling 1965, Sarich & Wilson 1966), adquiriendo



Liolaemus atacamensis, foto Christoph Heibl.

un papel cada vez más importante principalmente dentro de los vertebrados, constituyendo además una base para la formulación de hipótesis biogeográficas (Page & Holmes 1998, Nei & Kumar 2000, Felsenstein 2004, Lomolino et al. 2005, Murphy 2007). Con el avance tecnológico y metodológico entre los años 1980 y 1990, se hizo posible generar hipótesis filogenéticas más robustas e incluir un mayor número de caracteres e individuos en los análisis. Estos avances permitieron asimismo, discusiones más profundas sobre las ventajas y desventajas de las distintas clases de datos y su uso en la resolución de árboles filogenéticos (Hillis & Wiens 2000, Poe & Wiens 2000, Scotland et al. 2003, Wiens et al. 2003, Jenner 2004, Wiens 2004, Hill 2005, Smith & Turner 2005, Springer et al. 2007). Lo anterior ha repercutido en una notable comprensión y dilucidación de las relaciones evolutivas de los organismos culminando, por ejemplo, en grandes proyectos como el árbol de la vida (*The tree of life*, www.tolweb.org/tree/), cuyo objetivo principal es el de proporcionar información filogenética de todos los grupos de organismos de la tierra.

Estos antecedentes muestran la importancia de generar hipótesis filogenéticas, las que han jugado un rol primordial en el entendimiento de las relaciones evolutivas en distintos grupos de reptiles del cono sur de Sudamérica (Frost & Etheridge 1989, Frost et al. 2001, Morando et al. 2003, Powell 2003, Bona & de la Fuente 2005, Lobo 2005, Lobo & Quinteros 2005, Benavides et al. 2007, Fernández 2007). En Chile, aunque aún escaso, el uso de herramientas filogenéticas en herpetofauna se ha incrementado en el tiempo, enfocado principalmente en resolver problemas de sistemática y proponer hipótesis biogeográficas. En este capítulo, entregamos una revisión resumida de las investigaciones que han utilizado herramientas filogenéticas en algunos grupos de reptiles de Chile, complementado con nuevos antecedentes filogenéticos en el género *Liolaemus*.



Homonota gaudichaudi, foto Andres Charrier

Propuestas filogenéticas en el género *Liolaemus* Wiegmann, 1834

Dentro de la herpetofauna distribuida en Chile, los saurios han alcanzado un notable predominio tanto en abundancia como en variabilidad (Pincheira-Donoso & Núñez 2005). *Liolaemus*, junto a *Anolis* y *Sceloporus*, constituye uno de los géneros más ricos en especies del continente (Frost & Etheridge 1989, Harmon et al. 2003). Este género presenta una gran versatilidad ecológica y un alto grado de polimorfismo morfológico (Donoso-Barros 1966, Schulte et al. 2004), y se encuentra distribuido en el sur de Sudamérica desde la árida Patagonia hasta el sur de Perú, Bolivia y Brasil, incluyendo las grandes altitudes en los Andes, valles y rangos costeros (Frost & Etheridge 1989). En Chile, su distribución abarca desde el extremo norte (18°S) hasta el límite austral en Tierra del Fuego (55°S), y desde el nivel del mar hasta los macizos cordilleranos por sobre los 4800 msnm (Velo & Navarro 1988, Núñez & Jaksic 1992, Núñez & Torres-Mura 1992, Velo et al. 1995). Esta gran radiación adaptativa de *Liolaemus* ha generado variados patrones morfológicos (Harmon et al. 2003, Schulte et al. 2004), cromosómicos (Lamborot 1993), genéticos (Morando et al. 2004, Ávila et al. 2006) y de evolución molecular (Schulte et al. 2000).

Las propuestas de clasificación de las especies para los distintos grupos de *Liolaemus*, sus relaciones evolutivas, así como la determinación de los grupos supra-específicos se han basado principalmente en las sinapomorfías de caracteres morfológicos (Donoso-Barros 1966, Laurent 1983, 1984, 1985, Cei 1986, 1993, Etheridge 1995, 2000, Lobo 2005, Pincheira-Donoso & Núñez 2005). Etheridge (1995) delimitó los caracteres diagnóstico y las sinapomorfías de *Liolaemus* en comparación con otros géneros relacionados y propuso a *Phymaturus* como el género hermano. Los primeros análisis filogenéticos en *Liolaemus* de Chile se remontan a la década de los ochenta, con el estudio cladístico de las especies del grupo *nigromaculatus* (Ortiz 1981), basado en caracteres morfológicos, ecológicos y genéticos (electroforesis de proteínas). Luego, Laurent (1983, 1984, 1985) basado en caracteres morfológicos y reconstrucciones mediante fenogramas con muestras procedentes de ambos lados de la cordillera de los Andes, postula la existencia de dos grupos reconocidos como subgéneros: el grupo “argentino” (*Eulaemus*) y el “chileno” (*Liolaemus sensu stricto*). Cabe señalar que la idea de dos grupos de *Liolaemus* evolutivamente distintos (cis- y trans-andino), ya había sido claramente formulada y sin ninguna reconstrucción filogenética más de 30 años antes por Hellmich (1952): “De allí que debamos aceptar que las especies [de *Liolaemus*] de los Andes orientales y occidentales están separadas desde hace largo tiempo y que han evolucionado posiblemente a partir de un tronco “preandino”.

De todas las técnicas moleculares desarrolladas hasta los noventa, la electroforesis de proteínas fue sin duda la más utilizada para resolver diversos aspectos de la sistemática, biogeografía y evolución de los reptiles y anfibios (Buth 1984). Su simplicidad proporciona datos cualitativos y cuantitativos, aplicables a distintos niveles taxonómicos, permitiendo así inferir relaciones filogenéticas entre poblaciones con-específicas y ocasionalmente entre

géneros diferentes (Swofford & Berlocher 1987, Wiens 2000b). Por ejemplo, Young-Downey (1998) utilizó la información de 32 loci isoenzimáticos para 48 taxa (45 especies) de *Liolaemus* procedentes tanto de Argentina como de Chile. Estos análisis filogenéticos revelaron la existencia de dos clados soportados y congruentes con la clasificación propuesta por Laurent (1983). Por otra parte, Schulte et al. (2000) secuenciaron algunas regiones del ADN mitocondrial (ARNs(t), ND2, ND1 y COI), en 60 especies de *Liolaemus*, incluyendo especies distribuidas

TABLA 6.1

Estudios que han realizado análisis fenéticos o filogenéticos en reptiles distribuidos en Chile.

Estudio	Grupo taxonómico	Criterio de reconstrucción	Número de taxa	Tipo y número de caracteres
Ortiz 1981	<i>Liolaemus</i> grupo <i>nigromaculatus</i>	Máxima Parsimonia	6 especies	36 Morfológicos; 7 Ecológicos; 17 Loci aloenzimáticos
Laurent 1984	<i>Liolaemus sensu lato</i>	UPGMA, WPGMA	26 especies	28 Morfológicos
Young-Downey 1998	<i>Liolaemus sensu lato</i>	Máxima Parsimonia	45 especies	32 Loci isoenzimáticos
Schulte et al. 2000	<i>Liolaemus sensu lato</i>	Máxima Parsimonia	60 especies	Secuencias mitocondriales (1710 pb)
Frost et al. 2001	Polichrótidos	Máxima Parsimonia	8 especies de <i>Pristidactylus</i> junto a 16 géneros de Polichridos	Secuencias mitocondriales (1040 pb) 82 Morfológicos
Lobo 2001	<i>Liolaemus</i> grupo <i>chiliensis</i>	Máxima Parsimonia	72 especies	62 Morfológicos, biológicos, cariotípicos
Núñez et al. 2001	<i>Liolaemus</i>	Máxima Parsimonia	18 especies	Secuencias mitocondriales (1710 pb)
Lobo & Abdala 2002	<i>Liolaemus</i>	Máxima Parsimonia	24 especies	35 Osteológicos
Valladares et al. 2002	<i>Liolaemus</i> grupos <i>chiliensis</i> y <i>montanus</i>	Máxima Parsimonia	17 especies	Secuencias mitocondriales (1755 pb)
Victoriano et al. 2003	<i>Microlophus</i> chilenos	Máxima Parsimonia	11 poblaciones de Chile y al menos 3 especies	Aloenzimas, 22 loci
Espinoza et al. 2004	<i>Liolaemus sensu lato</i>	Máxima Parsimonia, Inferencia Bayesiana	87 especies	1026 Caracteres totales parsimoniosamente informativos (morfológicos, secuencias mitocondriales, modo reproductivo)
Schulte et al. 2004	<i>Liolaemus sensu lato</i>	Máxima Parsimonia	25 especies	Secuencias mitocondriales (1710 pb)
Torres-Pérez 2004	<i>Liolaemus</i> grupo <i>monticola</i>	Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud	16 especies	Secuencias mitocondriales (700 pb)
Lobo 2005	<i>Liolaemus</i> grupo <i>chiliensis</i>	Máxima Parsimonia	79 especies	83 Caracteres totales (morfológicos, biológicos, cariotípicos)
Lobo & Quinteros 2005	<i>Phymaturus</i>	Máxima Parsimonia	Al menos 14 especies (2 especies presentes en Chile)	133 Caracteres totales (morfológicos, cariotípicos, aloenzimáticos)
Pincheira-Donoso et al. 2007a	<i>Liolaemus sensu lato</i>	Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud	67 especies	Secuencias mitocondriales (1710 pb)
Benavides et al. 2007	<i>Microlophus</i>	Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana	21 especies	Secuencias de 5 regiones mitocondriales (2991 pb) + 9 nucleares (ca 2568 pb)
Torres-Pérez & Lamborot, Este trabajo	<i>Liolaemus</i> grupo <i>chiliensis</i>	Máxima Verosimilitud	32 especies	Secuencias mitocondriales (600 pb)

tanto en Chile como Argentina. Los resultados de este trabajo representaron un nuevo avance en el esclarecimiento de las relaciones evolutivas e indicaron la existencia de procesos recurrentes tanto de vicarianza como de dispersión entre las especies andinas y aquellas de las tierras bajas orientales y occidentales. Además, su estudio mostró que la viviparidad tendría más de un origen filético. Nuevamente, las filogenias mostraron dos clados bien sustentados coincidentes con los subgéneros *Liolaemus sensu stricto* y *Eulaemus*, apoyando la propuesta de Laurent (1983) y Young-Downey (1998). Así mismo, los estudios cladísticos de Lobo (2001, 2005) basados principalmente en morfología (morfometría, escamación, osteología) de un gran número de especies de *Liolaemus*, le permitieron evaluar las relaciones filogenéticas de los distintos grupos evolutivos previamente propuestos (Lobo & Abdala 2002). Lobo (2005) incluyó 83 caracteres morfológicos, ecológicos y cariotípicos para determinar las relaciones filogenéticas de 79 especies del grupo *chiliensis* (Tabla 6.1), mostrando la utilidad de estos caracteres, y la necesidad de comparar distintos métodos de reconstrucción para proponer hipótesis filogenéticas más robustas. Recientemente, Pincheira-Donoso et al. (2007a) realizaron análisis de caracteres mitocondriales (1710 pb) de 67 especies de *Liolaemus* de ambos lados de los Andes, y presentaron una nueva propuesta filogenética para estas especies del género, complementando la postulada anteriormente por Schulte et al. (2000).

En la hipótesis filogenética presentada en el trabajo de Pincheira-Donoso et al. (2007a), dentro del clado *Liolaemus sensu stricto* se proponen tres grupos principales y sustentados: i) en el primero las especies *L. fuscus* + *L. nigroviridis*, y *L. monticola* + *L. nitidus* aparecen filogenéticamente más cercanas, y luego emparentadas a *L. lemniscatus*, *L. tenuis*, y *L. zapallarensis*; ii) en el segundo, *L. ceii* aparece como especie hermana de *L. buergeri*, y este clado cercano a *L. leopardinus*; *L. elongatus* aparece junto a *L. austromendocinus* y *L. petrophilus*; *L. capillitas*



Liolaemus pictus, foto Mariana Acuña Retamar.

es la especie más diferenciada del clado; finalmente, iii) el tercer clado muestra dos grupos recíprocamente monofiléticos: en el primero, *L. gracilis* + *L. bibronii* aparecen cercanos a *L. robertmertensi*, y este clado junto a *L. bitaeniatus* y *L. chaltin*; en el segundo, *L. pictus* aparece parafilético con las muestras de Argentina (Neuquén y Río Negro) más cercanas al clado *L. chiliensis* + *L. bellii*, que a *L. cf. pictus* del lado chileno (Puyehue), con *L. coeruleus* como la especie basal del clado. Algunas especies del lado chileno quedan incluidas en el clado *Eulaemus* emparentadas a especies cordilleranas y del lado argentino. Tanto Pincheira-Donoso et al. (2007a) como Schulte et al. (2000) usaron especies, caracteres, metodologías y algoritmos de reconstrucción filogenética similares (Tabla 6.1), por lo que son altamente congruentes. Sin embargo, el uso de distintos caracteres (e.g., morfológicos, moleculares) y la inclusión de diferente número de especies, muestran topologías con más diferencias que concordancias, comparadas a las obtenidas por Lobo (2005; ver Tabla 6.1). Por ejemplo, en Pincheira-Donoso et al. (2007a) y Schulte et al. (2000) *L. chiliensis* aparece junto a *L. bellii*, y cercanos a *L. pictus* del lado argentino. En Lobo (2005) en cambio, *L. chiliensis* se relaciona a *L. nitidus* y *L. robertmertensi*, con los diferentes linajes de *L. pictus* del lado argentino en un clado distinto.

En esta revisión se muestra la topología resultante de un análisis filogenético preliminar utilizando el criterio de Máxima Verosimilitud (*Maximum Likelihood*), usando secuencias de un fragmento del gen mitocondrial citocromo *b* (700 pb) obtenido para 32 especies de *Liolaemus* del grupo *chiliensis* (Figura 6.1). El árbol enraizado con *Phymaturus*, muestra tres clados principales: i) En el primero, y con bajo soporte estadístico (bootstrap de máxima verosimilitud, BMV = 76), se recuperan dos grupos: por un lado, *L. chiliensis* aparece relacionada al grupo de especies constituidas por *L. gravenhorstii* + *L. bellii*, *L. pictus*, *L. cristiani*, y *L. schroederi* + *L. cyanogaster*, con alto soporte estadístico (BMV = 96), con *L. neuquensis* como la especie más divergente



Liolaemus platei, foto Pablo Espejo.

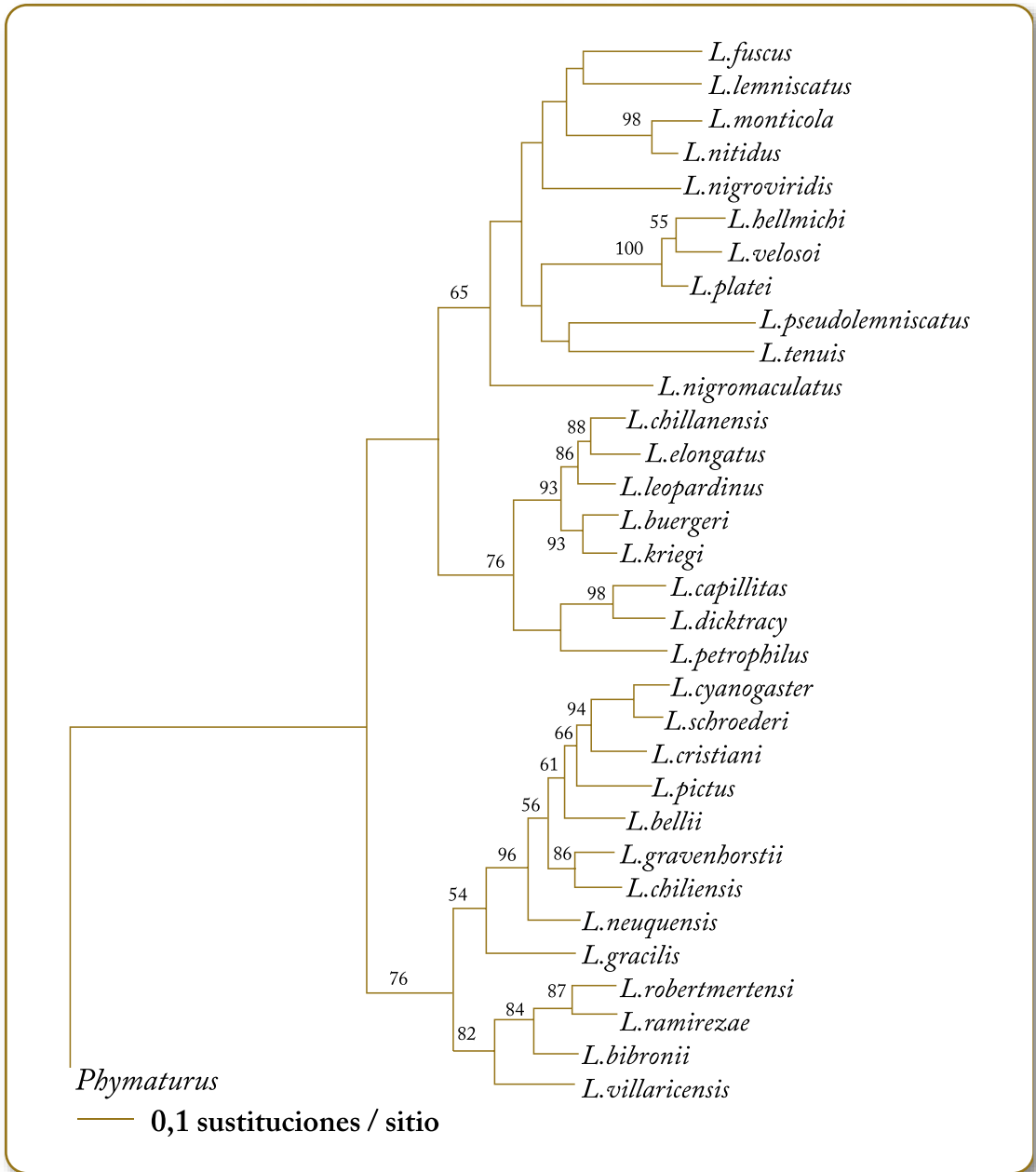


Figura 6.1. Árbol filogenético con 32 especies representativas de *Liolaemus* del grupo *chiliensis*, obtenido a partir de Máxima Verosimilitud con secuencias alineadas de un fragmento del gen citocromo *b*. El modelo de evolución molecular que mejor se ajusta es GTR + I (= 0.5468) + Γ (= 1.2105). Los números sobre las ramas corresponden a los valores de soporte (bootstrap no-paramétrico) basados en 1000 pseudo-réplicas.

de este clado, pero sin soporte estadístico (BMV = 54); y por el otro, *L. bibronii*, *L. ramirezae*, *L. robertmertensi* y *L. gracilis* aparecen en un clado moderadamente soportado (BMV = 82), con *L. villaricensis* en una posición no resuelta. ii) El segundo clado, escasamente soportado (BMV = 76), agrupa a *L. kriegi* + *L. buergeri*, *L. elongatus* + *L. chillanensis* cercanos a *L. leopardinus*, y a *L. petrophilus* cercano a *L. dicktracy* + *L. capillitas*; finalmente. iii) En el tercer clado, con muy bajo soporte (BMV = 65), *L. nigromaculatus* aparece basal a las especies *L. tenuis*, *L. pseudolemniscatus*, *L. platei* + *L. velosoi* + *L. hellmichi*, y a *L. nigroviridis*, *L. nitidus* + *L. monticola*, *L. lemniscatus*, y *L. fuscus*.

Nuestra inferencia filogenética (Figura 6.1) es congruente con las propuestas por Schulte et al. (2000) y por Pincheira-Donoso et al. (2007a), pues los tres trabajos relacionan en un mismo clado a las especies *L. fuscus*, *L. lemniscatus*, *L. monticola*, *L. nitidus*, *L. nigroviridis*, y *L. tenuis*, con *L. monticola* como especie hermana de *L. nitidus*. Sin embargo, nuestra hipótesis filogenética no pudo sustentar las relaciones de las otras especies del clado, a diferencia de los otros dos estudios anteriores. Destacamos que las especies andinas *L. chillanensis* y *L. leopardinus* descritas para Chile, aparecen asociadas al complejo *elongatus-kriegi* (Morando et al. 2003), aspecto que apoya la idea de linajes comunes para estas especies a ambos lados de la cordillera de Los Andes, y por ende, la necesidad de incluirlas de manera conjunta en subsecuentes estudios.



Variabilidad cromática de *Pristidactylus torquatus*, fotos Daniel González Acuña.

Liolaemus y el método filogenético comparado

El desarrollo de propuestas filogenéticas ha permitido estudiar la evolución de diferentes caracteres, utilizando uno o distintos métodos comparados (Felsenstein 1985). Sólo en las últimas décadas los biólogos están incorporando el uso de estos métodos en la información filogenética con modelos explícitos de evolución de caracteres (Felsenstein 2004, Garland et al. 2005). Esta metodología permite la búsqueda de correlaciones entre caracteres, y entre los diferentes miembros de un determinado taxón (Harvey & Page 1991). Así, al formar parte de una escala jerárquica de relaciones de parentesco, diferentes taxa (especies) no debieran ser considerados como datos independientes extraídos de una misma distribución (Felsenstein 1985). Entre los ejemplos que han utilizado éstos métodos en *Liolaemus* se destacan:

i) Espinoza et al. (2004), con análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos, modo reproductivo, y secuencias de regiones mitocondriales, mostraron que los Liolaeminae herbívoros son en su mayoría de tamaño pequeño y de ambientes más fríos, lo que contrasta con el patrón encontrado en la mayoría de los restantes reptiles herbívoros. Además, mostraron que en Liolaeminae, la herbivoría ha evolucionado a una tasa 65 veces más rápida que la esperada dentro de los reptiles.

ii) Schulte et al. (2004) estudiaron las relaciones entre caracteres morfológicos, del comportamiento de escape y uso del microhábitat en 25 especies de *Liolaemus*, encontrando relaciones estadísticamente significativas entre la conducta de escape *versus* la morfología de las especies, como también entre la conducta de escape y el uso del hábitat, no resultando significativa la relación entre la morfología y las características del hábitat.

iii) Martins et al. (2004) compararon el comportamiento de movimiento de cabeza (*cabeceos* o *headbob displays*) en especies de *Liolaemus* procedentes de ambos lados de los Andes, con especies de otro género rico en número de especies y de equivalente complejidad morfológica, *Sceloporus*. Al aplicar el método filogenético generalizado de mínimos cuadrados, *Liolaemus* presentó una mayor simplicidad estructural en los despliegues de movimiento de la cabeza, comparado con *Sceloporus*. Esta simplicidad estructural, compartida a nivel interespecífico, correspondería a un producto de cambios recientes, más que a una conducta ancestral común.

Análisis como éstos están siendo usados con mayor frecuencia para probar distintas hipótesis dentro de *Liolaemus*, permitiendo determinar la importancia de los procesos ecológicos y filogenéticos en la estructura distribucional actual de sus linajes (Cruz et al. 2005, Pincheira-Donoso et al. 2007b).

Propuestas filogenéticas en el género *Microlophus* Duméril & Bibron, 1837

Microlophus se distribuye a lo largo de la costa del Océano Pacífico del Perú, sur de Ecuador y del norte de Chile, con algunas especies que habitan en el interior, además de su presencia en las islas del Archipiélago de las Galápagos (Frost 1992, Benavides et al. 2007). Inicialmente, las especies de *Microlophus* pertenecían al género *Tropidurus* (ver Frost 1992). Sin embargo, un análisis cladístico basado en caracteres morfológicos (osteología, escamas, hemipenes, coloración, y forma de sus pliegues), mostró la monofilia para todas las especies del lado occidental de los Andes (Frost 1992), a excepción de *Tropidurus koepckeorum*, actualmente, *Plesiomicrolophus koepckeorum* (Frost 1992). Dentro de *Microlophus* se reconocen dos linajes distinguibles por caracteres osteológicos y de escamación (Dixon & Wright 1975, Frost 1992): i) el grupo *occipitalis*, distribuido en el norte del Perú, más algunas especies en Ecuador y las Galápagos, y ii) el grupo *peruvianus*, cuyas especies habitan en Perú y en el norte de Chile.

Basado en caracteres morfológicos, Ortiz (1980) y Núñez & Jaksic (1992) reconocen seis a ocho especies para Chile: *M. atacamensis* (*marianus*), *M. quadrivittatus*, *M. heterolepis*, *M. maminensis*, *M. peruvianus*, *M. tarapacensis*, *M. theresioides* y *M. yanezi*. Aún cuando, se han descrito claras diferencias morfológicas entre las especies costeras (*M. atacamensis*, *M. quadrivittatus*) comparadas con las de interior (*M. yanezi*, *M. theresioides*, *M. heterolepis*, *M. tarapacensis*) (Ortiz & Serey 1979), la sistemática del grupo parece estar aún lejos de ser dilucidada. A modo de ejemplo, *M. atacamensis* y *M. quadrivittatus* han sido reconocidas como especies



Microlophus atacamensis, foto Maritza Sepúlveda Martínez.

distintas de acuerdo a caracteres morfológicos de diseño, coloración y escamación (Ortiz 1980) y aloenzimáticos (Victoriano et al. 2003). Sin embargo, estudios cromosómicos (Northland et al. 1987), reproductivos (Goldberg & Rodríguez 1986) y osteológicos (Vidal & Ortiz 2004), no mostraron diferencias, lo cual sugiere la existencia de una sola especie polimórfica ampliamente distribuida en el litoral chileno-peruano. Por otra parte, el estatus taxonómico de las especies de interior resulta aún más complejo, con taxa cromosómicamente diferenciados (*M. maminensis* vs. *M. theresioides*) aunque indistinguibles mediante aloenzimas (Victoriano et al. 2003). Este último trabajo es el primero sobre *Microlophus* en Chile que, con una metodología cladista, propone una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies, con individuos de 11 localidades de Chile y del sur de Perú, y 22 loci isoenzimáticos como caracteres (Tabla 6.1).

Los resultados mostraron dos cladogramas, además de una población terminal: i) un clado reunió las poblaciones costeras del norte de Chile y del sur de Perú correspondientes a *M. quadrivittatus*, ii) un segundo clado agrupó las poblaciones interiores del desierto chileno (Pica, Huayca y Mamiña), todas asignables a *M. theresioides*, y iii) un grupo terminal con los especímenes de la localidad de Caldera pertenecientes a *M. atacamensis* (Figura 6.2.A). Aún cuando este estudio no incluyó todas las especies del grupo *peruvianus*, muestra que las poblaciones costeras no forman un grupo monofilético. Un estudio de Benavides et al. (2007) sobre las relaciones filogenéticas de las especies de *Microlophus*, basándose en secuencias de regiones mitocondriales y nucleares (Figura 6.2.B, Tabla 6.1), resultó congruente con los dos cladogramas anteriores, aunque mostró que las poblaciones/especies chilenas de interior estarían emparentadas a las peruanas, y las especies costeras (*M. atacamensis*, *M. quadrivittatus*) serían monofiléticas y derivadas. Adicionalmente, este estudio señala que habrían ocurrido procesos de contacto secundario, seguidos de introgresión mitocondrial entre poblaciones del norte costero de Chile y sur de Perú.

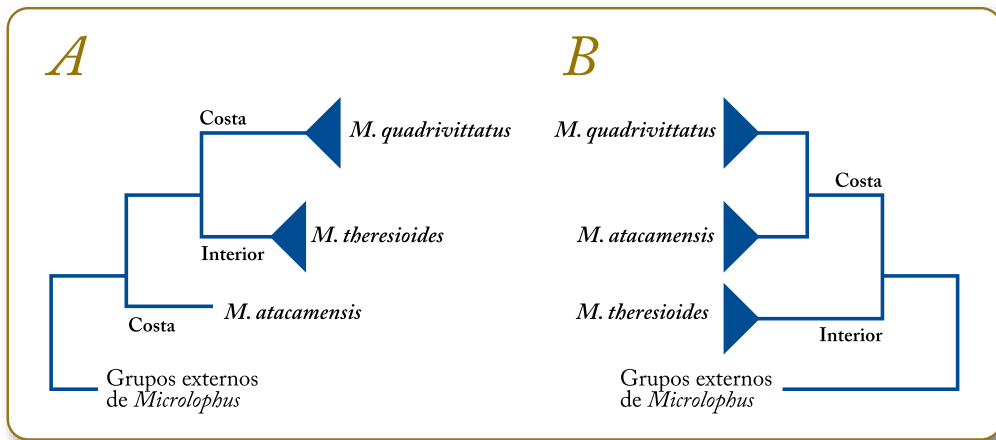


Figura 6.2. Representación esquemática de reconstrucciones filogenéticas en *Microlophus* de Chile. A- Análisis cladístico basado en aloenzimas (modificado de Victoriano et al. 2003). B- Parte de la reconstrucción filogenia del género, basada en regiones mitocondriales y nucleares (modificado de Benavides et al. 2007).

En conjunto, los datos moleculares sugieren la presencia de sólo tres especies de *Microlophus* en Chile. Sin embargo, la sistemática y la determinación de los límites entre especies en el grupo parece requerir de nuevos estudios, incluyendo un mayor número de caracteres y de distintas clases (morfológicos, ecológicos y moleculares) para su resolución.

Reconstrucciones filogenéticas en otros reptiles de Chile

En la herpetofauna de Chile, otros nueve géneros de reptiles coexisten con los ya analizados. Estos corresponden a *Callopiastes*, *Diplolaemus*, *Homonota*, *Phymaturus*, *Pristidactylus*, *Phrynosaura*, y *Phyllodactylus*, y los colúbridos *Tachymenis* y *Philodryas* (Núñez & Jaksic 1992, Veloso et al. 1995). Dado el reducido número de especies de estos géneros en Chile, un análisis filogenético debería incluir a todas sus especies, muchas de las cuales habitan en la vertiente oriental de los Andes. A continuación, hacemos referencia a dos géneros que han atraído una mayor atención en términos de propuestas de sus relaciones filogenéticas.

Actualmente en *Phymaturus* Barbour 1921, se reconocen 20 especies, de las cuales, *P. palluma* y *P. vociferator* (Donoso-Barros 1966, Pincheira-Donoso 2004) habitan en Chile. El estatus y denominación de la especie *P. palluma* (sinónimo con *P. flagellifer*) se encuentra actualmente en discusión (ICZN 2005, Cei & Scolaro 2006, Etheridge & Savage 2006). Mediante el uso de caracteres morfológicos y moleculares en 10 especies reconocidas, más cuatro nuevos linajes diferentes (Tabla 6.1), Lobo & Quinteros (2005) formulan una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas dentro de *Phymaturus*. Este estudio muestra que dos linajes de *Phymaturus* habitan en los Andes chilenos, designados (Figura 6.3) en el estudio como *Phymaturus cf. palluma* (CH, Chillán, 36°52'S) y *P. cf. palluma* (EP, El Planchón y San Pedro, 35°10'S), además de una presunta especie distinta que habita en el centro-norte de Chile (Cei & Videla 2003). La especie *Phymaturus cf. palluma*, de las localidades antes mencionadas pertenecería al grupo *palluma* (descrito como monofilético), donde *P. cf. palluma* (CH) sería la especie hermana de *P. dorsimaculatus*, y *P. cf. palluma* (EP) correspondería a la especie basal del clado constituido por las especies *P. punae*, *P. cf. punae*, *P. cf. antofagastensis*, *P. antofagastensis* y *P. mallimaccii*. Anteriormente Pereyra (1991) estudió las relaciones sistemáticas dentro de algunas especies de *Phymaturus*. Aunque no utilizó la metodología filogenética, este estudio incluyó un buen número de caracteres morfológicos, cariotípicos y aloenzimáticos, proponiendo las relaciones entre especies por medio del uso de herramientas fenéticas. Una discusión detallada puede ser revisada en el trabajo de Lobo & Quinteros (2005), quienes además incluyeron y re-evaluaron los datos de Pereyra (1991) en sus reconstrucciones filogenéticas. Un estudio en progreso basado en secuencias del gen citocromo *b* (M Morando com. pers.), sugiere que *Phymaturus* podría alcanzar al doble de las especies actualmente reconocidas, con al menos una especie nueva habitando en Chile. Estos antecedentes muestran que la sistemática de *Phymaturus* en Chile requiere ser estudiada con detenimiento, y en conjunto con las especies distribuidas en

Argentina, con muestreos exhaustivos en zona cordillerana que permitan determinar si existen o no linajes crípticos.

El género *Pristidactylus* Fitzinger 1843 habita en el cono sur de Sudamérica y está constituido de 10 especies; sólo cuatro se encuentran en Chile distribuidas entre los 32°S a 43°S: *P. alvaroi*, *P. torquatus*, *P. volcanensis* y *P. valeriae* (Lamborot & Díaz 1987). Las especies que habitan en Argentina (*P. achalensis*, *P. araucanus*, *P. casubatiensis*, *P. fasciatus*, *P. nigroiugulus*, *P. scapulatus*) presentan una distribución alopátrica entre los 29°S y 45°S (Cei et al. 2001, 2004). En estos trabajos se reconocen dos grupos evolutivos basados en la morfología y en especial la biología: el grupo chileno (derivado) y el argentino (plesiomórfico; Cei et al. 2001, 2004). La filogenia de las especies de Chile sólo se ha llevado a cabo en el marco de la filogenia general de los Policrótidos (Frost et al. 2001). Este trabajo usó caracteres morfológicos y moleculares (Tabla 6.1), sustentando que dentro de los pristidactilinos, la condición arborícola (y semi-terrestre) de las especies presentes en Chile es derivada, en tanto, la condición terrestre de las especies cisandinas es primitiva. Tanto las topologías basadas en caracteres morfológicos como las de evidencia total (morfológicos + moleculares) muestran que *P. fasciatus* (del lado argentino) se encuentra filogenéticamente relacionada a las especies presentes en Chile (Frost et al. 2001). Esto se explicaría por la existencia de una morfo-paleogeografía continental distinta a la estructura orográfica actual (Cei et al. 2004). Al parecer, la evidencia morfológica, cariotípica y biológica de las especies del género, debieran ser re-analizadas y contrastadas, incluyendo nuevas evidencias de caracteres de secuencias de genes en ambos grupos, para proponer relaciones filogenéticas de estas especies con mayor robustez.

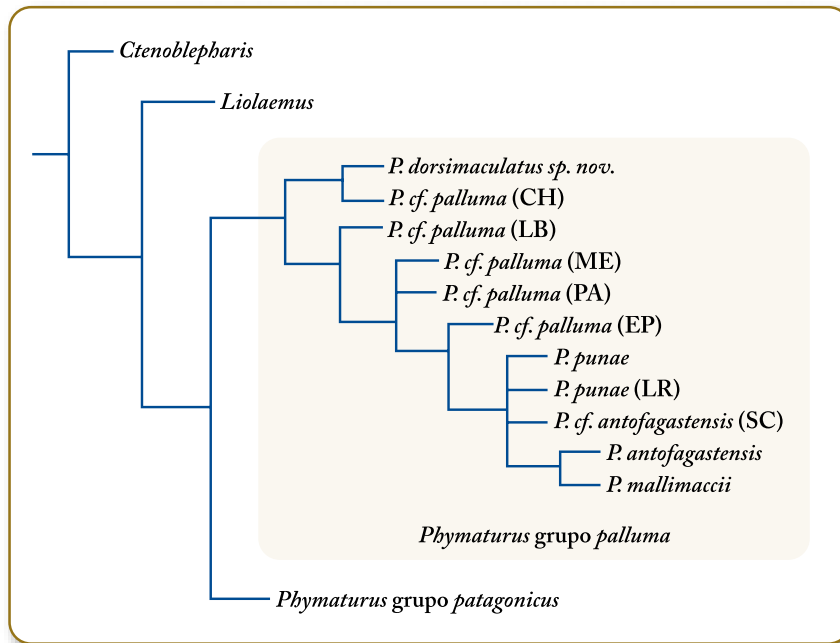


Figura 6.3. Árbol filogenético de consenso de las especies de *Phymaturus* basado en análisis de máxima parsimonia (modificado de Lobo & Quinteros 2005).

Filogenias y descripción de nuevas especies

La especie es la unidad fundamental de análisis en muchas áreas de la biología, incluyendo la sistemática filogenética. Por lo tanto, la delimitación de especies representa uno de los focos de atención principal en la resolución de las incertezas en sistemática, y un área re-emergente de creciente interés para los investigadores dedicados a esa disciplina (Sites & Marshall 2003, de Queiroz 2007). Actualmente, diversos métodos han sido propuestos para poner a prueba límites de especies (Wiens & Servedio 2000, Puerto et al. 2001, Templeton 2001, Wiens & Penkrot 2002, Morando et al. 2003, Pons et al. 2006, Knowles & Carstens 2007), ya sea con o sin el uso de filogenias para su resolución, algunos de los cuales siguen criterios rigurosos en su aplicación (Sites & Marshall 2003, 2004). Así, criterios operacionales (ver Sites & Marshall 2004) debieran ser considerados a la luz de las metodologías que permitan rechazar o aceptar la hipótesis nula de la presencia de una nueva especie bajo un determinado concepto de especie (Sites & Crandall 1997, Templeton 2001, Sites & Marshall 2004).

Los análisis filogenéticos basados tanto en caracteres morfológicos como moleculares, han sido empleados para robustecer las descripciones de nuevas especies. Sin embargo, aún falta un mayor desarrollo y aplicación de metodologías para delimitar especies, principalmente con el uso de datos morfológicos (Wiens 2007). De hecho, la delimitación de taxa usando filogenias se ha basado principalmente en la obtención de clados recíprocamente monofiléticos. El establecer su posición filogenética dentro de un clado soportado, comparada con aquella de sus especies hermanas y/o de aquellas estrechamente relacionadas, ha sido un método común para argumentar a favor de la propuesta de la nueva especie (ejemplos en *Liolaemus*, Núñez et al. 2001, Valladares et al. 2002, Pincheira-Donoso et al. 2007a). Esta metodología se basa principalmente en el concepto filogenético de especie, donde la especie es considerada distinta a otras porque pertenece a un grupo monofilético



Liolaemus lineomaculatus, foto Andres Charrier.

con apomorfias como evidencia empírica de la especie (Mishler & Theriot 2000). Si bien, en muchas ocasiones la evidencia morfológica puede, por sí sola, ser lo suficientemente robusta para diferenciar especies (ver discusiones en Wiens 2000a y consideraciones estadísticas en Wiens & Servedio 2000), análisis adicionales a la obtención de una sola topología, parecen recomendables cuando se usan datos de secuencias nucleotídicas (Templeton 2001, Wiens & Penkrot 2002, Knowles & Carstens 2007). Wiens & Penkrot (2002) entregan una metodología relativamente sencilla para que los árboles filogenéticos con datos moleculares y/o morfológicos se sometan a prueba, para la presencia de una o más especies dentro de un grupo, teniendo en cuenta la distribución geográfica de las poblaciones de la especie en estudio. Algunos de estos métodos han sido exitosamente utilizados en distintos grupos de saurios (Wiens & Penkrot 2002, Doan & Castoe 2003, Marshall et al. 2006, Yoke et al. 2006), incluyendo *Liolaemus* (Morando et al. 2003, Ávila et al. 2004, Morando et al. 2004, Torres-Pérez 2004, Ávila et al. 2006, Abdala 2007, Morando et al 2007) y usando distintos tipos de caracteres.

Dado que múltiples procesos evolutivos pueden operar dentro y entre las poblaciones (Mitchell-Olds et al. 2007), estas metodologías, por sí solas podrían no ser infalibles para llegar a respuestas concluyentes (ver Marshall et al. 2006), pero permiten al investigador contar con una base teórica y metodológica para discutir acerca de la suficiencia de los datos -ya sea del número y tipo de caracteres, o del número de individuos analizados- y establecer con bases más sólidas la presencia de una o más especies. De hecho, este tipo de metodologías podría no ser útil en especies de reciente divergencia, donde la monofilia recíproca podría no haberse completado debido a que polimorfismos ancestrales no se han segregado completamente (Maddison & Knowles 2006, Carstens & Knowles 2007, Knowles & Carstens 2007). En este sentido, Knowles & Carstens (2007) entregan un método basado en coalescencia, para calcular la probabilidad de la monofilia recíproca, a pesar de la ocurrencia de retención y segregación estocástica de los polimorfismos ancestrales (*incomplete lineage sorting*).



Liolaemus nigroviridis, foto Mariana Acuña Retamar.

Dado que *Liolaemus* presenta más de 190 especies y la descripción de nuevas especies no parece detenerse (Morando et al. 2007), es factible suponer que muchas de ellas carezcan de soporte estadístico para ser reconocidas al nivel de especies. Definitivamente, parece imprescindible que los futuros estudios a nivel intra-genérico tendientes a dilucidar la taxonomía y sus relaciones evolutivas, incluyan el uso de variadas aproximaciones metodológicas, a objeto de aclarar los límites entre especies dentro de la ya compleja sistemática de los reptiles de Chile.

Conclusiones

Junto a la importancia de dilucidar el estatus taxonómico de reptiles, los análisis filogenéticos de las especies de Chile adquieren cada vez mayor relevancia, ya sea para poner a prueba las hipótesis previas basadas en la morfología, o para determinar patrones ecológico - evolutivos a distintas escalas. En la construcción de filogenias, se debe tomar en cuenta tanto el tipo y número de caracteres analizados, el número de loci y el tamaño poblacional efectivo. Estos aspectos adquieren una mayor relevancia al emplear las filogenias en la delimitación de especies. Aunque existen estudios en otros géneros de reptiles que habitan en Chile, *Liolaemus* es el género que ha atraído la mayor atención, dada su gran radiación adaptativa. El empleo de nuevas metodologías ha permitido llevar a cabo análisis filogenéticos comparativos robustos conducentes a una mejor comprensión de las relaciones evolutivas en los distintos grupos del género. Asimismo, *Microlophus* ha sido estudiado últimamente con mayor detención para resolver la compleja sistemática de sus especies, y proponer hipótesis acerca de la historia biogeográfica del género. En la última década, se ha avanzado bastante en el entendimiento de las relaciones filogenéticas de las especies de reptiles existentes en Chile, pero estos mismos estudios nos han demostrado que aún resta mucho por hacer. Estamos ciertos que en un futuro próximo y con la incorporación de más especies y poblaciones de reptiles, al menos del cono sur de Sudamérica, las nuevas filogenias que se propongan permitirán realizar un avance sustancial hacia un conocimiento más profundo sobre la historia evolutiva de los reptiles.

Agradecimientos

Agradecemos a Cristian Abdala, Luciano Ávila, Edgar Benavides, Carlos Garín, Antonieta Labra, Carlos Medina, Mariana Morando, Daniel Pincheira-Donoso, Alejandro Scolaro, Marcela Vidal y Fernando Videla por proporcionarnos valiosa información y/o literatura. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por FONDECYT N° 1030776 para M Lamborot. Agradecemos a Mariana Morando y a un revisor anónimo por las sugerencias entregadas al capítulo.

Literatura citada

- Abdala C (2007) Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Ávila LJ, M Morando, CHF Perez & J W Sites (2004) Phylogenetic relationships of lizards of the *Liolaemus petrophilus* group (Squamata, Liolaemidae), with description of two new species from western Argentina. *Herpetologica* 60: 187-203.
- Ávila LJ, M Morando & J W Sites (2006) Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata : Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Benavides E, R Baum, DA MacClellan & JW Sites (2007) Molecular phylogenetics of the lizard genus *Microlophus* (Squamata: Tropiduridae): Aligning and retrieving indel signal from nuclear introns. *Systematic Biology* 56: 776-797.
- Bona P, & MS de la Fuente (2005) Phylogenetic paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the Early Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 569-582.
- Buth DG (1984) The application of electrophoretic data in systematic studies. *Annual Review of Ecology & Systematics* 15: 501-522.
- Carstens BC & LL Knowles (2007) Estimating species phylogeny from gene-tree probabilities despite incomplete lineage sorting: An example from *Melanoplus* grasshoppers. *Systematic Biology* 56: 400-411.
- Cei JM (1986) Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino Monografie 4: 1-528.
- Cei JM (1993) Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino Monografie 14: 1-949.
- Cei JM & JA Scolaro (2006) The neotype of the type species of the neotropical iguanian genus *Phymaturus*: A critical commentary on a recent opinion of the International Commission on Zoological Nomenclature. *Zootaxa* 1297: 17-22.
- Cei JM, JA Scolaro & F Videla (2001) The present status of Argentinean polychrotid species of the genus *Pristidactylus* and description of its southernmost taxon as a new species. *Journal of Herpetology* 35: 597-605.
- Cei JM, JA Scolaro & F Videla (2004) An updated biosystematic approach to the leiosaurid genus *Pristidactylus*. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino)* 21: 159-192.
- Cei JM & F Videla (2003) A new *Phymaturus* species from volcanic cordilleran mountains of the south-western Mendoza province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali (Torino)* 20: 291-314.
- Cruz FB, LA Fitzgerald, RE Espinoza & JA Schulte (2005) The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- de Queiroz K (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879-886.
- Dixon JR & JW Wright (1975) A review of the lizards of the iguanid genus *Tropidurus* in Perú. *Contributions in Science, Natural History Museum (Los Angeles)* 271: 1-39.

- Doan TM & TA Castoe (2003) Using morphological and molecular evidence to infer species boundaries within *Proctoporus bolivianus* Werner (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetologica* 59: 432-449.
- Donoso-Barros, R 1966. Reptiles de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. cxxxviii + 458 pp.
- Espinoza RE, JJ Wiens & CR Tracy (2004) Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101: 16819-16824.
- Etheridge R (1995) Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge R (2000) A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropicuridae), and a history of morphological change in the sand dwelling species. *Herpetological Monographs* 14: 293-352.
- Etheridge R & JM Savage (2006) Stability restored to the name *Phymaturus palluma*: a response to Cei & Scolaro (2006). *Herpetological Review* 37: 406-407.
- Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Felsenstein J (2004) *Inferring phylogenies*. Sinauer, Sunderland, MA. 664 pp.
- Fernández M (2007) Redescription and phylogenetic position of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae). *Journal of Paleontology* 81: 368-375.
- Frost DR (1992) Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropicuridae). *American Museum Novitates* 3033: 1-68.
- Frost DR & R Etheridge (1989) A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 81: 1-65.
- Frost DR, R Etheridge, D Janies & TA Titus (2001) Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates* 3343: 1-38.
- Garland T, AF Bennett & EL Rezende (2005) Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* 208: 3015-3035.
- Goldberg S & E Rodriguez (1986) Reproductive cycles of two iguanid lizards from northern Chile, *Tropidurus quadravittatus* and *T. theresioides*. *Journal of Arid Environment* 10: 147-151.
- Harmon LJ, JA Schulte, A Larson & JB Losos (2003) Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. *Science* 301: 961-964.
- Harvey PH & MD Page (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford. 239 pp.
- Hellmich W (1952) Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 1: 7-15.
- Hennig W (1950) *Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik*. Deutscher Zentraverlag, Berlin. 370 pp.
- Hennig W (1957) *Systematik und phylogenese. bericht hundertjahrfeier Deutsche Entomologische Gesellschaft* 1956: 51-71.
- Hennig W (1965) Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.
- Hennig W (1966) *Phylogenetic systematics*.

- University of Illinois Press, Urbana, IL. 263 pp.
- Hill R V (2005) Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of amniota: The importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology* 54: 530-547.
- Hillis DM & JJ Wiens (2000) Molecular versus morphological systematics: Conflicts, artifacts, and misconceptions. En: Wiens JJ (ed), *Phylogenetic analysis of morphological data*: 1-19. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- ICZN (2005) (Case 3225). *Phymaturus* Gravenhorst, 1837 and *Lacerta palluma* Molina, 1782 (currently *Phymaturus palluma*; Reptilia, Sauria): Usage of the names conserved by the designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 62: 116-117.
- Jenner RA (2004) Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53: 333-342.
- Kluge AG (1968) Phylogenetic relationships of the gekkonid lizard genera *Lepidodactylus* Fitzinger, *Hemiphyllodactylus* Bleeker & *Pseudogekko* Taylor. *Philippine Journal of Science* 95: 331-352.
- Kluge AG & JS Farris (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1-32.
- Knowles LL & BC Carstens (2007) Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic Biology* 56: 887-895.
- Lambrot M 1993. Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. *Evolución Biológica* 7: 133-151.
- Lambrot M & NF Díaz (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *Journal of Herpetology* 21: 29-37.
- Laurent RF 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1: 16-18.
- Laurent RF (1984) Fenogramas de algunas especies representativas del género *Liolaemus* y géneros vecinos (Iguanidae, Reptilia). *Acta Zoológica Lilloana (Argentina)* 38: 5-17.
- Laurent RF (1985) Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 1: 1-37.
- Lobo F (2005) Phylogenetic relationships in the *chiliensis* group (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): adding new characters and taxa. *Acta Zoológica Lilloana (Argentina)* 49: 65-87.
- Lobo F & C Abdala (2002) Cladistic information on a set of morphological data in lizards of the genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 16: 137-150.
- Lobo F & S Quinteros (2005) A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia (Brasil)* 45: 143-177.
- Lomolino MV, BR Riddle & JH Brown (2005) *Biogeography*. Sinauer Associates. Sunderland, USA. 845 pp.
- Maddison WP & LL Knowles (2006) Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Systematic Biology* 55: 21-30.
- Marshall JC, E Arevalo, E Benavides, JL Sites & JW Sites (2006) Delimiting species: Comparing methods for mendelian characters using lizards of the *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) complex. *Evolution* 60: 1050-1065.

- Martins EP, A Labra, M Halloy & JT Thompson (2004) Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- Mishler BD & EC Theriot (2000) The phylogenetic species concept (sensu Mishler & Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En: Wheeler QD & R Meier (eds), *Species concepts and phylogenetic theory*: 44-54. Columbia University Press, New York.
- Mitchell-Olds T, JH Willis & DB Goldstein (2007) Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits? *Nature Review Genetics* 8: 845-856.
- Morando M, LJ Avila, J Baker & JW Sites (2004) Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for introgression and incomplete lineage sorting. *Evolution* 58: 842-861.
- Morando M, LJ Avila & JW Sites (2003) Sampling strategies for delimiting species: Genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian South America. *Systematic Biology* 52: 159-185.
- Morando M, LJ Avila, CR Turner & JW Sites (2007) Molecular evidence for a species complex in the patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics & Evolution* 43: 952-973.
- Murphy WJ (2007) *Phylogenomics (methods in molecular biology)*. Humana Press. New Jersey. 310 pp.
- Nei M & S Kumar (2000) *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University Press, Inc., New York, USA. 333 pp.
- Northland I, J Capetillo, P Iturra & A Veloso. (1987) Estudios morfológicos y cromosómicos en el género *Tropidurus* (Iguanidae) del norte de Chile. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 18: 115-122.
- Núñez H & F Jaksic (1992) Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 43: 63-91.
- Núñez H, JA Schulte II & C Garin (2001) *Liolaemus josephorum* new species from northern Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 50: 91-107.
- Núñez H & JC Torres-Mura (1992) Adiciones a la herpetofauna de Chile. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 322: 3-7.
- Ortiz JC 1980. Revisión taxonómica del género *Tropidurus* en Chile. 1ª Reunión Iberoamericana de Zoología y Conservación de Vertebrados. La Rábida, España: 355-377.
- Ortiz JC 1981. Revision taxonomique et biologique des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata, Iguanidae). Tesis de Doctorado, Universidad de Paris VII. 438 pp.
- Ortiz JC & I Serey (1979) Análisis factorial de correspondencias de las especies chilenas de *Tropidurus*. *Archivos de Biología & Medicina Experimental (Chile)* 12: 203-208.
- Page RDM & EC Holmes (1998) *Molecular evolution: A phylogenetic approach*. Blackwell Science, Oxford. 352 pp.
- Pereyra E (1991) *Sistemática y relaciones evolutivas de las especies de Phymaturus Gravenhorst, 1838 (Sauria, Liolaeminae)*. Tesis de Magister Facultad de Ciencias. Universidad de Chile, Santiago. 142 pp.
- Pincheira-Donoso D (2004) A new species of the genus *Phymaturus* (Iguania: Tropiduridae: Liolaemini) from central-southern Chile.

- Multequina (Argentina) 13: 57-70.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania, Tropicuridae, Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 59: 7-486.
- Pincheira-Donoso D, JA Scolaro & JA Schulte (2007a) The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: Molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. *Zootaxa* 1452: 25-42.
- Pincheira-Donoso D, T Tregenza & DJ Hodgson (2007b) Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the *boulengeri* clade: a contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2067-2071.
- Poe, S, & J J Wiens. (2000). Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. En: Wiens JJ (ed), *Phylogenetic analysis of morphological data*: 20-36. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Pons J, TG Barraclough, J Gomez-Zurita, A Cardoso, DP Duran, S Hazell, S Kamoun, WD Sumlin & AP Vogler (2006) Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55: 595-609.
- Powell JE (2003) Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1-173.
- Puerto G, MD Salomao, RDG Theakston, RS Thorpe, DA Warrell & W Wuster (2001) Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Journal of Evolutionary Biology* 14: 527-538.
- Sarich VM & AC Wilson (1966) Quantitative immunochemistry and the evolution of primate albumins: micro-complement fixation. *Science* 154: 1563-1566.
- Scotland RW, RG Olmstead & JR Bennett (2003) Phylogeny reconstruction: The role of morphology. *Systematic Biology* 52: 539-548.
- Schulte JA, JB Losos, FB Cruz & H Núñez (2004) The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropicurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17: 408-420.
- Schulte JA, JR Macey, RE Espinoza & A Larson (2000) Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Sites JW & KA Crandall. (1997) Testing species boundaries in biodiversity studies. *Conservation Biology* 11: 1289-1297.
- Sites JW & JC Marshall (2003) Delimiting species: A renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 462-470.
- Sites JW & JC Marshall (2004) Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 35: 199-227.
- Smith ND & AH Turner (2005) Morphology's role in phylogeny reconstruction: Perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54: 166-173.
- Springer MS, A Burk-Herrick, R Meredith, E Eizirik, E Teeling, SJ O'Brien & WJ Murphy (2007) The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Systematic Biology* 56: 673-684.

- Swofford DL & SH Berlocher (1987) Inferring evolutionary trees from gene frequency data under the principle of maximum parsimony. *Systematic Zoology* 36: 293-325.
- Templeton AR (2001) Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. *Molecular Ecology* 10: 779-791.
- Torres-Pérez F (2004) Especiación en saurios de montaña: Sistemática e "identidad evolutiva" de los *Liolaemus* del grupo *L. monticola* (Liolaemidae). Tesis de Doctorado. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 157 pp.
- Valladares JP, R Etheridge, JA Schulte, G Manriquez & A Spotorno (2002) New lizard species from northern Chile, *Liolaemus molinaei* (Reptilia: Liolaeminae). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 473-489.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali* (Torino) 6: 481-539.
- Veloso A, JC Ortiz, J Navarro, H Núñez, P Espejo & MA Labra (1995). Reptiles. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 326-335. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.
- Victoriano PF, FTorres-Pérez, JC Ortiz, LE Parra, I Northland & J Capetillo (2003) Allozyme variation & evolutionary relationships in species of the genus *Microlophus* ("peruvianus" group) (Squamata; Tropiduridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 65-78.
- Vidal MA & JC Ortiz (2004) Osteological analysis in two *Microlophus* species (Sauria, Tropiduridae) in the Chilean-Peruvian coast. *Gayana* (Chile) 68: 9-19.
- Wiens JJ (2000a) Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington DC. 220 pp.
- Wiens JJ (2000b) Reconstructing phylogenies from allozyme data: comparing method performance with congruence. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 613-632.
- Wiens JJ (2004) The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53: 653-661.
- Wiens JJ (2007) Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56: 875-878.
- Wiens JJ, P T Chippindale & DM Hillis (2003) When are phylogenetic analyses misled by convergence? A case study in Texas cave salamanders. *Systematic Biology* 52: 501-514.
- Wiens JJ & TA Penkrot (2002) Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51: 69-91.
- Wiens JJ & MR Servedio (2000) Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings of the Royal Society of London* 267B: 631-636.
- Yoke MM, M Morando, LJ Avila & JW Sites (2006) Phylogeography and genetic structure in the *Cnemidophorus longicauda* complex (Squamata, Teiidae). *Herpetologica* 62: 420-434.
- Young-Downey A (1998) Phylogenetic studies on *Liolaemus* (Sauria: Tropiduridae): An interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. Tesis de Doctorado. University of Miami, Miami. 84 pp.
- Zuckermandl E & L Pauling (1965) Evolutionary divergence and convergence in proteins. En: Bryson V & HJ Vogel (eds), *Evolving genes*

Evolución cromosómica en reptiles



Liolaemus monticola, foto Mariana Acuña Retamar.

Madeleine Lamborot

Este capítulo tiene por objetivo revisar los estudios cromosómicos de varias especies de reptiles terrestres de Chile, las metodologías empleadas, las problemáticas planteadas incluyendo algunos resultados no publicados, en un intento por identificar las principales tendencias evolutivas que caracterizan las variaciones cromosómicas de estas especies.

Squamata en Chile presenta cariotipos con variadas mutaciones cromosómicas y diferentes tendencias evolutivas según los taxa. Así, por ejemplo, los géneros *Diplolaemus*, *Pristidactylus* y *Microlophus*, retienen un cariotipo considerado primitivo en Iguania con $2n=36$ (12 macro + 24 microcromosomas), siendo el par 2 portador de la región organizadora del nucléolo (NOR). En tanto, *Liolaemus* y *Phrynosaura* (= *Liolaemus*) presentarían una derivación de esta fórmula por fusiones céntricas de uno o dos pares cromosómicos y un $2n = 32$ ó 34 , fórmula considerada conservativa dentro de estos géneros. También es posible detectar variación cromosómica a nivel interespecífico en géneros como *Liolaemus*, *Microlophus* y *Phymaturus*.

A nivel intraespecífico destaca la variación del complejo *Liolaemus monticola*, con diversas razas de complejidad cariotípica creciente de sur a norte, altos polimorfismos, zonas de hibridación y otras características que la convierten en un excelente modelo para estudios evolutivos. Por último, se encuentra variación en la ploidía, en especial en *L. chiliensis* que muestra diploidía ($2n$), triploidía ($3n$) y mosaicismo ($2n/3n$). En la actualidad, la filogenia de varias familias se conoce bien, las cuales exhiben diferentes patrones de evolución y especiación, evidenciados cromosómicamente.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Las bases del estudio cromosómico	163
Los cromosomas de reptiles	170
Iguania	172
a. Especies con cariotipos conservativos	174
b. Especies con cariotipos que incrementan el número cromosómico	174
El complejo <i>Liolaemus monticola</i> , un ejemplo de evolución cromosómica	175
Importancia evolutiva de los rearrreglos robertsonianos	
Aspectos meióticos en <i>L. monticola</i>	178
Tipos de cambios cromosómicos	
a. Fisiones céntricas y adaptación	179
b. Triploidía y mosaicismo	180
Gekkota	184
Scincomorpha	185
Serpentes	185
Conclusiones finales	185
Agradecimientos	187
Literatura citada	187



MADELEINE LAMBOROT

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Las bases del estudio cromosómico

Desde hace varias décadas, se acepta que numerosos organismos vegetales y animales cercanamente relacionados entre sí pueden diferir en las características de sus cromosomas (Bush et al. 1977, White 1978, King 1984, 1993), y que las mutaciones o reordenamientos cromosómicos pueden jugar un importante papel en la especiación (Hall 1973, Paull et al. 1976, Capanna 1982, Sites & Moritz 1987, Britton-Davidian 2001, Olmo 2005). La variación cromosómica puede estar mediada por diferentes mutaciones cromosómicas estructurales y/o numéricas (Figura 7.1), las que suelen producir un enorme efecto al impedir o reducir la fertilidad de los híbridos (Lacadena 1996), creando una barrera al intercambio genético e influyendo en la diferenciación de individuos de una población, los que eventualmente pueden alcanzar el estatus de especie (King 1993).

En este punto, un aspecto central concierne a la relación causal entre la variación cromosómica y la especiación, donde numerosos modelos de especiación cromosómica han sido propuestos en base a las diferencias citogenéticas que se acumulan en una nueva especie, comparada con sus progenitores (Rieseberg 2001). La mayoría de los modelos se superponen entre sí, sobretodo si se revisan los factores responsables para la fijación de los nuevos reordenamientos cromosómicos y sus consecuencias evolutivas en poblaciones naturales (Sites & Moritz 1987, King 1993, Coyne & Orr 1998, Rieseberg 2001). Así, una mutación cromosómica que se origina en la línea germinal, deberá franquear las barreras meióticas conducentes a gametos viables, luego establecerse como heterocigoto, perpetuarse como tal, desaparecer o fijarse en homocigosis, para luego expandirse en un demo y/o colonizar nuevos ambientes (King 1993).



Liolaemus bisignatus, foto Mariana Acuña Retamar.

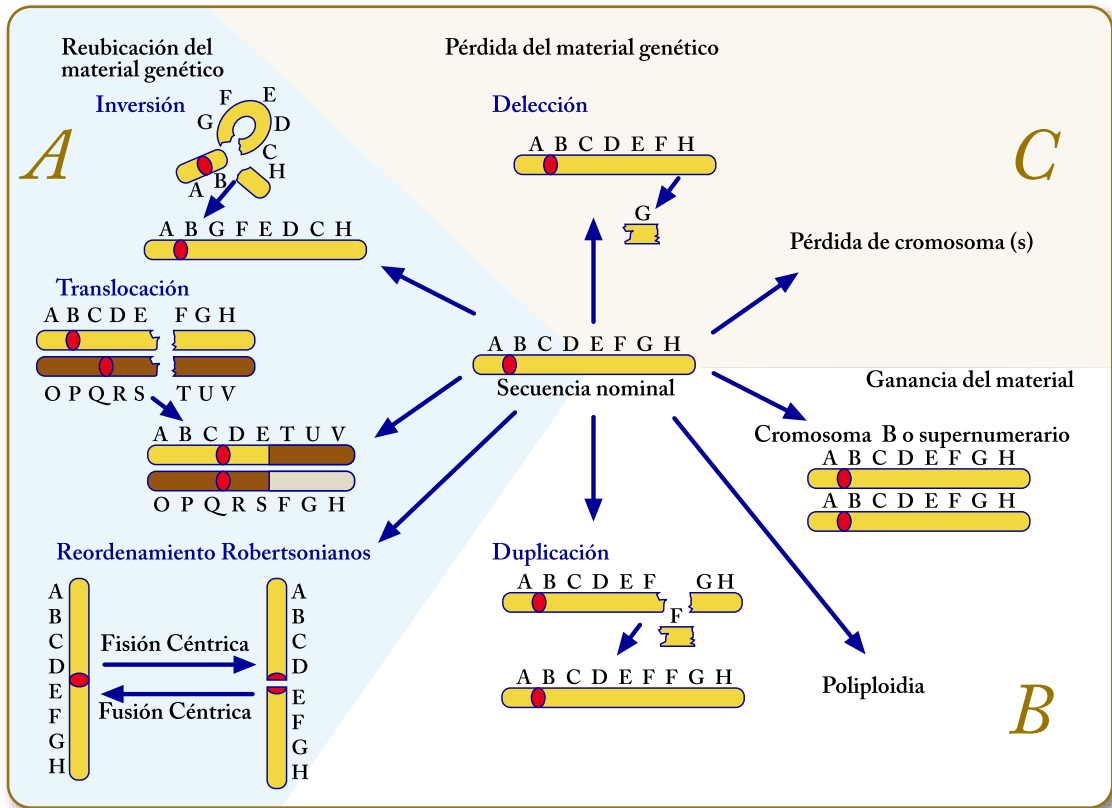


Figura 7.1. Diagrama explicativo de los tipos de mutaciones cromosómicas estructurales y numéricas observables en reptiles. Una secuencia normal de genes de un cromosoma puede sufrir diferentes tipos de mutaciones: A- Reubicación del material genético, las cuales pueden deberse a: 1- Inversión. Paracéntrica o pericéntrica, si el segmento invertido incluye o no el centrómero. 2- Translocación. Un segmento cromosómico cambia de posición relativa dentro del complemento cromosómico no homólogo u homólogo, modificando los grupos de ligamientos. Existen varios tipos de translocaciones: intracromosómica, intercromosómica, transposición, y fusiones en *tandem*. 3- Translocaciones (reordenamientos) Robertsonianas: fusión y fisión céntrica. Mecanismos usados para explicar la relación entre cariotipos que difieren en su número diploide pero concuerdan en el número de brazos cromosómicos o número fundamental (NF). B- Ganancia de material. 1- Duplicación. En un sentido amplio, implica repetición de la información genética, ya sea de genes, segmentos cromosómicos o de cromosomas completos. Su importancia evolutiva radica en que los genes duplicados procedentes de un ancestro común y pueden llegar a diferenciarse y adquirir nuevas funciones. C- Pérdida de material genético. Las delecciones suelen ser deletéreas dependiendo del contenido genético que se pierde, aunque paradójicamente, puede constituir un mecanismo en la diferenciación de los cromosomas sexuales. Para detalles de las mutaciones y sus consecuencias ver Lacadena (1990). Esquema inspirado en Stebbins (1971) y Griffith et al. (2005).

La citogenética comprende diversas áreas dirigidas al estudio de la estructura, función y evolución de los cromosomas en los campos de la biología comparada y aplicada. De hecho en la sistemática ha contribuido a establecer el estatus taxonómico (citotaxonomía) a nivel de población, especie o grupo de especies, en base a la organización cromosómica (e.g., *Liolaemus lemniscatus*, $2n = 34$ y *L. pseudolemniscatus*, $2n = 44$, especies crípticas pero cromosómicamente muy diferentes, Tabla 7.1). En el campo de la herpetología, los primeros trabajos de obtención y caracterización de cariotipos en diversos grupos de reptiles se remontan a las investigaciones de Matthey (1949), con un ímpetu a partir de 1970 en varias familias de Iguania (Gorman et al. 1967, Beçak & Beçak 1969, Beçak et al. 1972, Gorman 1973, Hall 1973, King 1981). En Chile, se inician con Espinoza & Formas (1976).

El cariotipo o complemento cromosómico, tiende a ser especie-específico y al igual que otros caracteres, forman parte del fenotipo (White 1978). Así, las comparaciones citogenéticas basadas en el número, tamaño, forma de los cromosomas y su comportamiento durante la mitosis y meiosis, pueden brindar una valiosa información citotaxonomica. El grado de apareamiento meiótico es una buena medida del grado de homología que existe entre los cromosomas homólogos. De igual forma, el grado de anomalías meióticas es una estimación de las diferencias genéticas y cromosómicas estructurales y/o numéricas de los individuos en estudio (Lacadena 1996, Lamborot 1993).



Liolaemus bibroni, foto Antonieta Labra Lillo.

Con el advenimiento de diversas técnicas de bandeo iniciadas con Caspersson et al. (1970), Pardue & Gall (1970) y muchos otros, fue posible identificar con mayor precisión los cromosomas homólogos de un individuo diploide y compararlos con los homeólogos de otras especies. Las variadas técnicas de tinción diferencial para patrones de bandas cromosómicas (e.g., Q, C, G, R, NOR), técnicas moleculares de hibridación *in situ* (ISH) (MacGregor 1993), hibridación *in situ* fluorescente (FISH), con fluorocromos DAPI (sectores ricos en A+T) o con cromomicina (ricos en C+G), GISH y otras (detalles en Sessions 1996), han permitido una identificación más precisa de variadas regiones cromosómicas como la descripción de reordenamientos estructurales, la localización de marcadores cromosómicos e identificación de homólogos y homeólogos, aspectos importantes en sistemática. Así mismo, los citogenetistas están familiarizados con el hecho de que los cromosomas forman parte de un sistema dinámico que está moldeado por un proceso evolutivo (Achaz et al. 2001). Así, la estructura física del genoma puede describirse bajo diferentes tipos de compartimentaciones estructurales (Bernardi 1993a, b, c, King 1993), como la organización de: i) Clases de secuencias de ADN repetidas y únicas. ii) Bandas cromosómicas ligadas a la estructura de la cromatina. iii) Dominios de composición nucleotídica homogénea o isocoros (Bernardi 1993c). Sólo recientemente se cuenta con un conocimiento más acabado de las bases moleculares de la estructura y función de los cromosomas en relación a diferentes mecanismos citogenéticos importantes implicados en su evolución como por ejemplo, la transposición, retrotransposición y conversión génica (Coissac et al. 1997, Achaz et al. 2001).

Ya que los procesos genéticos y citogenéticos que subyacen en la base de la especiación son muy variados (White 1978, King 1993), un único enfoque cromosómico comparativo presentará considerables dificultades interpretativas. Una mejor comprensión se alcanza con los estudios caso a caso, incorporando el mayor número posible de parámetros citogenéticos, incluidos los estudios meióticos de los híbridos. Por otra parte, los patrones cromosómicos no pueden ser interpretados aisladamente, sino que deben ser integrados con otros caracteres, para contrastarlos con hipótesis basadas en caracteres independientes (Sites & Reed 1994).

Este capítulo entrega la información cromosómica general recopilada para los reptiles de Chile (Tabla 7.1) y luego el análisis de algunos casos en mayor detalle que han permitido ilustrar la importancia que tendrían algunos cambios cromosómicos en la evolución, e.g., fisiones céntricas o triploidía en *Liolaemus*. Sin embargo, es importante destacar que resulta difícil limitarse sólo a una perspectiva local del conocimiento citogenético de la rica herpetofauna presente en Chile. Los estudios de esta naturaleza deberían incluir las excelentes investigaciones de colegas de los países cercanos, pues permite tener una visión más acabada sobre el origen y distribución geográfica de los rearrreglos cromosómicos en importantes géneros y familias de reptiles, bajo perspectivas geográficas y de las regiones bioclimáticas que ocupan, perspectiva que se ha intentado dar en el presente capítulo.

TABLA 7.1

Información cariotípica de los diferentes taxa de reptiles de Chile. N° = número, Macro = macrocromosomas, Meta = metacromosomas, Acro = acrocéntricos o telocéntricos, Micro = microcromosomas, 2n = número diploide (m= macho; h= hembra); Par crom CS-NOR = par o pares cromosómicos portadores de la(s) construcción (es) secundaria, Bandas = tipo de bandeado cromosómico: NOR (Ag As NOR), C, Q, Cromos sexuales = tipo de cromosomas en el sexo heterogamético, * N° cromosómico no tomado en cuenta para análisis globales. La referencia cita donde se obtuvo la información, la que se encuentra al pie de la tabla. (#) Especies en la que se indica si es 2n o 3n= triploide.

Taxa	N° Macro	N° Meta	N° Acro	N° Micro	2n	Par crom CS-NOR	Bandas	Cromos sexuales	Referencia
<i>Liolaemus</i>									
1 <i>L. alticolor</i>	12	12	0	18	30	2	00	00	1,2
2 <i>L. belli</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	1,3
3 <i>L. araucaniensis</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	4
4 <i>L. moradoensis</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	4
5 <i>L. atacamensis</i>	20	4	16	20	40	2	00	00	4
6 <i>L. gymnanarum</i>	12	12	0	24	36	2	00	00	2
7 <i>L. bisignatus</i>	20	4	16	20	40	2	00	00	4
8 <i>L. bibrioni</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	4
9 <i>L. buergeri</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	5
10 <i>L. constanzae</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	7,8
11 <i>L. cristiani</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	4
12 <i>L. copiapoensis</i>	20	4	16	20	40	2	00	00	4
13 <i>L. curis</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	9
14 <i>L. cyanogaster cyanogaster</i>	12	12	0	22	34	2	00	00	10
15 <i>L. c. bratsiroemi</i>	12	12	0	22	34	2	00	00	4
16 <i>L. chilensis</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	3,11
17 <i>L. chilensis 3n, 2n/3n (#)</i>	16	16	0	30	48	2	00	00	11,12
18 <i>L. donoso</i>	12	12	0	22	34	2	00	00	2
19 <i>L. fabiani</i>	12	12	0	22	34	2	00	00	13
20 <i>L. fützebergaldi</i>	12	12	0	20	32	2	00	XY	4
21 <i>L. foxi</i>	12	12	0	20	32	2	00	XY	14
22 <i>L. fuscus</i>	12	12	0	20	32	2	00	XY	3,15
23 <i>L. fuscus polimórfica</i>	13	11	2	20	33	2	00	XY	15
24 <i>L. graevenhorsti</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	3,16
25 <i>L. graevenhorsti 3n (#)</i>	16	16	0	30	48	2	00	00	16
26 <i>L. bellmichi</i>	20	4	16	18	38	2	00	00	17
27 <i>L. bernani</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	5
28 <i>L. isabelae</i>	12	12	0	20	32	2	00	XY	18
29 <i>L. jamesi</i>	12	12	0	22	34	2	00	00	2
30 <i>L. josephorum</i>					40	2	00	00	19,20
31 <i>L. kriegi</i>	12	12	0	20	32	2	00	00	4

TABLA 7.1. (continuación)

Taxa	Nº Macro	Nº Meta	Nº Acro	Nº Micro	2n	Par crom CS-NOR	Bandas	Cromos sexuales	Referencia
32 <i>L. kuhlmani</i>	20	4	16	20	40	2		00	3,11
33 <i>L. lemniscatus</i>	12	12	0	22	30*,34	2		00	*1,3,11
34 <i>L. leopardinus</i>	12	12	0	18	30*,32	2		00	1*,4
35 <i>L. maldonadae</i>	12	12	0	20	32	2		XY	8
36 <i>L. monticola chillanensis</i>	12	12	0	20	32	2		00	3,21
37 <i>L. m. villaricensis</i>	12	12	0	20	32	2		00	3,21
38 <i>L. monticola</i> sp.	12	12	0	20	32	2		00	4
<i>L. m. monticola</i> (= <i>L. monticola</i>):									
39 Raza "Primitiva, 2n=32"	12	12	0	20	32	2		00	4
40 Raza "Sur, 2n=34"	12	12	0	22	34	2		00	22
41 Raza "Norte, 2n=38-40"	14,15,16	10,9,8	4,6,8	24	38,39,40	2		00	3,21,22
42 Raza "Norte mod 1, 2n=38-40"	14,15,16	10,9,8	4,6,8	24	38,39,40	2		00	4,23
43 Raza "Múltiples Fisiones, 2n= 42-44"	18,19,20	6,5,4	12,14,16	24	42,43,44	2		00	24
44 Raza "Norte mod 2, 2n=38-40"	14,15,16	10,9,8	4,6,8	24	38,39,40	2		00	4
45 <i>L. multiformis</i>	12	12	0	20	32	2		00	2
46 <i>L. nigromaculatus kuhlmani</i>	20	4	16	20	40	2		00	3,11
47 <i>L. nigromaculatus</i> sp.	20	4	16	20	40	2		00	3
48 <i>L. nigroviridis nigroviridis</i>	12	12	0	22	30*,34	2		00	4,25*
49 <i>L. n. minor</i>	12	12	0	22	34	2		00	3,4
50 <i>L. n. campanae</i>	12	12	0	22	30*,34	2		00	4
51 <i>L. nitidus</i>	12	12	0	20	30*,32	2		00	1*,11
52 <i>L. patriciaiurrae</i>	12	12	0	21m,22h	33,34	2		XIXZY	18
53 <i>L. pictus</i>	12	12	0	22	34	2		00	10
54 <i>L. platei curicensis</i>	12	12	0	22	34	2		00	11
55 <i>L. platei platei</i>	18	10	8	24	42	2		00	11
56 <i>L. puritamensis</i>	12	12	0	22	34	2		00	26
57 <i>L. pseudolemniscatus</i>	24	0	24	20	44	2		00	11,27
58 <i>L. rosenmanni</i>	12	12	0	22	34	2		00	28
59 <i>L. schroederi</i>	12	12	0	20	32	2		00	1
60 <i>L. silvati</i>	20	4	16	20	40	2		00	4
61 <i>L. tenuis punctatissimus</i>	12	12	0	20	32	2		00	4
62 <i>L. tenuis tenuis</i>	12	12	0	20	32	2	C	00	3,4
63 <i>L. walkei</i>	12	12	0	18	30	2		00	26
64 <i>L. zapallarensis zapallarensis</i>	20	4	16	20	40	2		00	1,3,11
65 <i>L. zapallarensis ater</i>	20	4	16	20	40	2		00	4

TABLA 7.1. (continuación)

Taxa	Nº Macro	Nº Meta	Nº Acro	Nº Micro	2n	Par crom CS-NOR	Bandas	Cromos sexuales	Referencia
<i>Microlophus</i>									
1 <i>M. peruvianus</i>	12	12	0	24	36	2			1
2 <i>M. peruvianus</i>	14	14	0	24	38	?		00	2
3 <i>M. quadrivittatus</i>	14	10	4	24	38	2, 3 + micro	NOR		35
4 <i>M. atacamensis</i>	14	10	4	24	38	2	NOR		35
<i>Phymaturus</i>									
1 <i>P. palluma</i> (Chile)	18	2	16	17m; 18h	35m; 36h			X1X2Y	29,3
2 <i>P. antifagastensis</i>	12			15, 16	27m; 28h			X1X2Y	30
3 <i>P. indistinctus</i>					42				
4 <i>P. mallimaci</i>				15, 16	27m; 28h			X1X2Y	30
5 <i>Phymaturus</i> sp.					29m; 30h			X1X2Y	30
6 <i>P. patagonicus payuniaie</i>					41m; 42h			X1X2Y	30
<i>Pristidactylus</i>									
1 <i>P. torquatus</i>	12	12	0	24	34*, 36	2		00	*1, 32
2 <i>P. volcanensis</i>	12	12	0	24	36	2		00	32
3 <i>P. valeriae</i>	12	12	0	24	36	2		00	32, 33
4 <i>P. achalensis</i> (Argentina)	12	12		24	26			XY	34
<i>Phyllodactylus</i>									
1 <i>P. gerrhopygus</i>	24	0		16	40			00	1, 36
2 <i>P. inaequalis</i>	24	0		16	40			00	36
<i>Callopistes</i>									
1 <i>C. maculatus</i> (= <i>C. palluma</i>)	12			26	38	2	00		1
<i>Philodryas</i>									
1 <i>P. chamissonis</i>	16	14	2	20	36	2	C-Q-NOR	WZ	37

1-Navarro et al. (1981), 2-Veloso et al. (1982), 3-Lamborot et al. (1979), 4- Este trabajo, 5- Sallaberry et al. (1982), 6- Cei (1986), 7- Navarro & Núñez (1992), 8- Núñez et al. (1991), 9- Núñez & Labra (1985), 10- Espinoza & Formas (1976), 11- Lamborot & Álvarez-Sarret (1989), 12- Lamborot et al. (2006), 13- Yáñez & Núñez (1983), 14- Núñez et al. (2000), 15- Inurra et al. (1994), 16- Lamborot & Vásquez (1998), 17- Navarro (1986), 18- Navarro & Núñez (1993), 19- Núñez et al. (2001), 20- Navarro-Barón, comunicación personal, 21- Lamborot et al. (1981), 22- Lamborot (1991), 23- Vásquez et al. (2007), 24- Lamborot (1998), 25- Valencia et al. (1979), 26- Núñez & Fox (1989), 27- Lamborot & Ortíz (1990), 28- Núñez & Navarro (1992), 29- Lamborot & Navarro-Suárez (1984), 30- Pereyra (1991), 31- Núñez et al. (2003), 32- Lamborot & Diaz (1987), 33- Sufán-Catalán & Núñez (1993), 34- Gorman et al. (1967), 35- Northland et al. (1987), 36- Capetillo et al. (1992), 37- Moreno et al. (1987).

Los cromosomas de reptiles

El número de especies vivientes de reptiles se relaciona directa, exponencial y significativamente con la tasa de cambios cromosómicos (Olmo et al. 2002), aún cuando, las tendencias difieren entre los diferentes órdenes y subórdenes (Olmo 2005). En general, el cariotipo en reptiles se caracteriza por la presencia de macrocromosomas (M) y de microcromosomas (m), universalmente presentes en aves (Matthey 1949) y en pocas especies de anfibios primitivos, Morescalchi 1973) que tienden a formar compartimentos, tanto en placas mitóticas como meióticas, con los microcromosomas en el centro y los macrocromosomas en la periferia (Figura 7.1B). Así mismo, los cromosomas portadores de NORs tienden a persistir en la cercanía de las placas metafásicas, asociación que refleja la disposición no azarosa de algunos pares en la arquitectura nuclear de la interfase precedente (Lambrot 1998).

El estado de conocimiento citogenético de los reptiles de Chile analizados a la fecha (Tabla 7.1) es aún fragmentario, con diferente énfasis entre los géneros y familias y en el tipo y cantidad de información citogenética. La mayoría de los estudios ha empleado técnicas convencionales básicas y una fracción de ellos, técnicas de bandeado como bandas C (Figura 7.2A) y bandas NOR, para destacar la presencia de heterocromatina constitutiva y ubicación del organizador nucleolar, respectivamente. Pocos estudios cuentan con aspectos meióticos o de citogenética poblacional. Una vez que se completen los registros de las especies aún no estudiadas y se intensifiquen los estudios con técnicas de bandeos de alta resolución y a nivel molecular, meiótico y otros, se podrán conocer aspectos de la composición y estructura cromosómica, lo cual permitiría reconstruir relaciones taxonómicas y filogenéticas más sólidas, y contrastarlas con hipótesis basadas en otras fuentes de evidencias morfológicas, genéticas, moleculares y/o biogeográficas.

Sin embargo, con la información citogenética actualmente disponible actualmente, se pueden poner en evidencia algunas asociaciones:

1.- La fórmula diploide considerada primitiva, $2n = 36$, presenta 12 macrocromosomas (M) de tendencia metacéntrica y submetacéntrica más 24 microcromosomas (m), con el par 2 submetacéntrico que suele ser portador de un NOR, próximo al telómero de brazo largo (Gorman 1973), se encuentra en *Diplolaemus*, *Pristidactylus* y *Microlophus*. Sin embargo, las especies de *Liolaemus* (Figura 7.2A) y de *Phrynosaura* (= *Liolaemus*) presentarían una derivación de esta fórmula (ver Tabla 7.1 y más adelante).

2.- Con frecuencia existe variación cromosómica interespecífica, por ejemplo, en el número y forma de cromosomas, originada por las diversas mutaciones cromosómicas (Figura 7.1), cantidad, localización y tipo de la heterocromatina constitutiva y/o de los organizadores nucleolares (NOR). Todos estos aspectos han demostrado ser taxonómica y filogenéticamente informativos en numerosas especies incluidos anfibios y reptiles (King 1993, Olmo et al. 1993).

3.- Variación cromosómica intraespecífica. Menos frecuente resultan los polimorfismos cromosómicos intraespecíficos, aunque hay notables excepciones por ejemplo, la raza Múltiples Fisiones (“MF”) de *Liolaemus monticola* con cinco polimorfismos cromosómicos simultáneos (Lambrot 1998).

4.- Cromosomas sexuales. Muchos reptiles no muestran un heteromorfismo citológicamente visible para los cromosomas sexuales y ésta sería la condición primitiva. Toda la evidencia disponible sugiere que la determinación del sexo en herpetozoos, dependió originariamente de una muy pequeña diferenciación de los cromosomas sexuales y luego una posterior evolución hacia cromosomas sexuales heteromorfos (Cole et al. 1967, Gorman et al. 1967, Gorman 1973, Hall 1973). En general, tanto los sistemas o mecanismos simples de tipo XX/XY o ZZ/ZW, como los múltiples de determinación cromosómica del sexo (e.g., $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$) se originan de autosomas, o autosomas y cromosomas sexuales respectivamente. Variadas mutaciones pueden generar cromosomas heteromorfos,

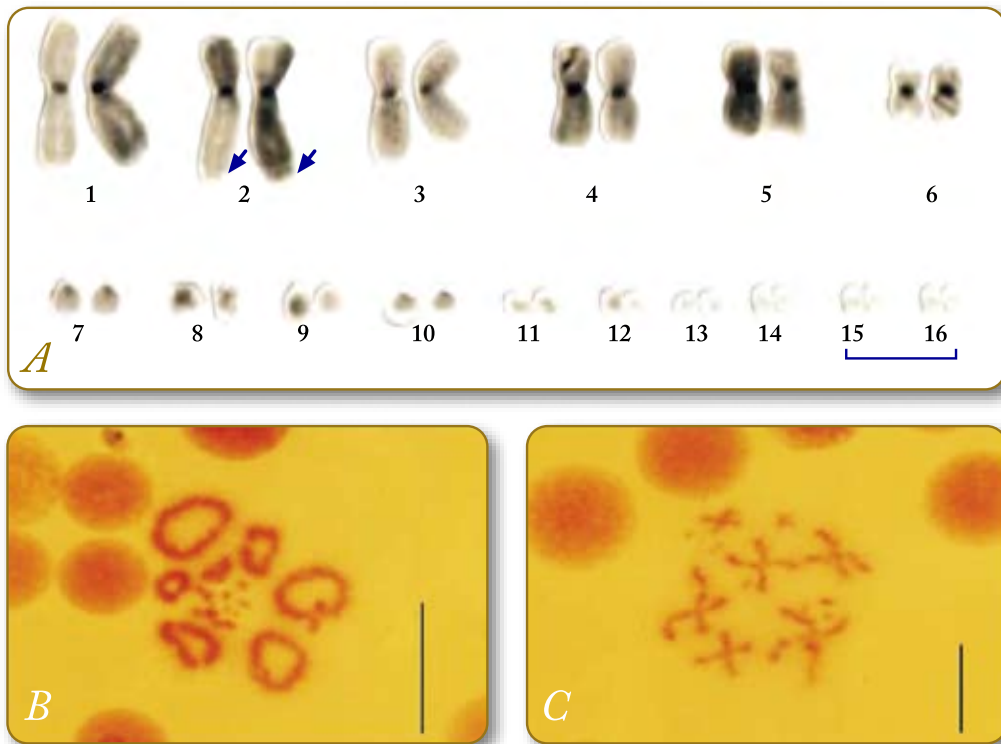


Figura 7.2. Ejemplo de cariotipo y de placas meióticas en *Liolaemus*. A- Bandas C con heterocromatina constitutiva en las regiones pericentroméricas de los cromosomas en *L. tenuis*. Este es un patrón bastante compartido con variadas especies del género. A veces, es posible visualizar bandas en todos los microcromosomas. Las flechas indican la constricción secundaria coincidente con la posición del NOR. B- Diaquinesis en *L. nitidus* cuyos bivalentes de los microcromosomas se ubican en el centro y los de los macrocromosomas en la periferia. Nótese que todos los quiasmas son terminales. Comparar estos quiasmas con los de *L. chiliensis* (Figura 7.6Cb) y C- Metafase II en *L. nitidus*. Escala = 10 micrones.

iniciando así una divergencia que promueve la especiación. Esta evolución ha ocurrido en diversas líneas y en forma independiente, tanto a nivel de géneros como de familias (ver Tabla 7.1).

Iguania

Iguania, infraorden de Squamata, conforma un grupo de 13 familias y más de 60 géneros. Desde el punto de vista cromosómico, la mayoría de ellos pertenece a géneros con bajo número de especies y dotaciones cromosómicas con $2n = 36$ (12M+24m) considerada primitiva (Figura 7.2A) (Gorman 1973, Paull et al. 1976, Lamborot et al. 1979, Lamborot & Álvarez-Sarret 1989). De acuerdo a los idiogramas disponibles, los microcromosomas representan el 20% aproximadamente de la longitud total del cariotipo.

Los géneros con más de 80 especies, como *Anolis*, *Liolaemus* y *Sceloporus* pertenecientes a tres familias diferentes, son los que concentran la mayor variabilidad cariotípica de Iguania, y cuentan con estudios bastante completos a nivel sistemático, morfológico, molecular y de la diversidad biológica, prestándose muy bien para estudios analíticos comparativos. Así, la filogenia de Iguania ofrece una variedad de linajes emparentados con diferentes patrones de evolución cromosómica y especiación (Paull et al. 1976), en los cuales estos patrones se repiten varias veces y en forma independiente en diferentes taxa, por ejemplo al comparar *Liolaemus* y *Sceloporus*, o sus complejos cromosómicos como *L. monticola* en Chile y *S. grammicus* en México. Estos constituyen verdaderas



Liolaemus jamesi, foto Mariana Acuña Retamar.

“réplicas experimentales independientes”, al exhibir llamativos procesos similares a niveles jerárquicos equivalente, como la existencia de diversas razas cromosómicas equivalentes, la mantención de altos polimorfismos dentro de las razas y zonas de hibridación parapátricas (Sites 1983, Sites & Reed 1994, Vásquez et al. 2007). Ambos complejos representarían homoplasias y convergencias. En relación a los cromosomas sexuales, en algunas especies de iguánidos, pequeños microcromosomas están involucrados en la heterogamia, con patrones que se repiten en forma independiente (Cole et al. 1967, Gorman et al. 1967, Gorman 1973, Hall 1973, Lamborot et al. 1979).

Liolaemus. Género restringido al cono sur de Sudamérica que cuenta con más de 190 especies desde el Ecuador a Tierra del Fuego (Ceí & Videla 2002, Morando et al. 2007). En Chile, se cuentan unos 85 taxa, entre especies y subespecies, con más de un 63% de endemismo (Velo & Navarro 1988, Pincheira-Donoso & Nuñez 2005), existiendo constantes nuevas inclusiones de especies endémicas (e.g., *L. josephorum*, *L. frassinetti*, Nuñez et al. 2001, Nuñez 2007). Los taxa diploides de *Liolaemus* presentan gran variación cromosómica con $2n = 30 - 44$ y pocos triploides con $3n = 48$ (Tabla 7.1). Actualmente, contamos con la información cromosómica básica cercana al 80% de los taxa, lo cual no permite distinguir dos grandes grupos cromosómicos para *Liolaemus* (Lamborot & Álvarez-Sarret 1989) (Figura 7.3).

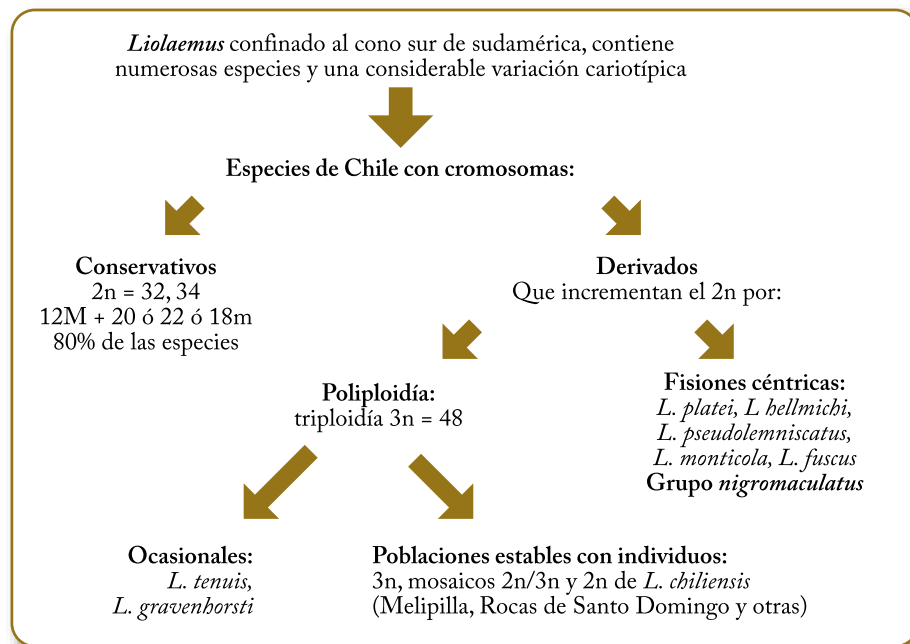


Figura 7.3. Esquema de la variación cromosómica en *Liolaemus* de Chile.

a. Especies con cariotipos conservativos

Aproximadamente el 80% de los taxa informados presentan números diploides predominantemente de $2n = 32$ (12M+20m) ó $2n = 34$ (12M+22m), con el NOR en el par 2 (Tabla 7.1), fórmula que derivaría del patrón considerado ancestral de $2n = 36$ (12M+24m), por una o dos fusiones céntricas entre dos o cuatro pares de microcromosomas. De hecho, el o los dos primeros pares de microcromosomas son de tamaño intermedio (Figura 7.2A, Espinoza & Formas 1976, Lamborot 1993). Estas fusiones céntricas podrían considerarse como un carácter ancestral o plesiomórfico del género, aún cuando escaparían a la regla *L. alticolor* y *L. walkeri* con $2n = 30$, producto de una posible fusión céntrica adicional del patrón $2n = 32$ o atribuible a una dificultad técnica en la determinación del número cromosómico (Navarro et al. 1981). Por otra parte, *L. aymararum* con un $2n = 36$ podría corresponder a una derivación por fusiones céntricas adicionales en los microcromosomas a partir del cariotipo plesiomórfico del género (Veloso et al. 1982).

Los microcromosomas, aunque de difícil resolución, resultan muy informativos e importantes tanto a nivel: i) Citotaxonómico. ii) De la determinación del sexo. iii) De la recombinación génica. iv) Del polimorfismo poblacional. Por ejemplo, *L. chiliensis* y *L. nitidus*, ambas con cariotipos conservativos $2n = 32$, se diferencian claramente en la morfología del primer par de microcromosomas (Lamborot & Álvarez-Sarret 1989). Asimismo, el número y la disposición de los quiasmas en los bivalentes meióticos de muchas especies de *Liolaemus* pueden ser especie-específico. Por ejemplo, *L. nitidus* presenta sólo quiasmas terminales (Figura 7.2B) en tanto que *L. chiliensis*, presenta quiasmas intersticiales y terminales (comparar con Figura 7.6C). Es muy importante conocer si las especies con un mismo número y forma de cromosomas y similar ubicación de heterocromatinas o ADN_r presentan cariotipos compatibles con una misma organización molecular (e.g., tipo de ADN: centromérico, telomérico, intercalado, ribosomal), ya que Porter et al. (1991, 1994), al analizar las secuencias de ADN_r por técnica FISH en 16 especies de lagartijas y cuatro de culebras, concluyen que durante la evolución de reptiles Squamata, la organización de estas secuencias en el genoma ha variado sustancialmente sin alterar la morfología del cariotipo. Para algunos grupos, la ubicación de ADN_r puede ser de valor sistemático.

b. Especies con cariotipos que incrementan el número cromosómico

El incremento del $2n$ a partir de un cariotipo conservativo en *Liolaemus* se da por fusiones céntricas o poliploidía (Figura 7.3). No se ha informado de la presencia de cromosomas B o supernumerarios en el género. En un 20% de los taxa aproximadamente, hay un incremento del $2n$ por fusiones céntricas en uno o más pares cromosómicos (Tabla 7.1).

Para analizar la importancia evolutiva que tendrían las fisiones céntricas en estos taxa, a continuación se presenta la situación de *L. monticola* y luego la de las restantes especies de *Liolaemus* en relación a las consecuencias meióticas y de adaptación a ambientes xéricos.

El complejo *Liolaemus monticola*, un ejemplo de evolución cromosómica

Liolaemus monticola es una especie endémica montañosa ampliamente distribuida entre las latitudes 30°S y 40°S, a altitudes de 400 a 2000 m (Donoso-Barros 1966, Peters & Donoso-Barros 1970, Lambrot et al. 2003). Esta es una especie única en el género y en la herpetofauna de Chile (Figura 7.4) por contener: i) Diversas razas con una secuencia lineal de mutaciones cromosómicas, de complejidad creciente de sur a norte. ii) Variadas mutaciones cromosómicas intra e inter razas (Figura 7.5). iii) Numerosos polimorfismos cromosómicos. iv) Varias zonas de hibridación parapátricas (Lambrot 1993).

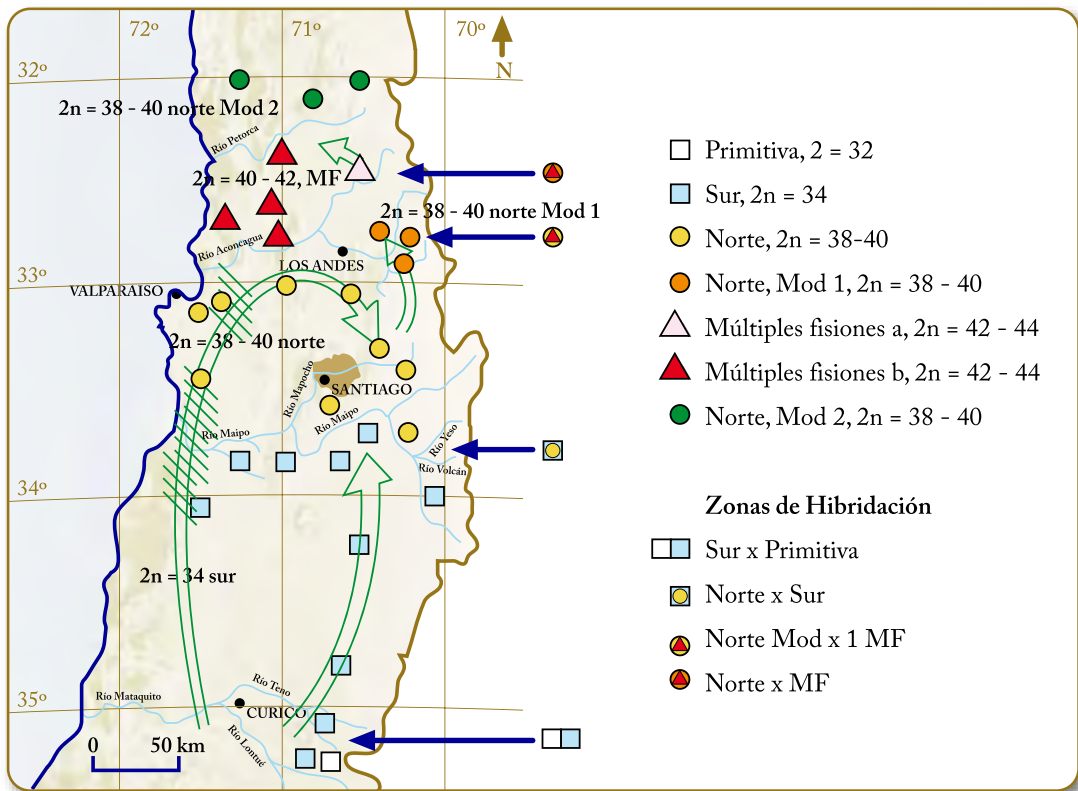


Figura 7.4. Distribución geográfica de diferentes razas cromosómicas del complejo *Liolaemus monticola* en Chile (ver Tabla 7.1), destacando algunas zonas de hibridación interracial (flechas azules) y posibles rutas de migración y/o colonización (flechas verdes).

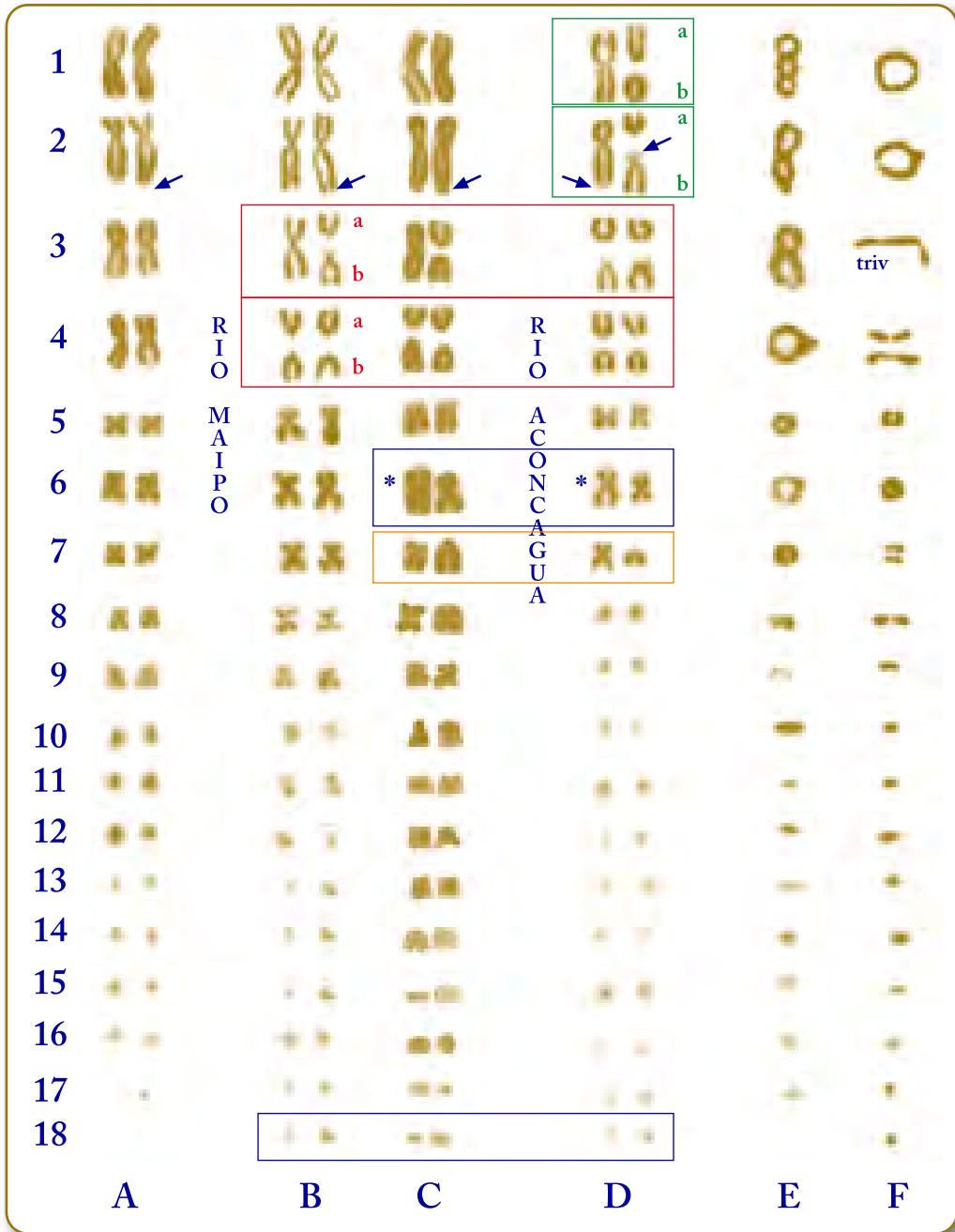


Figura 7.5. Cariotipos representativos de algunas razas de *Liolaemus monticola*: A- “Sur, $2n = 34$ ”. B- “Norte, $2n = 38-40$ ”: Heterocigoto, para la fisión del par 3 (P3) y homocigoto para la fisión del par 4 (P4). C- “Norte mod 1, $2n = 38- 40$ ”. D- “Múltiples Fisiones, $2n = 42- 44$ ”. (E) y (F) Diaquinesis representativas en machos de: E- Raza Sur con quiasmas intersticiales y distales. F- P3 con un trivalente y quiasmas terminales en los restantes bivalentes. Las flechas indican la posición de la constricción secundaria; triv = trivalente.

Estos y otros aspectos, convierten a esta especie en un excelente modelo para estudios evolutivos centrados en el posible nexo entre politipía y especiación. El conjunto de estudios citogenéticos, meióticos (Lamborot 1991, 1993, 1998, 2001, Lamborot & Álvarez-Sarret 1993) y poblacionales, combinados a otros, como los morfológicos (Lamborot & Eaton 1992, 1997, Lamborot et al. 2003), biogeográficos, genéticos (Vásquez et al. 2007) y filogeográficos (Torres-Pérez et al. 2007), apoyan la hipótesis de que las razas (y/o especies) derivadas, trazan su evolución desde ambientes más húmedos en el sur a más xéricos en el norte (Figura 7.4). La explicación más parsimoniosa para el origen de los variados patrones cromosómicos de las seis razas de *L. monticola* analizadas a la fecha, es la fijación de sucesivas mutaciones cromosómicas como translocaciones, fisiones céntricas, inversiones pericéntricas, cromosomas alargados, incremento de microcromosomas, partiendo de la raza con cariotipo plesiomórfico $2n = 32$ hasta la raza más derivada $2n = 40 - 42$ (Tabla 7.1 y Figuras 7.4 y 7.5).

Las primeras fisiones céntricas se presentan al norte del Río Maipo. Varios de los ríos que atraviesan la distribución del complejo *L. monticola* (Figura 7.4) separan las razas alopátricas “Sur, $2n = 34$ ”, “Norte, $2n = 38 - 40$ ”, “Múltiples Fisiones (MF), $2n = 42 - 44$ ” y “Norte mod 2” (Lamborot 1991, 1998, 2001, Lamborot & Álvarez-Sarret 1993, Lamborot et al. 2003) y han sido detectadas varias zonas de hibridación (Figura 7.4). La zona híbrida mejor caracterizada corresponde a una angosta franja al sur del Río Yeso, con la presencia de híbridos interraciales. Estas son zonas donde se eleva la tasa de mutaciones cromosómicas (Lamborot 1991, 1993) y genéticas (Vásquez et al. 2007). En otros organismos se ha demostrado que los eventos de hibridación elevan las tasas de mutaciones génicas y cromosómicas dada la presencia de elementos móviles como los transposones, que pueden localizarse en la heterocromatina constitutiva pericentromérica y/o en sectores intercalares de los cromosomas (Naviera & Fontdevila 1985, Porter & Sites 1987).



Liolaemus nigromaculatus, foto Nicolás Lagos Silva.

El análisis de las frecuencias de las mutaciones cromosómicas y genéticas usando diferentes parámetros de la genética de poblaciones, combinados con parámetros geográficos, permite proponer rutas de migración y/o colonización (Figura 7.4) desde la raza $2n = 32$ hasta la $2n = 42 - 44$ (MF) (Lamborot 2001, Vásquez et al. 2007). El origen de las mutaciones cromosómicas que caracterizan la raza “Norte $2n = 38-40$ ”, habría ocurrido en la cordillera de la Costa, refugio de las glaciaciones pleistocénicas (Formas 1979) que, en esta región contaron con tres o cuatro eventos separados (Brüggen 1950). Destacable desarrollo tuvo el glaciar del Valle del Maipo cuyas lenguas pudieron haber actuado como barreras al flujo génico entre las razas, antes del origen de los ríos (Lamborot 1991, 1993). El conjunto de los resultados obtenidos a la fecha, incluidas las rutas de migración y/o colonización propuestas para *L. monticola*, resultan ser en varios aspectos concordantes con el “Modelo de especiación en cascada” de Hall (1973, 1980, 1983), pero también relacionado a los modelos del “Proceso en cadena” de White (1978) o el de “Alopatría cromosómica primaria” de King et al. (1981) y King (1993), los que suelen correlacionarse con casos de especiación incipiente (Bickham 1984).

Importancia evolutiva de los rearrreglos robertsonianos

Aspectos meióticos en *L. monticola*

Paralelamente a las diferencias interraciales del $2n$, grandes diferencias se presentan en los espermatoцитos a nivel de: i) Bivalentes (II) o trivalentes (III). ii) Número y distribución de quiasmas. iii) Grado de aneuploidía. Así por ejemplo, la raza “Sur $2n = 34$ ” presenta quiasmas terminales e intersticiales en los bivalentes de los macrocromosomas (Figura 7.5E), en tanto que las razas derivadas, como la “Norte, $2n = 38 - 40$ ” sólo presentan quiasmas terminales en todos los bivalentes y en una forma generalizada que afecta todo el cariotipo incluyendo el trivalente de los individuos heterocigotos para el par 3 (P3) (Figura 7.5F); los híbridos interraciales “Sur”x“Norte” presentan un número intermedio de quiasmas (Lamborot 1991, 1993).

La magnitud de la recombinación de las razas derivadas de *L. monticola*, se ve afectada por las fisiones céntricas que incrementan el número de grupos de ligamiento o cromosomas, y por lo tanto, la recombinación por permutación cromosómica (Figura 7.5, Lamborot 1993) y restringen los quiasmas sólo a las regiones terminales de los bivalentes, disminuyendo la recombinación genética intracromosómica. Así, cada cromosoma preservará un conjunto de combinaciones genéticas adaptativas (coadaptación) y favorables a un medio ambiente determinado (más xérico), sin pérdida del potencial reproductivo por excesiva segregación, reduciendo así el flujo génico por supresión de recombinación (Lamborot 1993).

Los polimorfismos cromosómicos de las razas derivadas en *L. monticola* son notables, cuyos heterocigotos para fisiones céntricas no parecen sufrir segregaciones meióticas anómalas

mayores, aunque esto puede variar dependiendo del fondo genético y de su procedencia geográfica. Así por ejemplo, el grado de aneuploidía de las metafases II en heterocigotos para la fisión del P3 demuestra que la tasa de aneuploidía para este mismo tipo de heterocigoto “Norte, $2n = 38-40$ ”, puede ser normal con menos del 5% en el rango andino, o incrementarse entre un 10% a 23% en el rango costero, en tanto, los individuos P3 de la zona de hibridación entre las razas “Norte”x“Sur” presentan aneuploidías más altas entre un 26% a 32% o más (Lamborot 1991, 1993, 1998, Lamborot & Álvarez-Sarret 1993).

Tipos de cambios cromosómicos

a. Fisiones céntricas y adaptación

Lamborot & Ortiz (en preparación) observan una correlación entre varios parámetros de la diversidad cromosómica y de gradientes ambientales, apoyando la inferencia de que los cambios cromosómicos, como las fisiones céntricas, tendrían un componente adaptativo de algunas especies endémicas de *Liolaemus* en Chile, ya que todos los cariotipos derivados (Tabla 7.1) por fisiones céntricas se encuentran al norte del Río Maipo (latitud 33°S) (Lamborot 1993, Lamborot & Álvarez-Sarret 1989), en hábitats más áridos, xéricos e inestables, con años secos o años más lluviosos. Esto sugiere que el origen del polimorfismo y/o la fijación de los citotipos fisionados puedan prosperar bajo estas presiones selectivas más que otros procesos. A continuación se muestran algunos ejemplos ilustrativos (ver Tabla 7.1):

1. Las especies y subespecies del grupo *nigromaculatus* analizados a la fecha (*L. atacamensis*, *L. bisignatus*, *L. copiapoensis*, *L. bellmichi*, *L. kuhlmani*, *L. nigromaculatus*, *L. silvai*, *L. zapallarensis*, *L. z. ater*), forman un linaje cromosómico común adaptados a ecosistemas costeros y del interior con predominio desértico. Todas retienen el primer par metacéntrico y el segundo par submetacéntrico y portador del NOR y agregan fisiones céntricas en los restantes macrocromosomas.
2. *Liolaemus josephorum* con cariotipo $2n = 40$ parecido a los anteriores.
3. *Liolaemus platei* incrementa su $2n$ a 42 cromosomas por fisiones céntricas, más otras mutaciones cromosómicas como inversiones pericéntricas y translocaciones, pero retiene el par 2 portador del NOR (Lamborot & Álvarez-Sarret 1989).
4. *Liolaemus fuscus* de amplia distribución geográfica con un $2n = 32$ (12M+20m) presenta un polimorfismo para la fisión céntrica de un par de macrocromosomas en una población del “norte chico” (Iturra et al. 1994). Observaciones de Lamborot indican una amplia distribución geográfica para este polimorfismo, en varias poblaciones, todas al norte del Río Maipo.

5. Varias razas cromosómicas derivadas de *L. monticola* incrementan el $2n$ por fisiones céntricas y se detectan al norte del Río Maipo (detalles ya analizados).

6. *Liolaemus pseudolemniscatus* $2n = 44$ (24M+20m) con todos los macrocromosomas fisionados, fórmula que dio la pauta para considerarla una nueva especie (Lamborot & Ortíz 1990). Hasta la fecha corresponde a la especie diploide más derivada del género.

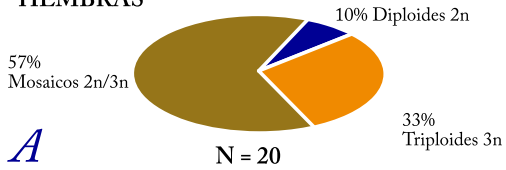
Las mutaciones robertsonianas, como las fisiones o fusiones céntricas, ubican genes en diferentes grupos de ligamiento. Esto puede traducirse en un síndrome adaptativo mediante el cual, cambios climáticos en el tiempo podrían favorecer la propagación de una raza cromosómica a expensa de otra, a veces ayudada por instancias de fuerzas selectivas locales y/o por la separación por barreras naturales. La geografía física de Chile, en gran medida ha contribuido a dejar a las especies de *Liolaemus* como un grupo bastante aislado de sus congéneres de Sudamérica (Hellmich 1952). Indudablemente que la existencia de cadenas montañosas (cordillera de los Andes, de la Costa y Transversal) desempeñan un papel dual. Por una parte, actúan como barreras geográficas, y por otra forman cadenas que facilitan la penetración y migración tanto de las formas australes como las neotropicales (di Castri 1968). Más aún, estos corredores sumados a los refugios, facilitaron la hibridación entre genomas diferentes, aspectos de gran relevancia ya que la hibridación en animales puede constituir una importante fuerza promotora de especiación (Hewitt 1988).

b. Triploidía y mosaicismo

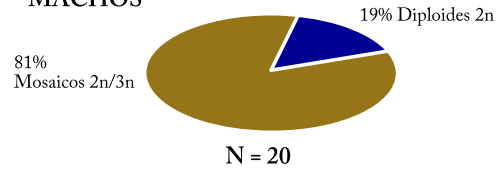
La triploidía en reptiles generalmente se asocia a poblaciones partenogenéticas producida por hibridación entre dos especies (Lowe & Wright 1966, Sites et al. 1990). En Chile se han encontrado (Figura 7.3): i) Triploides ($3n$) ocasionales en machos de *L. gravenhorsti*, con todas las células somáticas y del testículo $3n$, las que entran en meiosis y presentan trivalentes en todos los pares (Lamborot & Vásquez 1998) y en *L. tenuis* (datos no publicados). ii) Triploidía y mosaicismo estable en poblaciones naturales de *L. chiliensis* (Lamborot & Alvarez-Sarret 1989, Lamborot et al. 2006).

Figura 7.6. (página 181) Triploidía y mosaicismo en *Liolaemus chiliensis*: A- Presenta una de las poblaciones naturales conformadas por individuos triploides ($3n$), mosaicos ($2n/3n$) y diploides. B- Modelo propuesto para la generación de mosaicos, triploides y diploides. C- Cromosomas mitóticos y meióticos de un macho mosaico de una población representativa: a- Metafase $2n = 32$ cromosomas. b- Diaquinesis con 16 bivalentes. c- Metafase II. d- Metafase triploide con $3n = 48$ que produce: e- Diaquinesis con trivalentes en todos los pares cromosómicos que segregan: f- Metafases normales reducidas “n” y metaphase II no reducida o doble “ $2n$ ”. Esta gran particularidad corresponde al primer ejemplo en vertebrado mediante la cual los machos mosaicos entran en meiosis generando gametos reducidos (n) y “no reducidos” ($2n$) con baja aneuploidía. Datos extraídos y modificados de Lamborot et al. (2006).

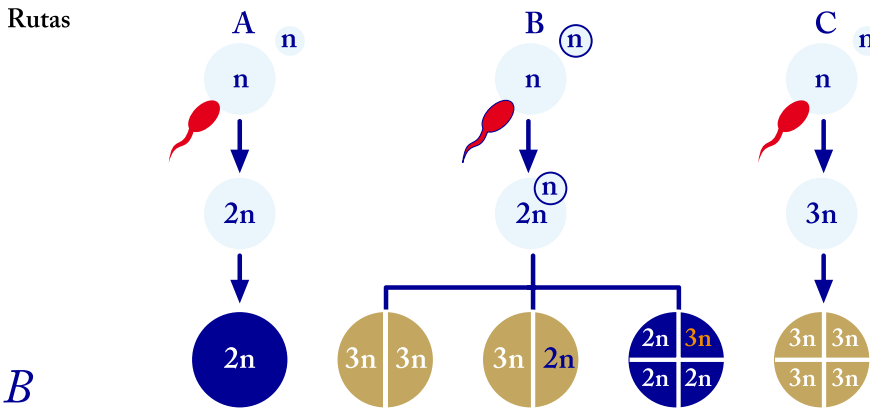
Liolaemus chiliensis (Melipilla)
HEMBRAS



MACHOS



Rutas



Metafases



2n

Diplotenos



Quiasma con bivalentes

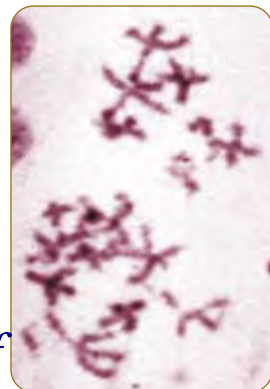
Metafase II



3n



Quiasma con trivalentes



n

n
doble

C

Liolaemus chiliensis, de amplia distribución geográfica, normalmente diploide, puede presentar algunas poblaciones con diversas ploidías (triploidía (3n), diploidía (2n) y mosaicismos (3n/2n)) a nivel de sexo y de individuo (Figura 7.6). El mosaicismo (2n/3n) es un fenómeno excepcionalmente raro en vertebrados (Lamborot et al. 2006). La Figura 7.6A muestra el análisis de una población cuyos machos son: 2n/3n en un 81% y en un 19% 2n. Las hembras son 2n/3n en un 57%, 2n en un 10% y un 33% 3n, probablemente partenogenéticas. La Figura 7.6B propone un modelo de las rutas que generan las diferentes ploidías. Este constituye el primer ejemplo en reptiles cuyos espermatoцитos 3n de machos 2n/3n entran en meiosis dando gametos altamente euploides (Figura 7.6C) (Lamborot et al. 2006).

***Phymaturus*.** Este género está distribuido en el cono sur de Sudamérica, y cuenta con más de 15 especies de distribución geográfica andino-patagónica y disjunta a ambos lados de la cordillera de los Andes (Lobo & Quinteros 2005). En Chile, está representado por *P. palluma* (= *P. flagellifer*) y *P. vociferator*. *Phymaturus palluma* de Chile presenta un $2n = 36$ (18 M+18 m) para las hembras y $2n = 35$ (18M+17m) para los machos, con determinación cromosómica del sexo $X_1X_1X_2X_2$ en hembras y X_1X_2Y en machos (Tabla 7.1). En la meiosis, los cromosomas sexuales de los machos forman un trivalente con una segregación alterna en anafase I y por tanto, presentan espermios con núcleos cromosómicamente balanceados (Lamborot & Navarro-Suárez 1984). Cada una de las especies de Argentina analizadas por Pereyra (1991), presentan un cariotipo diferente, incluido *Phymaturus sp.* (*P. flagellifer* de Uspallata) (Tabla 7.1), con participación de varios reordenamientos como fisiones y fusiones céntricas e inversiones pericéntricas. Sin embargo, todas las especies analizadas hasta ahora, retienen un carácter plesiomórfico dentro del género para el sistema X_1X_2Y de determinación del sexo. Cei & Videla (2002) presentan y discuten las complicadas relaciones taxonómicas de *Phymaturus sp.* de Uspallata, cariotípicamente diferente a *P. palluma* de Chile (Lamborot & Navarro-Suárez 1984), lo que implicaría designar el estatus específico para esta última especie y su comparación con *P. vociferator* en este género.

Phrynosaura (= *Liolaemus*). Corresponde a un género calificado como endémico por Núñez & Veloso (2001), que presenta cariotipos conservativos del “tipo *Liolaemus*”, con $2n = 34$ (12M+22m). De las cuatro especies cuyo cariotipo han sido reportados (Tabla 7.1, más referencias), dos de ellas no presentan heterocromosomas para la determinación del sexo, en tanto las otras presentan un sistema de determinación del sexo del tipo X_1X_2Y que compromete los microcromosomas del par 8. Nuevamente, se puede considerar la determinación del sexo de estas especies como derivada dentro del género.

***Pristidactylus*.** Las especies *P. torquatus*, *P. valeriae* y *P. volcanensis* de Chile, examinadas por Lamborot & Díaz (1987) poseen la típica dotación diploide conservativa en reptiles con $2n = 36$ (12M+24m), sin evidencia de cromosomas sexuales, patrón muy estable y coincidente con numerosos iguánidos (Paull et al. 1976). Sin embargo, *P. achalensis* de Argentina presenta un $2n = 36$ similar a los anteriores, a excepción del primer par de microcromosomas heteromórfico en los machos (Gorman et al. 1967). En esta especie el origen del par sexual XY, puede considerarse una condición derivada (Tabla 7.1).

Tres de las cuatro especies de *Pristidactylus* en Chile: *P. alvaroi*, *P. toquatus* y *P. valeriae*, se encuentran asociadas al bosque de *Nothofagus*, tanto en la cordillera de los Andes como de la Costa, pudiendo corresponder a la forma ancestral en Chile. Sin embargo, *P. volcanensis* se encuentra en una formación abierta rocosa, lejos de los bosques de *Nothofagus*. Dada las llamativas diferencias de hábitat, Lamborot & Díaz (1987) plantearon que *P. volcanensis* habría evolucionado desde un refugio boscoso del pasado en Chile, reiteradamente deteriorado en el tiempo por incremento de la aridez, explotación de cobre y otros minerales. Este podría corresponder a un ejemplo de especiación ecogeográfica, no cromosómica, bajo el modelo propuesto por Vanzolini & Williams (1981).

Microlophus (= *Tropidurus*). Género con cromosomas conservativos $2n = 36$, aún cuando, *M. peruvianus* de Chile presenta un $2n = 38$ (Navarro et al. 1981) con una fisión céntrica en un par de macrocromosomas, extendiendo esta interpretación a los cariotipos del trabajo de Northland et al. (1987) para diferentes poblaciones de *M. quadrivittatus* y *M. atacamensis*, todas con una fisión céntrica fija para el par 1 y derivadas de la fórmula conservativa $2n = 36$. Esto implica que los taxa de este género en Chile podrían ser considerados cariológicamente derivados por una fisión céntrica. Por otra parte, las especies del interior, en el norte de Chile, *M. maminensis* y *M. theresioides*, serían cromosómicamente diferenciables pero indistinguibles mediante aloenzimas (Victoriano et al. 2003). Basado en esto, las diferencias cromosómicas deberían considerarse como recientes.



Liolaemus pictus septentrionalis, foto Luis Flores.

Gekkota

Taxón que tiene una distribución cosmopolita y una gran variación cromosómica con $2n = 16 - 48$, siendo los más frecuentes de 38 a 42 (Olmo 1986). La mayoría de las especies presenta cromosomas telocéntricos o subtlocéntricos, condición considerada ancestral para la familia. Las fusiones céntricas originan cromosomas bibraquiados a partir de acrocéntricos, lo que disminuye los números cromosómicos, derivación de importancia evolutiva de la familia (King & Rofe 1976). Además, entre los geckos existen unas ocho especies unisexuales de origen híbrido (Ineich 1992).

Phyllodactylus. Género con más de 70 especies de amplia distribución geográfica cosmopolita (África, Australia y América). Al igual que los géneros con gran número de especies, concentra una gran variabilidad cromosómica para las especies diploides, con números que van entre $2n = 16$ a $2n = 48$, siendo los más frecuentes de 38 a 42 (Olmo 1986). La mayoría de las especies presenta cromosomas acrocéntricos o subacrocéntricos, condición considerada ancestral para la familia. Las formas morfológicamente derivadas presentan un menor número cromosómico, por lo que las fusiones céntricas habrían jugado un papel importante en la evolución cromosómica de estos saurios (King & Rofe 1976). En Chile se reconocen tres especies de *Phyllodactylus* en el norte. Los cariotipos de *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis* presentan un $2n = 40$ de tendencia acrocéntrica, diferenciables entre sí por la presencia de un par 4 submetacéntrico en *P. inaequalis* (Capetillo et al. 1992).



Phyllodactylus gerrhopygus, foto Mariana Acuña Retamar.

Scincomorpha

Este taxón tiene unos 40 géneros incluidos los macro y microteiididos y 245 especies distribuidas en América. Se ha estudiado la presencia de especies unisexuales $2n$ y $3n$ originadas por hibridación entre diferentes especies bisexuales (Reeder et al. 2002). En Chile, se cuenta con una sola especie con tres subespecies (Donoso-Barros 1966). El cariotipo de *Callopiastes maculatus* $2n = 38$ (Navarro et al. 1981) derivaría de la fórmula considerada primitiva $2n = 36$ (12M+24m).

Serpentes

Taxón con una gran variabilidad cromosómica ($2n = 24$ a 50), siendo el $2n = 36$ el más común en Serpentes (Beçak & Beçak 1969). El género *Philodryas* de amplia distribución, presenta unas 15 especies en el cono sur de Sudamérica (Thomas 1976) y una importante radiación adaptativa en los Andes de Bolivia y la región norte de Argentina. En Chile, esta representado por *P. chamissonis* entre los 27° a los 46° S. Moreno et al. (1987) describen el cariotipo de *P. chamissonis* como $2n = 36$ (16M+20m) (Tabla 7.1) que, con técnicas corrientes presenta cromosomas isomorfos en ambos sexos. Sin embargo, con bandeó C sólo las hembras exhiben un heteromorfismo del par 4 con un homólogo completamente heterocromático y visible como un corpúsculo fluorescente Q en los núcleos interfásicos, atribuible al W del par sexual WZ. Estos autores proponen que la heterocromatinización podría corresponder al primer paso de la diferenciación del W en Colubridae desde un ancestro con cromosomas isomorfos. Al comparar este cariotipo con otros ya publicados para el género como *P. aestivus*, *P. olfersii* y *P. patagonensis* (Beçak 1966, Beçak & Beçak 1969, Bianchi et al. 1969), todos con un $2n = 36$ (16M + 20m) y una determinación WZ/ZZ, lleva a plantear la hipótesis para una derivación inicial de los pares sexuales de amplia distribución, donde se originarían dos líneas evolutivas para el género: una con la heterocromatinización del homólogo del par 4 (*P. chamissonis*) y la otra con una inversión pericéntrica en un homólogo de las hembras.

Conclusiones finales

El conjunto de datos cromosómicos disponibles y discutidos en este capítulo para los reptiles terrestres presentes en Chile, permite concluir que:

1. Desde una perspectiva comparada, existe una asociación entre la variación cromosómica interespecífica, poblaciones subdivididas, especies disjuntas relativamente próximas y rápida evolución filética *versus* una evolución en un marco cromosómico conservativo. Squamata presenta una gran variabilidad al compartir un mismo nivel de cambios cariotípicos con algunos mamíferos (Coyne 1984), y cuya evolución parece haberse acelerado en el tiempo. De hecho, los escamados exhiben varios tipos de mutaciones

cromosómicas con diferentes tendencias evolutivas en las diferentes familias, o entre las especies de un mismo género, las que pueden ser más llamativas o marcadas que las observadas entre géneros o entre familias diferentes. Por ejemplo en las especies de *Phymaturus*, así como las notables variaciones intraespecíficas del complejo *L. monticola*.

2. Las marcadas diferencias en la tasa de cambios cromosómicos entre las especies indican que algunos genomas presentan la potencialidad para el cambio, en tanto que otros permanecen “congeladas en el tiempo” (King 1995).

3. Los estudios cromosómicos han brindado un valioso aporte a la resolución de problemas taxonómicos y han permitido proponer algunos taxa “modelos” para estudios de evolución cromosómica, tanto en especies $2n$ como $3n$. Por ejemplo, en *Liolaemus* existiría una correlación entre cambios cromosómicos como fisiones céntricas, y adaptación a ambientes xéricos (áridos y semiáridos) por sus consecuencias meióticas.

4. Los cromosomas sexuales habrían evolucionado polifiléticamente en reptiles. En algunos grupos podría ser de bastante antigüedad como el sistema X_1X_2Y en *Phymaturus*. En otros grupos correspondería a una evolución reciente generalmente asociada a especiación por ejemplo, el sistema WZ en Colubridae. Esto apoya la hipótesis general de una evolución independiente, variada y en diferentes instancias del curso de la historia de los seres vivos, mostrando una destacable convergencia en la organización genómica de los cromosomas sexuales como los demostrados en organismos modelos muy alejados entre sí (e.g., peces, plantas).

5. La radiación adaptativa de varios linajes de reptiles en Chile son ideales para estudios evolutivos con análisis comparativos de diferentes parámetros biológicos implicados en los sistemas genéticos de las familias. La filogenia de varias familias se conoce bastante bien, exhibiendo una variedad de linajes que muestran una gran diferencia de patrones de evolución y especiación. Al contar con linajes lo suficientemente grandes, estos patrones se replican varias veces y en forma independiente.

6. A pesar de existir una carencia de información básica de los variados grupos taxonómicos, a futuro, y una vez que los aportes citogenéticos sean más completos, tanto, a nivel de técnicas de bandeo como del análisis molecular de las secuencias de ADN que subyace en la arquitectura del cromosoma y del núcleo, del comportamiento meiótico y citogenética poblacional, más estudios de otros campos, será posible determinar en forma inequívoca el estado de caracteres, superando así las limitaciones que existen para construir una “filocitogenética”.

Agradecimientos

Agradezco la valiosa colaboración y oportunas sugerencias de Ramón Formas, Julieta Orlando, Carlos Medina, Mauricio Vásquez y Marcela Vidal. A Beatriz Bobadilla por su ayuda técnica. A José Navarro y Michel Sallaberry por facilitar bibliografía. Este artículo fue parcialmente financiado por proyecto Enlace N° 09/07 DID, Universidad de Chile. A José Navarro y a un revisor anónimo por las valiosas contribuciones a este manuscrito.

Literatura citada

- Achaz G, Netter P & E Coissac (2001) Study of intrachromosomal duplications among the eukaryote genomes. *Molecular Biology & Evolution* 18: 2280-2288.
- Barton NH & GM Hewitt (1985) Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology & Systematics* 16: 113-148.
- Barton NH & GM Hewitt (1989) Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* 341: 497-503.
- Beçak KW (1966) Constituição cromossômica e mecanismo de determinação do sexo em ofídios sul-americanos. I. Aspectos cariotípicos. *Memorias do Instituto Butantan (Brasil)* 32: 27-78.
- Beçak W & ML Beçak (1969) Cytotaxonomy and chromosomal evolution in serpents. *Cytogenetics* 8: 247-262.
- Beçak ML, W Beçak & L Denaro (1972) Chromosome polymorphism, geographical variation and karyotypes in Sauria. *Caryologia* 25: 313-26.
- Bernardi G (1993a) Genome organisation and species formation in vertebrates. *Journal of Molecular Evolution* 37: 331-337.
- Bernardi G (1993b) The isochore organization of the human genome and its evolutionary history - a review. *Gene* 135: 57-66.
- Bernardi G (1993c) The vertebrate genome: isochores and evolution. *Molecular Biology & Evolution* 10: 186-204.
- Bianchi NO, W Beçak, MSA Bianchi, ML Beçak & MN Rabello (1969) Chromosome replication in four species of snakes. *Chromosoma* 26: 188-200.
- Bickham JW (1984) Patterns and modes of chromosomal evolution in reptiles. En: Sharma AK & A Sharma (eds), *Chromosomes in evolution and eukaryotic groups*: 13-40. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Britton-Davidian J (2001) How do chromosomal changes fit in? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 872-873.
- Brüggen J (1950) *Fundamentos de la geología de Chile*. Instituto Geográfico Militar, Santiago, Chile. 382 pp.
- Bush GL, SM Case, AC Wilson & JL Patton (1977) Rapid species formation and chromosomal evolution in mammals. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 74: 3942-3946.
- Capanna E (1982) Robertsonian numerical variation in animal speciation: *Mus musculus*, an emblematic model. En: Barigozzi C (ed), *Mechanisms of speciation*: 155-177. Alan R. Liss, New York.

- Capetillo J, I Northland & P Iturra (1992) Caracterización morfológica y cromosómica de *Phyllodactylus inaequalis* Cope y *Phyllodactylus gerrhopygus* (Wiegmann) (Gekkonidae): nueva distribución geográfica en el norte de Chile. *Acta Zoológica Lilloana* (Argentina) 41: 219-224.
- Caspersson T, L Zech & C Johansson (1970) Differential binding of alkylating fluorochromes in human chromosomes. *Experimental Cell Research* 60: 315-319.
- Cei JM & F Videla (2002) Singulares hallazgos evolutivos y taxonómicos en géneros de iguánidos relevantes de la herpetofauna andina y de zonas limítrofes. *Multiquina* (Argentina) 11: 67-73.
- Cei JM (1986) Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. Monografía 4: 1-528.
- Coissac E, E Maillier & P Netter (1997) A comparative study of duplications in bacteria and eukaryotes: the importance of telomeres. *Molecular Biology & Evolution* 14: 1062-1074.
- Cole CJ, CH Lowe & JW Wright (1967) Sex chromosomes in lizards. *Science* 155: 1028-1029.
- Coyne JA & Orr HA (1998) The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353: 287-305.
- Coyne JA (1984) Correlation between heterozygosity and rate of chromosome evolution in animals. *American Naturalist* 123: 725-729.
- di Castri FD (1968) Esquisse ecologique du Chili. En: Delamare-Deboutteville CI & E Rapoport (eds), *Biologie de l'Amérique australe*. Vol IV Étude sur la faune du sol. Documents biogeographiques: 7-52. Editions du Centre de la Recherche Scientifique 15, quai Anatole France Paris VII.
- Donoso-Barros R (1966) *Reptiles de Chile*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago, Chile. 606 pp.
- Espinoza ND & JR Formas (1976) Karyological pattern of two Chilean lizard species of the genus *Liolaemus* (Sauria: Iguanidae). *Experientia* 32: 299-301.
- Formas JR (1979) La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: Duellmann W (ed), *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*: 341-369. Monograph of the Museum of Natural History N7, University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Gorman GC (1973) The chromosomes of the Reptilia, a cytotoxic interpretation. En: Chiarelli AB & E Capanna (eds), *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*: 349-424. Academic Press, Nueva York.
- Gorman GC, L Atkins & T Holzinger (1967) New karyotypic data on 15 genera of lizards in the family Iguanidae with a discussion of cytological and taxonomic information. *Cytogenetics* 6: 286-299.
- Griffiths AJF, SR Wessler, RC Lewontin, WM Gelbart, DT Susuki & JH Miller (2005) *Introduction to genetic analysis*. WH Freedman & Company, Nueva York. 782 pp.
- Hall WP (1973) Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the crevice-using species of *Sceloporus* (Sauria: Iguanidae). Tesis de Doctorado, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 215 pp.

- Hall WP (1980) Chromosome, speciation and evolution of Mexican iguanid lizards. National Geographic Society Research Report 12: 309-329.
- Hall WP (1983) I. Epistemology of the comparative approach and introduction to the problem. En: Rhodin AAJ & K Miyata (eds), Mode of speciation and evolution in the sceloporine iguanid lizards: 643-679. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Hellmich W (1952) Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. Investigaciones Zoológicas Chilenas 1: 7-15.
- Hewitt GM (1988) Hybrid zones. Natural laboratories for evolutionary studies. Trends in Ecology & Evolution 3: 158-167.
- Ineich I (1992) La parthenogenese chez les Gekkonidae (Reptilia, Lacertilia): origine et evolution. Bulletin de la Societé Zoologique de France 117: 253- 266.
- Iturra P, A Veloso, P Espejo & J Navarro (1994) Karyotypic and meiotic evidence for a Robertsonian chromosome polymorphism in the lizard *Liolaemus fuscus* (Tropiduridae, Sauria). Revista Brasileira de Genética 17: 171-174.
- King M & R Rofo (1976) Karyotypic variation in the Australian gekko *Phyllodactylus marmoratus* (Gray) (Gekkonidae: Reptilia). Chromosoma 54: 75-87.
- King M (1981) Chromosome change and speciation in lizards. En: Atchley WR & DS Woodruff (eds), Evolution and speciation. Essays in honor of MJD White: 262-286. Cambridge University Press, Cambridge, London.
- King M (1990) Chromosomal and immunogenetic data: A new perspective on the origin of Australia's reptile. En: Olmo E (ed), Cytogenetics of amphibians and reptiles: 153-180. Birkhauser Verlag, Basel.
- King M (1993) Species evolution the role of chromosome change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 336 pp.
- King M (1984) Karyotypic evolution in *Gehyra* (Gekkonidae, Reptilia). IV. Chromosome change and speciation. Genetica 64: 101-114.
- Kluge AG (1994) Principles of phylogenetic systematics and the informativeness of the karyotype in documenting gekkotan lizard relationships. Herpetologica 50: 210-221.
- Lacadena JR (1996) Citogenética. Editorial Complutense S.A., Madrid. 931 pp.
- Lambrot M (1991) Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae), separated by riverine barriers at the Andes range. Copeia 1991: 1044-1059.
- Lambrot M (1993) Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. Evolución Biológica 7: 133-151.
- Lambrot M (1998) A new and highly polymorphic chromosomal race of *Liolaemus monticola* (Iguanidae) from the "norte chico" of Chile. Chromosome Research 6: 247-254.
- Lambrot M (2001) Karyotypic polymorphism and evolution within and between the *Liolaemus monticola* (Iguanidae) "northern 2n=38-40" chromosome race populations in central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 74: 121-138.
- Lambrot M & E Álvarez-Sarret (1989) Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile (Iguanidae). Genome 32: 393-403
- Lambrot M & E Álvarez-Sarret (1993) Karyotypic variation within and between populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by the Maipo River in the coastal range of central Chile.

- Herpetologica 49: 435-449.
- Lamborot M & NF Díaz (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *Journal of Herpetology* 21: 29-37.
- Lamborot M & LC Eaton (1992) Concordance of morphological variation and chromosomal races in *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by riverine barriers in the Andes. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 30: 189-200.
- Lamborot M & LC Eaton (1997) The Maipo River as a biogeographical barrier to *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) in the mountain ranges of central Chile. *Journal of Zoology, Systematics & Evolutionary Research* 35: 105-111.
- Lamborot M & J Navarro-Suárez (1984) Karyotypes and sex determination in *Phymaturus palluma* Molina (Iguanidae). *Herpetologica* 40: 258-264.
- Lamborot M & JC Ortiz (1990) *Liolaemus pseudolemniscatus*, una nueva especie de lagarto del Norte Chico de Chile (Sauria: Tropiduridae). *Gayana (Chile)* 54: 135-142.
- Lamborot M & M Vásquez (1998) A triploid lizard (*Liolaemus gravenhorsti*) from Chile. *Journal of Herpetology* 32: 617-620.
- Lamborot M, A Espinoza & E Álvarez-Sarret (1979) Karyotypic variation in Chilean lizards of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Experientia* 35: 593-594.
- Lamborot M, E Álvarez-Sarret, I Campos & A Espinoza (1981) Karyotypic characterization of three Chilean subspecies of *Liolaemus monticola*. *Journal of Heredity* 72: 328-334.
- Lamborot M, L Eaton & BA Carrasco (2003) The Aconcagua River as another barrier to *Liolaemus monticola* (Sauria: Iguanidae) chromosomal races of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 23-34.
- Lamborot M, ME Manzur & E Álvarez-Sarret (2006) Triploidy and mosaicism in *Liolaemus chiliensis* (Sauria: Tropiduridae). *Genome* 49: 445-453.
- Lobo F & S Quinteros (2005) A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia (Brasil)* 45: 143-177.
- Lowe C & Wright JW (1966) Evolution of the parthenogenetic species *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in western North America. *Journal of the Arizona Academy of Science* 4: 81-87.
- Macgregor HC (1993) An introduction to animal cytogenetics. Chapman and Hall, London. 238 pp.
- Matthey R (1949) Les chromosomes des vertébrés. Librairie de L'université, F Rouge. 356 pp.
- Morando M, LJ Ávila, CR Turner & JW Sites (2007) Molecular evidence for a species complex in the patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics & Evolution* 43: 952-973.
- Moreno R, J Navarro, P Iturra & A Veloso (1987) The karyotype of *Philodryas chamissonis* (Colubridae). Identification of the nucleolar organizer region (NOR) and sex chromosomes by banding methods. *Revista Brasileira de Genética* 3: 497-506.
- Morescalchi A (1973) Amphibia. En: Chiarelli AB & E Capanna (eds), *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*: 233-347. Academic Press Inc., USA.
- Navarro J (1986) Análisis cariotípico en especies del género *Liolaemus* (Squamata-Iguanidae): 134-135. Resumen X Congreso Latinoamericano de Zoología, Viña del Mar.

- Navarro J & H Núñez (1992) Acerca de la ausencia de poros prelocales en *Liolaemus cristiani*, nominación del alotipo y cariotipo de la especie. Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 328: 35-38.
- Navarro J & H Núñez (1993) *Liolaemus patriciaturrae* y *Liolaemus isabellae*, dos nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile. Aspectos biogeográficos y citotaxonómicos (Squamata, Tropicoduridae). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 44: 99-113.
- Navarro-Barón J, P Iturra & A Hernando (1990) Estudios cromosómicos de una población de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Iguanidae) de la Provincia de Corrientes, Argentina. Acta Zoológica Lillioana (Argentina) 41: 231-234.
- Navarro J, M Sallaberry, A Veloso & J Valencia (1981) Diversidad cromosómica en lagartos (Squamata - Sauria). I: Avances citotaxonómicos. Perspectiva de estudios evolutivos en Iguanidae. Medio Ambiente (Chile) 5: 28-38.
- Naviera H & A Fontdevila (1985) The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. IX. High frequencies of new chromosome rearrangements induced by introgressive hybridization. Chromosoma 91: 87-94.
- Northland I, J Capetillo, P Iturra & A Veloso (1987) Estudios morfológicos y cromosómicos en el género *Tropidurus* (Iguanidae) del norte de Chile. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile) 18: 115-122.
- Núñez H (2007) *Liolaemus frassinettii*, nueva especie de lagartija para los Altos de Cantillana, Región Metropolitana (Reptilia: Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 56: 81-87.
- Núñez H & MA Labra (1985) *Liolaemus curis*, a new lizard from the Los Andes range, Central Chile. Copeia 1985: 556-559.
- Núñez H & S Fox (1989) *Liolaemus puritamensis*, a new species of Iguanid lizard previously confused with *Liolaemus multiformis* (Squamata: Iguanidae). Copeia 1989: 456-460.
- Núñez H & A Veloso (2001) Distribución geográfica de las especies de lagartos de la Región de Antofagasta, Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 50: 109-120.
- Núñez H & J Navarro (1992) *Liolaemus rosenmanni*, una nueva especie chilena de lagartija relacionada al grupo "ruibali". Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 43: 55-62.
- Núñez H, J Navarro & J Loyola (1991) *Liolaemus maldonae* y *Liolaemus cristiani*, dos especies nuevas de lagartijas para Chile (Reptilia, Squamata). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 42: 79-88.
- Núñez H, J Navarro & A Veloso (2000) *Liolaemus foxi*, una nueva especie de lagarto para el norte de Chile (Squamata: Reptilia: Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 49: 117-130.
- Núñez H, JA Schulte & C Garín (2001) *Liolaemus josephorum*, nueva especie de lagartija para el norte de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 50: 91-107.
- Núñez H, J Navarro, C Garín, D Pincheira-Donoso & V Meriggio (2003) *Phrynosaura manueli* y *Phrynosaura torresi*, nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile (Squamata: Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 52: 67-88.
- Olmo E (2005) Rate of chromosome changes and speciation in reptiles. Genetica 125: 185-203.
- Olmo E, T Capriglione & G Odierna (2002) Different genomic evolutionary rates in the various reptile lineages. Gene 295: 317-321.

- Olmo E (1990) Cytogenetics of amphibians and reptiles. Birkhauser Verlag, Basel. 270 pp.
- Olmo E (1986) Reptilia. En: John B (ed), Animal cytogenetics Vol. 4 Chordata 3: 1-100. Berlin Gebrüder Borntraeger, Berlín, Alemania.
- Olmo E, G Odierna, T Capriglione (1993) The karyology of Mediterranean lacertid lizards. En: Valakos ED (ed), Lacertids of the Mediterranean region: 61-84. Hellenic Zoological Society, Athens.
- Pardue ML & JG Gall (1970) Chromosomal localization of mouse satellite DNA. Science 168: 1356-1358.
- Paull DE, EE Williams & WP Hall (1976) Lizard karyotypes from Galapagos Islands: Chromosomes in phylogeny and evolution. Breviora 441: 1-31.
- Pereyra EA (1991) Sistemática y relaciones evolutivas de las especies de *Phymaturus* Gravenhorst 1837 (Sauria, Liolaeminae). Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas. Mención Zoología. Universidad de Chile, Chile. 141 pp.
- Peters IA & R Donoso-Barros (1970) Catalogue of Neotropical Squamata: Part II. Lizards and amphibians. Bulletin of the United States National Museum 297: 170-195.
- Pincheira-Donoso D & Núñez H (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus*, Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae) Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional del Museo Nacional (Chile) 59: 1-486.
- Porter CA & JW Sites (1987) Evolution of *Sceloporus grammicus* complex (Sauria: Iguanidae) in central Mexico. II. Studies on rates of nondisjunction and the occurrence of spontaneous chromosomal mutations. Genetics 75: 131-144.
- Porter CA, MJ Hamilton, JW Sites & RJ Baker (1991) Location of ribosomal DNA in chromosomes of squamate reptiles: systematic and evolutionary implications. Herpetologica 47: 271-280.
- Porter CA, Haiduk MW & de Queiroz K (1994) Evolution and phylogenetic of ribosomal gene location in chromosomes of squamate reptiles. Copeia 1994: 302-313.
- Rieseberg LH (2001) Chromosomal rearrangements and speciation. Trends in Ecology & Evolution 16: 351-358.
- Sallaberry M, H Núñez & J Yáñez (1982) *Liolaemus hernani*, nueva especie de Iguanidae de la zona central de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 39: 93-99.
- Sessions SK (1996) Chromosomes: Molecular Cytogenetics. En: Hillis DM, C Moritz & BK Mable (eds), Molecular systematics: 121-168. Sunderland, Massachusetts.
- Sites JW (1983) Chromosome evolution in the iguanid lizard *Sceloporus grammicus*. I. Chromosome polymorphisms. Evolution 37: 38-53.
- Sites JW & C Moritz (1987) Chromosomal evolution and speciation revisited. Systematic Zoology 36: 153-174.
- Sites JW & KM Reed (1994) Chromosomal evolution, speciation, and systematic: Some relevant issues. Herpetologica 50: 237-249.
- Sites JW, DM Peccinini-Seale, C Moritz, JW Wright & WM Brown (1990) The evolutionary history of parthenogenetic *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria, Teiidae). 1. Evidence for a hybrid origin. Evolution 44: 906-921.
- Sumner AT (1972) A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. Experimental Cell Research 75: 304-306.

- Sufán-Catalán J & H Núñez (1993) Estudios autoecológicos en *Pristidactylus* cf. *valeriae* (Squamata, Polycridae) de Chile central. Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 44: 115-130.
- Thomas RA (1976) A revision of the South American Colubridae snakes genus *Philodryas* Wagler, 1830. Tesis de Doctorado. Texas A & M University, Texas, USA. 323 pp.
- Stebbins L (1971) Processes of organic evolution. Prentice-Hall, Englewood Cliff, New Jersey. 452 pp.
- Torres-Pérez F, M Lamborot, D Boric-Bargetto, CE Hernández, JC Ortiz & RE Palma (2007) Phylogeography of a mountain lizard species: a deep evolutionary divergence into the *Liolaemus monticola* complex (Sauria: Liolaemidae). Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research 45: 72-81.
- Valencia J, A Veloso & M Sallaberry (1979) Análisis biométrico y cromosómico en poblaciones de *Liolaemus nigroviridis* Müller y Hellmich (Squamata: Iguanidae). Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile) 12: 209-220.
- Vanzolini PE & EE Williams (1981) The vanishing refuge. A mechanism for ecogeographic speciation. Papeis Avulsas Zoologia (Brasil) 34: 251-255.
- Vásquez M, F Torres-Pérez, M Lamborot (2007) Genetic variation within and between four chromosomal races of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) in Chile. Herpetological Journal 17: 149-160.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución de anfibios y reptiles de Chile. Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturale Torino 6: 481-539.
- Veloso A, M Sallaberry, J Navarro, P Iturra, J Valencia, M Penna & N Díaz (1982) Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo Norte de Chile. En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds), El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile (Arica, lat 18° 28'S) Vol I: 135-268. Montevideo, Uruguay.
- Victoriano P, F Torres-Perez, JC Ortiz, LE Parra, I Northland & J Capetillo (2003) Variación aloenzimática y parentesco evolutivo en especies de *Microlophus* del grupo "*peruvianus*" (Squamata: Tropiduridae). Revista Chilena de Historia Natural 76: 65-78
- White MJD (1978) Modes of speciation. WH Freeman and Co, San Francisco. 455 pp.
- Yáñez J & H Núñez (1983) *Liolaemus fabiani*, a new species of lizard from northern Chile. Copeia 1983: 788-790.



Biogeografía de anfibios y reptiles



Pleurodema thaul, foto Mariana Acuña Retamar.

Marcela A. Vidal

El conocimiento detallado de la distribución de la diversidad biológica permite determinar áreas naturales que concentran un alto número de taxa, endémicos o no, que pueden reflejar la historia evolutiva de la diversidad y sus relaciones con biotas ancestrales. Este conocimiento integrado se conoce como biogeografía. Es así que uno de los objetivos de la biogeografía es entender los patrones espaciales, tanto presentes como pasados de la biodiversidad. Los patrones de distribución de los anfibios y reptiles presentes en Chile, han sido tradicionalmente analizados a través del uso de áreas bioclimáticas o regiones/provincias propuestas previamente por otros autores, pero pocos estudios se han enfocado en un análisis basado en la distribución de la fauna *per se*. En este capítulo se compendian algunos de los aspectos conceptuales de la biogeografía, y se muestran los patrones de distribución de los herpetozoos de Chile a nivel latitudinal y sus potenciales explicaciones biogeográficas. Por medio del análisis de la distribución de esta fauna, se indican las áreas que concentran mayor diversidad y endemismo de herpetozoos, las cuales podrían constituir áreas prioritarias de conservación.



ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Conceptos generales de la biogeografía	197
Composición de la herpetofauna	199
Riqueza de especies y gradiente latitudinal	201
Endemismo	205
<i>Hot-Spot</i> de endemismo	209
Áreas biogeográficas para la herpetofauna	210
Factores que han influenciado la distribución de la herpetofauna	217
Comentarios finales y proyecciones	220
Agradecimientos	221
Literatura citada	221
Apéndice 8.1	228



MARCELA A. VIDAL

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Conceptos generales de la biogeografía

La biogeografía es la ciencia que trata de documentar o entender los patrones espaciales de la biodiversidad tanto presentes como pasados (Cardoso da Silva & Oren 1996, Brown & Lomolino 1998), mediante la descripción de tales patrones y el análisis de sus causas. El desarrollo de esta rama científica ha permitido dar explicaciones a muchas preguntas tales como: *i*) ¿por qué las especies o grupos taxonómicos (e.g., géneros, familias, órdenes) están confinados a su actual rango de distribución (García-Barros et al. 2002, Teneb et al. 2004)?; *ii*) ¿qué hace que una especie viva en determinado lugar, y qué impide que colonice otras áreas (Green et al. 2002)?; *iii*) ¿cuál es el rol del clima, la topografía y la interacción con otros organismos, en limitar la distribución de las especies (Losos & Glor 2003)?; *iv*) ¿cómo los eventos históricos (e.g., deriva continental, glaciaciones pleistocénicas, cambio climático) han dado forma a la actual distribución de las especies (Brown & Lomolino 1998, Hughes et al. 2002, Pizarro-Araya & Jerez 2004)?

En esencia, la biogeografía investiga las relaciones entre patrones (distribuciones no-aleatorias y de organización repetitiva) y procesos (causalidad de un patrón) que determinan las distribuciones geográficas de los organismos (Brown & Lomolino 1998). Si bien la biogeografía intenta sintetizar estos patrones y procesos desde diferentes perspectivas de estudio (e.g., biogeografía descriptiva, ecológica, histórica, paleoecológica), el énfasis de cada una de ellas



Altiplano Chileno. Esta y las restantes fotos del capítulo intentan ilustrar el alto contraste de ambientes en los cuales es posible encontrar herpetozoos en Chile. Foto Christoph Heibl.

está en constante discusión (Morrone & Espinosa 1998, Luna et al. 2000). Convencionalmente, estos enfoques han sido clasificados en biogeografía ecológica y biogeografía histórica, analizando la primera los patrones a escalas espaciales y temporales pequeñas (e.g., mensuales, estacionales), mientras que la segunda lo hace a escalas espaciales y temporales mayores (e.g., decadales, centenales, milenales) (Morrone et al. 1996). A pesar de que esta dicotomía es ampliamente aceptada, se ha discutido la necesidad de conjugar a ecólogos y biogeógrafos en una misma disciplina (ecobiogeógrafos) (Wiens & Donoghue 2004).

A su vez, dentro de la biogeografía histórica ha habido controversias. Según Nelson (1969), “el problema de la biogeografía histórica” era la falta de métodos para descubrir patrones de asociación entre organismos y su distribución geográfica, así como la ausencia de una explicación general a estos patrones. Este autor concluyó que los elementos claves que podrían resolver “el problema” es la combinación de información de la sistemática filogenética y la historia de la tierra. Cerca de 40 años después, la biogeografía histórica se ha dividido en al menos dos líneas o programas de investigación. Estos programas difieren fundamentalmente en sus visiones acerca de cómo deben ser consideradas y analizadas las características de la distribución de la biota (McLennan & Brooks 2002), las cuales tienen que ver con reconocer las aproximaciones como inductivo/verificacionista o como hipotético-deductivo/falsacionista (Brooks et al. 2001). El primer programa, generalmente conocido como biogeografía vicariante o biogeografía cladística (e.g., Nelson & Rosen 1980), se basa en el supuesto de que la especiación vicariante es la más recurrente y que existiría una conexión entre las relaciones filogenéticas de las especies y la historia geológica. El segundo programa en cambio, originado desde la propuesta de Wiley (1981), usa relaciones filogenéticas entre las especies y sus distribuciones geográficas para descubrir la contribución de los diferentes modos de especiación.



Liolaemus escarchadosi, foto Christoph Heibl.

A pesar de estas discusiones, el objetivo último del estudio de la biota, visto desde la perspectiva evolutiva (ver Morrone 2007) e independiente del enfoque utilizado, es conocer el pasado, presente y las proyecciones de la biota, así como promover estrategias destinadas a la conservación de áreas de acuerdo a las especies que contienen (Myers 1988, Álvarez & Morrone 2004). De hecho, en los últimos años la biogeografía ha comenzado a tener un papel preponderante en aspectos de conservación biológica (ver Tognelli et al. 2008 para el caso de vertebrados presentes en Chile), pues como se verá más adelante, estos estudios permiten la identificación de áreas de alta diversidad o de alto endemismo que podrían ser prioritarias a la hora de comenzar programas de conservación.

Composición de la herpetofauna

El inventario de la herpetofauna de Chile ha sido fluctuante debido a la inestabilidad taxonómica de sus especies, especialmente en el grupo de los reptiles (Donoso-Barros 1966, Veloso & Navarro 1988, Núñez & Jaksic 1992, Pincheira-Donoso & Núñez 2005). En este contexto, la distribución geográfica de muchas especies ha sido poco esclarecida, debido entre otros factores, a que existen especies que sólo se conocen en sus localidades tipo (Formas 1995) y a una falta de muestreo en algunas zonas (Méndez et al. 2005), lo que podría afectar el conocimiento que se tiene acerca del rango total de distribución de muchas especies. Sin embargo, las colecciones herpetológicas en el país (e.g., Núñez 1992) y las publicaciones obtenidas a partir de ellas, han permitido incrementar el conocimiento acerca de los rangos de distribución de muchas especies (e.g., Sepúlveda et al. 2006, Correa et al. 2007).

En Chile se reconocen actualmente 170 especies de herpetozoos continentales (se excluyen las especies de tortugas marinas, las especies insulares y las introducidas, ver Apéndice 8.1), de las cuales 57 de ellas son anfibios, adscritos a 12 géneros y tres familias (Tabla 8.1). Sin embargo, según la clasificación propuesta por Frost et al. (2006) se reconocerían 56 especies, adscritas a 13 géneros y cinco familias. Para los reptiles en cambio, se contabilizan 113 especies, adscritas a 10 géneros y cinco familias (ver Capítulos 4 y 9 para una comparación). En relación a su distribución geográfica, los géneros de ambos grupos de herpetozoos muestran una distribución opuesta. Si se considera la distribución de cada especie en franjas de 1° de latitud, se observa que los anfibios se encuentran principalmente en la zona centro-sur de Chile (diez y nueve géneros, respectivamente), a excepción de *Telmatobius* que es el único género representado exclusivamente en la zona norte de Chile (Figura 8.1).

Por otra parte, los géneros *Bufo* y *Pleurodema* son los que presentan las distribuciones geográficas más amplias, abarcando desde los 18°S hasta los 49°S, mientras que unos pocos géneros muestran distribución restringida como *Atelognathus* o *Insuetophrynus*, abarcando seis grados y un grado de latitud, respectivamente. Es interesante destacar que tanto *Atelognathus* (que cuenta con unas pocas especies) como *Insuetophrynus* (género monotípico, es decir con una sola especie)

presentan rangos de distribución restringidos, mientras que otros géneros como *Caudiverbera* e *Hylorina*, que también son monotípicos, muestran una distribución geográfica muy amplia, con 13° y 10° de latitud, respectivamente (Figura 8.1). Probablemente, este amplio rango de distribución actual se deba al origen de estos géneros en la región (Duellman 1979).

Para los reptiles en cambio, la distribución de los géneros es más amplia y con una tendencia a concentrarse en el norte y centro de Chile con siete y ocho géneros, respectivamente (Figura 8.2). El género más ampliamente distribuido corresponde a *Liolaemus* que abarca todo Chile, desde los 18°S hasta los 54°S, mientras que los géneros restantes, presentan una distribución intermedia que abarca entre 26° y 10° de latitud, a excepción de *Microlophus*, *Phymaturus* y *Phyllodactylus* que sólo abarcan 7° de latitud. Es interesante destacar que, al comparar la diversidad de ambos grupos de herpetozoos, los anfibios tienen mayor diversidad de géneros que los reptiles (12 y 10 respectivamente). Más aún, es posible encontrar hasta diez géneros de anfibios con superposición de sus rangos distribucionales mientras que en los reptiles la máxima superposición es de ocho géneros (Figuras 8.1 y 8.2). Esta situación hace suponer que al menos para los reptiles, unos pocos géneros (e.g., *Liolaemus*, *Tachymenis*) han sido capaces de utilizar una mayor variedad de ambientes, logrando con ello una mayor diversificación y amplitud de rango geográfico. En este último punto, es interesante destacar que la amplitud geográfica que presenta el género *Liolaemus* se debe fundamentalmente al importante número de especies descritas en el territorio de Chile, a pesar de que existen varias especies con amplios rangos de distribución. Sin embargo, el caso de *Tachymenis* es diferente, debido a que corresponde a prácticamente una especie que muestra amplio rango de distribución. Esto implica que *Tachymenis* podría ser mucho más plástica que otros géneros de reptiles.

TABLA 8.1

Número de géneros y especies por cada familia de anfibios y reptiles presentes en Chile. Sólo se han considerado los géneros y especies presentes en Chile continental. La familia Pipidae representada por la especie *Xenopus laevis* no se ha considerado por ser ésta una especie introducida (ver Capítulo 4).

Familias	Número de géneros	Número de especies
Anfibios		
Bufo	1	6
Leptodactylidae	10	49
Rhinodermatidae	1	2
Total	12	57
Reptiles		
Teiidae	1	1
Leiosauridae	2	8
Tropiduridae	3	95
Gekkonidae	2	3
Colubridae	2	6
Total	10	113

Riqueza de especies y gradiente latitudinal

El estudio de los patrones de variación de la riqueza de especies es uno de los tópicos que ha recibido mayor atención en Chile, dada la heterogeneidad bioclimática del país (di Castri 1968). De hecho, la distribución de la herpetofauna de Chile muestra una marcada variación latitudinal, la que muestra una mayor riqueza de especies en el centro del país (Figura 8.3A), patrón previamente indicado para anfibios y reptiles por Formas (1979) y Valencia & Veloso (1981), respectivamente. Como se indica en la Figura 8.3A, los valores más altos de riqueza están concentrados entre los 31° y los 42°S, que corresponde a la región mediterránea

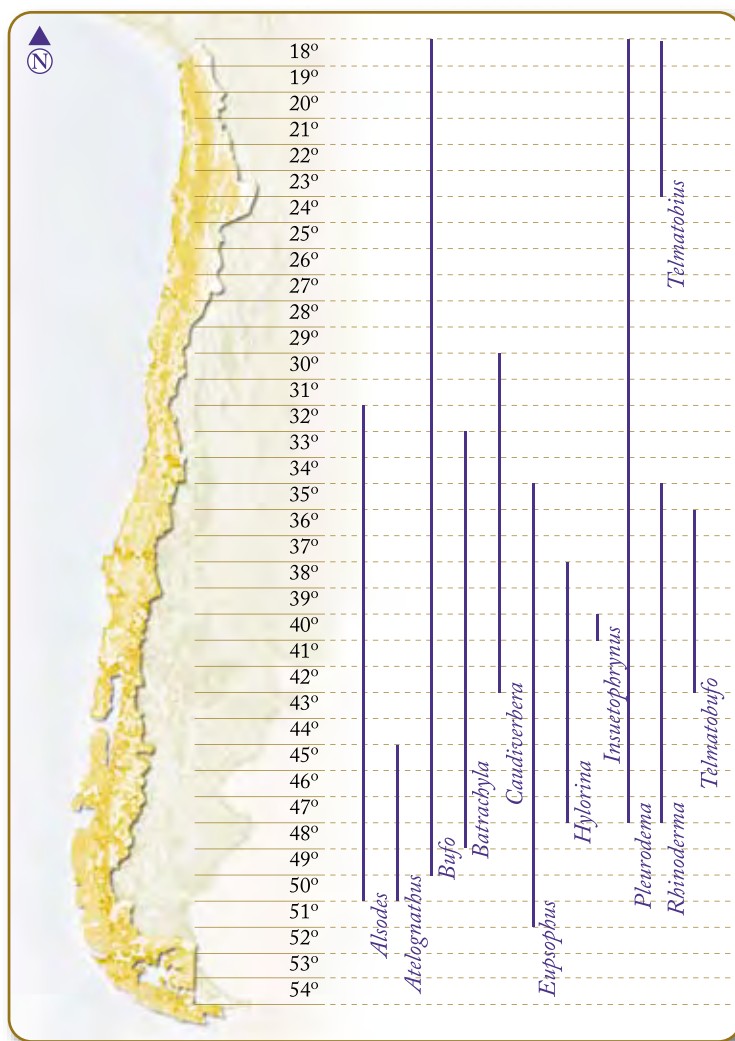


Figura 8.1. Distribución geográfica cada un grado de latitud de los géneros de anfibios presentes en Chile.

(di Castri 1968), donde las condiciones bioclimáticas varían desde per-áridas por el norte, a per-húmedas y oceánicas con influencia mediterránea por el sur (di Castri 1968, di Castri & Hajek 1976), lo que permitiría la coexistencia de anfibios y reptiles.

En los anfibios, la mayor riqueza de especies está concentrada entre los 38° y 48° S (Figura 8.3B), en la zona correspondiente a la fracción sur de la región mediterránea y a la región oceánica, donde en general se registra alta humedad (promedio anual entre 84% - 93%), existiendo un aumento gradual de las precipitaciones hacia el sur (hasta 8000 mm anuales) (di Castri 1968). Estas condiciones son fundamentales para la existencia de anfibios, dada la dependencia que estos tienen por el agua, entre otros, para su reproducción (Cei 1962,

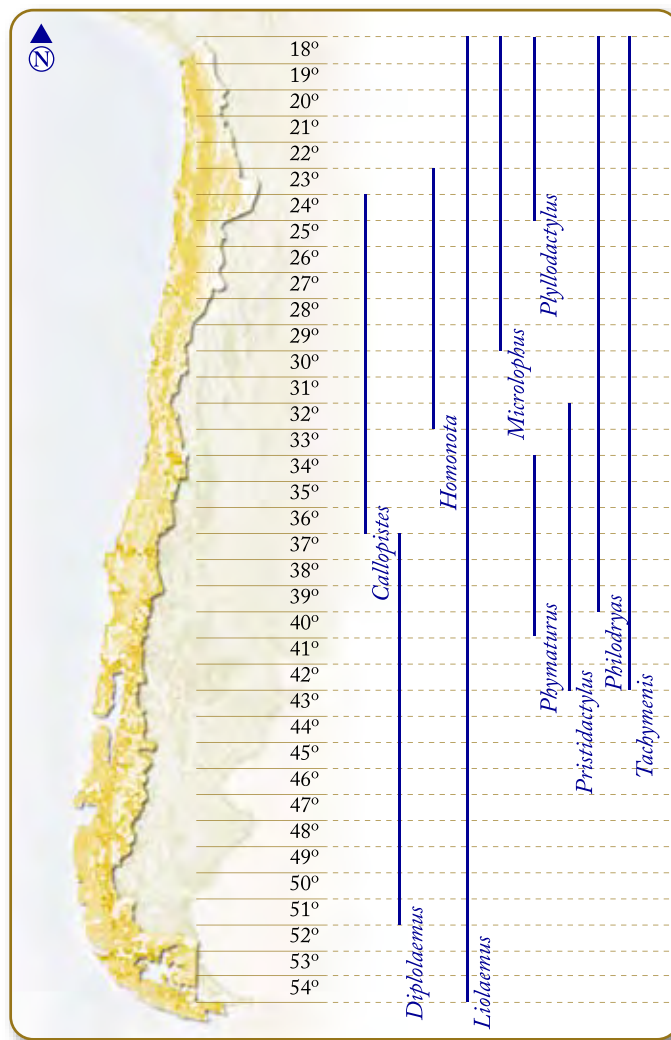


Figura 8.2. Distribución geográfica cada un grado de latitud de los géneros de reptiles presentes en Chile.

Capítulos 3 y 12). Para los reptiles en cambio (Figura 8.3C), existe una mayor riqueza de especies de norte a sur entre los 18° a los 37°S, donde se observa un predominio de clima desértico y mediterráneo (ver Mann 1964, Peña 1966, Artigas 1975). Estas áreas se caracterizan por una alta aridez (promedios anuales: 16°C de temperatura, 50-63% humedad, 0-10 mm de precipitación), la cual va decayendo hacia el sur hasta llegar a climas más húmedos y lluviosos en las cercanías de Concepción (promedios anuales: 13°C de temperatura, 80% humedad, 1300 mm de precipitación). Dada la mayor independencia que presentan los reptiles en relación al agua y contrariamente, su mayor dependencia a la radiación solar (Labra & Vidal 2003), estas zonas permiten la mayor colonización de hábitats por parte de los reptiles. Consistentemente, a macroescala es posible plantear que la distribución de los reptiles hacia el sur puede verse limitada, no solo por factores hídricos como una alta humedad y precipitaciones, sino por restricciones de tipo térmicas (aproximadamente 7°C de temperatura promedio anual) (di Castri 1968).

Es importante destacar que el reconocimiento de patrones de riqueza para la herpetofauna de Chile está directamente afectado por un muestreo desequilibrado. De hecho, la intensidad de muestreo ha estado centrada por mucho tiempo en la zona central, por lo que el rango geográfico de muchas especies aún esta siendo modificado (e.g., Díaz-Páez & Williams 2001, Moreno et al. 2001, Sepúlveda et al. 2006, Correa et al. 2007). Así mismo, la descripción de nuevas especies así como los reordenamientos taxonómicos, tienen directa incidencia sobre la riqueza de un área como ocurre actualmente en el sector cordillerano entre los 21° y 22° donde se han descrito varias nuevas especies debido a un aumento de la intensidad de muestreo (ver Núñez & Veloso 2001, Pincheira-Donoso & Núñez 2005).



Diplolaemus sexcinctus, foto Christoph Heibl.

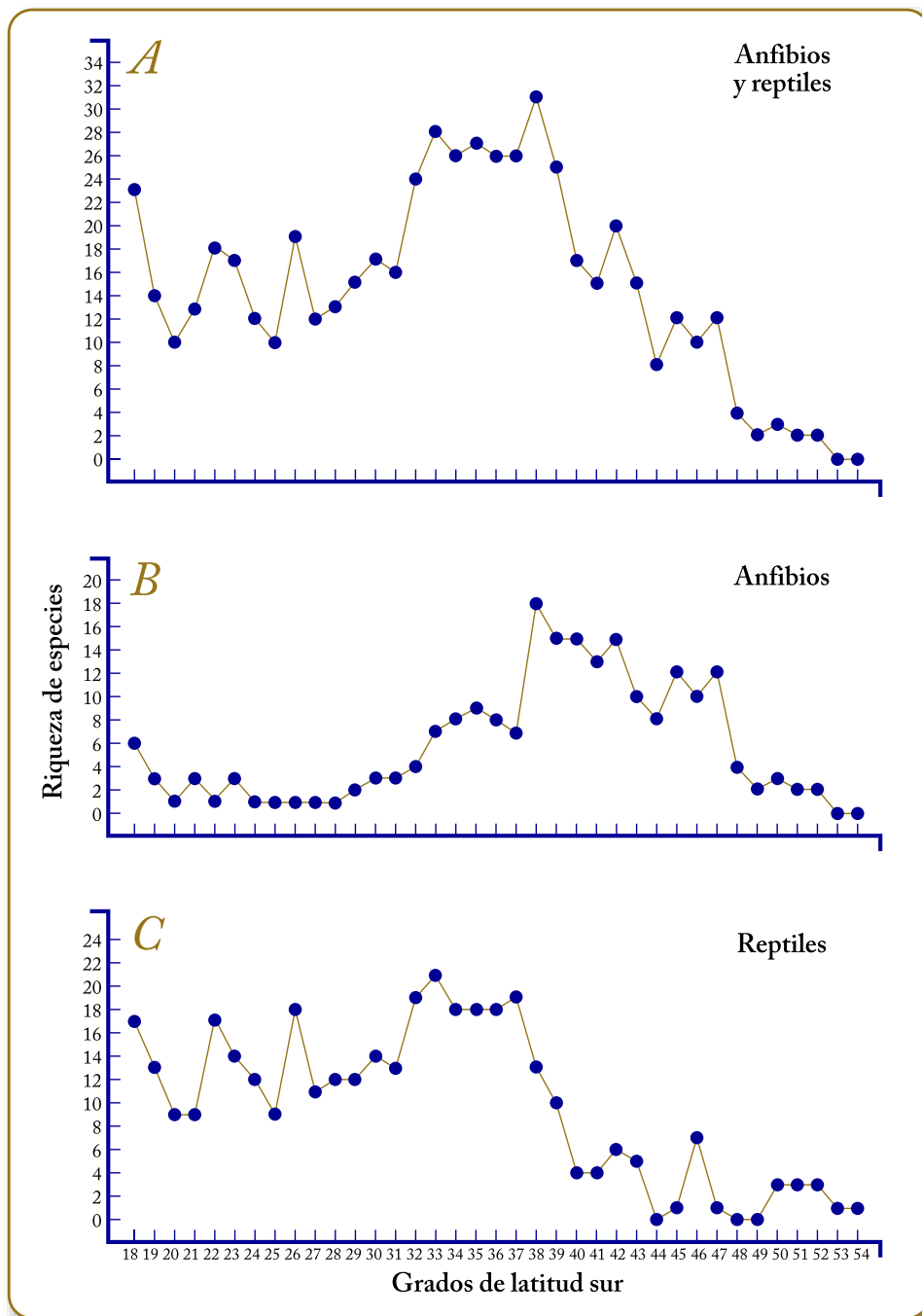


Figura 8.3. Riqueza de especies de anfibios y reptiles cada 1° de latitud en Chile. A- Total herpetozoos (anfibios y reptiles). B- Anfibios. C- Reptiles. Nótese que la mayor riqueza de anfibios se encuentra en la zona centro-sur del país, mientras que la de los reptiles se encuentra en la zona centro-norte.

Endemismo

El concepto de endemismo ha sido utilizado para describir la tendencia de algunas plantas y animales a restringir su presencia a un área determinada, la que es modulada por factores ambientales e históricos (Linder 1995, Kerr 1997). El endemismo de una especie o alguna categoría taxonómica (e.g., familia, género) puede ser evaluada a diferentes escalas geográficas (e.g., cordillera, cuenca hidrográfica, isla, país, continente; Morrone 1994), donde normalmente, las áreas ricas en especies endémicas son consideradas áreas relevantes al momento de determinar sitios de conservación (*sensu* Williams et al. 1991, Myers 1988, 1990, Kerr 1997, Myers et al. 2000). En un sentido amplio, el endemismo de una especie es el resultado de la combinación de su evolución y aislamiento geográfico, es decir, cuanto más tiempo lleva un área aislada de otras similares, tanto mayor es la proporción de especies endémicas que se pueden encontrar (Hausdorf 2002). Además, el área de distribución geográfica de las especies suele cambiar a lo largo del tiempo, entre otros, por la interacción entre especies, la vagilidad, la disponibilidad de sitios de reproducción o la disponibilidad de recursos (Schluter 2000, Crespi et al. 2003), de manera que los endemismos no son fijos (Ronquist 1994).

En Chile, se ha descrito un alto número de especies de anfibios y reptiles endémicos (Formas 1995, Díaz-Páez & Ortiz 2003, Ortiz & Díaz-Páez 2006), el cual ha sido interpretado como el resultado de un proceso de diversificación desarrollado *in situ* (Torres-Mura 1994, Schulte et al. 2000), debido a la existencia de barreras naturales: Océano Pacífico por el oeste,



Laguna altiplánica de Ascotan, foto Antonieta Labra Lillo.

cordillera de los Andes por el este, desierto por el norte y condiciones climáticas extremas por el sur (Torres-Mura 1994, Díaz-Páez et al. 2002). De hecho, Formas (1979) y Ortiz & Díaz-Páez (2006) indican que el 67% y 60,7% de los anfibios respectivamente, son endémicos para Chile, mientras que Veloso et al. (1995) indican que el 50% de los reptiles son endémicos. Es relevante destacar que estos estudios no han evaluado de manera explícita el concepto de endemismo, como por ejemplo, incorporar el rango geográfico o corregir por el efecto del déficit de muestreo en muchas especies (Méndez et al. 2005). Si bien existe cierto consenso respecto del endemismo de algunas especies, Formas (1995) indicó que el 23% de los anfibios descritos como especies nuevas son conocidos sólo para la localidad tipo, lo que podría explicar los altos niveles de endemismo encontrados en este grupo, siendo esperable que ocurra lo mismo con los reptiles.

Dada la labilidad del concepto de endemismo, si se considera por ejemplo que una especie es endémica cuando está presente únicamente en un grado de latitud a lo largo de Chile (ver Apéndice 8.1), el 55,4% de los anfibios (31 especies de 56, Figura 8.4) y 47,8% de los reptiles (54 especies de 113, Figura 8.5) serían endémicos. Sin embargo, cuando los datos de distribución de la herpetofauna chilena son analizados en una escala espacial mayor (e.g., Sudamérica), el endemismo no es tan evidente porque el rango de distribución de las especies puede ser sólo una extensión de un rango más amplio en otros países. De hecho, en el norte de Chile, existen varias especies compartidas con países como Perú y Bolivia (e.g., especie de *Telmatobius*, *Bufo*, *Liolaemus* y *Microlophus*, Carrillo de Espinoza & Icochea 1995). Se ha descrito que esta zona correspondería a un ensamble



Eupsophus nahuelbutensis, foto Andrés Charrier.

de fauna transicional que habría surgido como resultado de cambios histórico-ecológicos que permitieron una mezcla de diferentes componentes bióticos en esta zona (Cadle & Patton 1988, Morrone 2004a) y que habría facilitado la formación de endemismos en la zona (Squeo et al. 1993, Veloso & Nuñez 1998, Cavieres et al. 2002). De hecho, Díaz-Gómez (2007) indica la existencia de al menos cuatro áreas de endemismo del género *Liolaemus* sólo en la puna argentina, lo que corrobora la particularidad de esta área. De la misma manera, las especies de anfibios y reptiles del centro-sur de Chile (Figura 8.3), corresponden a una mezcla de especies (Donoso-Barros 1966, Cei 1962, 1986, 1993,

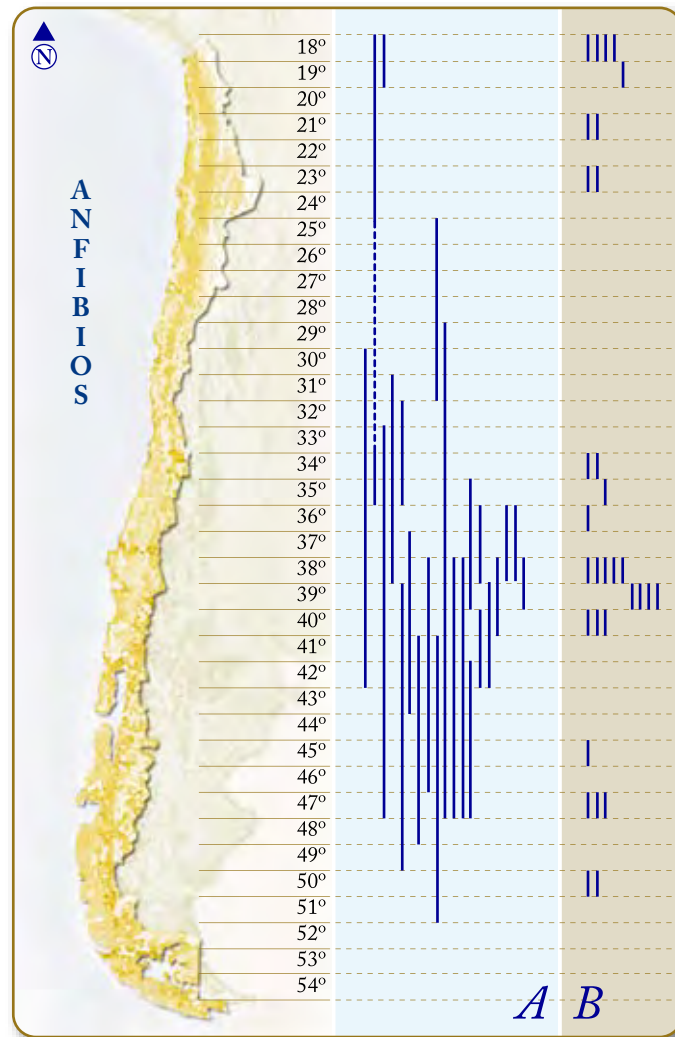


Figura 8.4. Distribución geográfica de anfibios: A- con amplia distribución y B- de distribución restringida en Chile, cada un grado de latitud. Cada línea representa una especie. La especie con línea punteada tiene una distribución disjunta por lo que se ha supuesto con distribución continua.

Valencia & Veloso 1981, Veloso & Navarro 1988, Nuñez & Jaksic 1992), producto de la dispersión cis-transandina (e.g., especies de *Eupsophus* y *Liolaemus*, Schulte et al. 2000) debida, entre otros factores, a que la cordillera de los Andes disminuye su altitud hacia el sur.

En esta sección se ha considerado una especie como endémica cuando está restringida a un grado de latitud en Chile. Esta propuesta arbitraria es también conflictiva. Como se muestra en la Figura 8.6, la especie A presenta su rango de distribución dentro de un grado de latitud por lo que es considerada como una especie endémica. Sin embargo, la especie

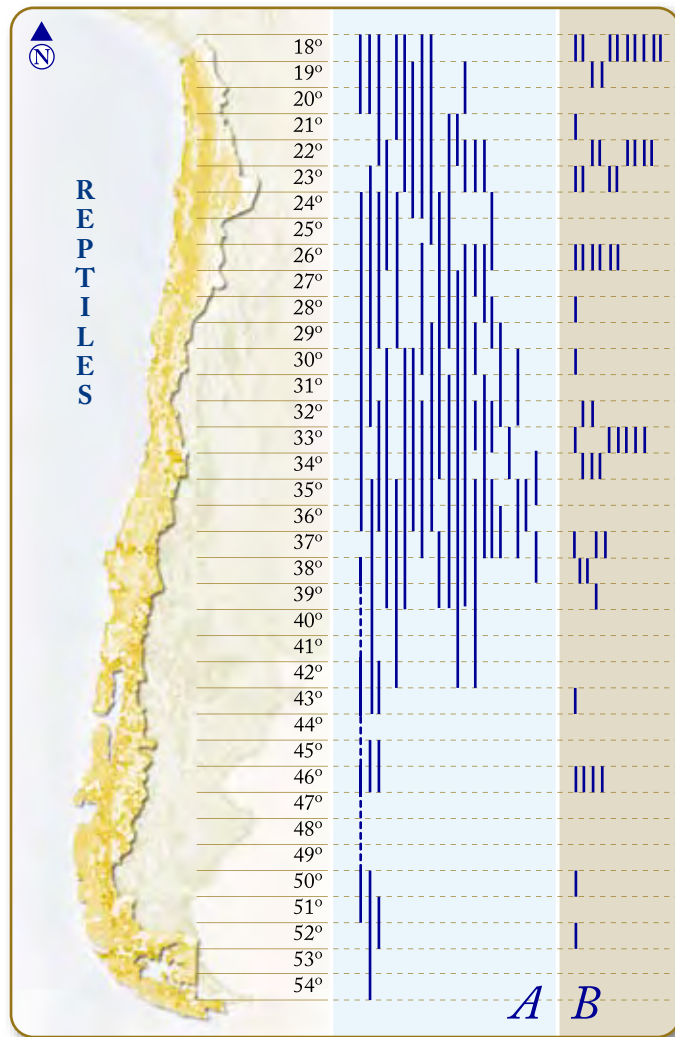


Figura 8.5. Distribución geográfica de reptiles: A- con amplia distribución y B- de distribución restringida en Chile, cada un grado de latitud. Cada línea representa a una especie. Las especies con línea punteada tienen una distribución disjunta, por lo que se ha supuesto con distribución continua.

B muestra un rango de distribución aún más localizada que la especie A, pero ésta presenta una distribución compartida en dos bandas de latitud, por lo que bajo la definición anterior no correspondería a una especie endémica. Por esta razón, es que el concepto de endemismo debe ser evaluado en futuros estudios, los cuales debieran considerar éstos y otros aspectos.

Hot-Spot de endemismo

Si bien se ha descrito que los factores causales de los patrones de distribución de la riqueza de especies están asociados a las condiciones ambientales actuales (Gaston 2000, Allen et al. 2002, Morrone 2004b), los patrones de endemismo son comúnmente asociados a procesos históricos (Morrone & Crisci 1995, Brown & Lomolino 1998). Las especies endémicas pueden corresponder a taxa nuevos que no han tenido el tiempo suficiente para moverse hacia otras áreas, o corresponder a formas ancestrales que antiguamente ocupaban grandes extensiones, pero que actualmente se encuentran restringidas a pequeñas áreas, debido a cambios en su rango de distribución (Brown & Lomolino 1998). De esta manera, un área que concentra muchas especies endémicas (o *hot-spot* de endemismo), podría corresponder realmente a una zona que ha acumulado “novedades evolutivas”, las que a su vez, permiten la aparición de una gran proporción de nuevas formas genéticas y taxonómicas (Tribsch 2004). Por ejemplo, la especie de Chile central, *Pristidactylus volcanensis* se habría diferenciado de las otras especies de *Pristidactylus* debido a su aislamiento en la localidad de El Volcán en el cajón del Maipo (Lamborot & Díaz 1987).

Por otro lado, en algunos casos (i.e., lugares con contracción del rango de distribución), los patrones de endemismo pueden corresponder a formas ‘paleoendémicas’ (Kirejtshuk 2003, Tribsch & Schönswetter 2003). Sin embargo, en la práctica, se ha señalado que las pruebas directas de los procesos causales del paleoendemismo son raras, debido al pobre

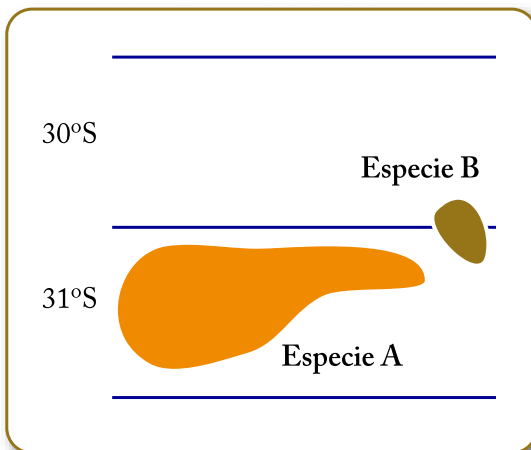


Figura 8.6. Representación del área de distribución de una especie de rango amplio que cae dentro de un 1° de latitud (Especie A) y una especie de distribución restringida (Especie B) cuya distribución es compartida en 2° de latitud.

registro fósil y/o a la falta de información de la composición genética de la biota (Moreno et al. 2006). Nótese que el término *hot-spot* fue usado por Prendergast et al. (1993) y Gaston & Williams (1996) para referirse a áreas de extrema riqueza taxonómica. Sin embargo, este término fue acuñado originalmente por Myers (1988, 1990) para referirse a áreas donde existen altos niveles de riqueza y endemismo, que coinciden con áreas de alta intervención antrópica.

A pesar de que en Chile se han definido áreas con alto endemismo (e.g., cordillera de la Costa, Méndez et al. 2005, Smith-Ramírez 2004; región de Antofagasta, Veloso & Núñez 1998), no se han propuestos *hot-spots* de endemismo propiamente dichos, lo cual podría ser evaluado a través del análisis de la distribución de la herpetofauna. Por ejemplo, si se considerara que una especie de anfibio es endémica cuando está restringida a 1° de latitud en Chile (Apéndice 8.1), se podría reconocer como *hot-spot* de endemismo el área correspondiente a la banda latitudinal de los 18°S (1° de latitud), que presenta cuatro especies endémicas y a las bandas de los 38°S y 39°S con cinco y cuatro especies endémicas respectivamente (Figura 8.4). Para los reptiles en cambio, se podría reconocer como *hot-spot* la banda de los 18°S con nueve especies endémicas, y las bandas de los 22°S, 26°S y 33°S con seis especies endémicas cada una (Figura 8.5). Si bien estas áreas podrían ser consideradas como *hot-spots* para la herpetofauna, se hace necesario un análisis exhaustivo que pueda generar propuestas robustas que favorezcan, entre otras, futuras estrategias de conservación en Chile.

Áreas biogeográficas para la herpetofauna

Una de las principales preguntas en la biogeografía histórica es cómo delimitar las áreas de mayor riqueza o endemismo intra-continental (Nelson & Platnick 1981, Humphries & Parenti 1986, Cardoso da Silva & Oren 1996). Esta pregunta es generalmente analizada por medio de la superposición de los mapas de distribución de los taxa, lo que permite detectar áreas con alta concentración de rangos sobrepuestos (Haffer 1978, Cracraft 1985). Sin embargo, se han descrito dificultades metodológicas cuando se analiza un gran número de especies (Morrone 1994, Cardoso da Silva & Oren 1996). Además es un procedimiento en cierta forma subjetivo, dado que no hay un criterio definido para analizar las incongruencias (Linder 2001). Estudios de este tipo se han llevado a cabo tanto en plantas como en animales (e.g., Heyer 1988, Benkendorff & Davis 2002, Cavieres et al. 2002, Cerrillo et al. 2002, García-Barros et al. 2002, Ponce et al. 2002, Aguilar-Aguilar et al. 2003, Teneb et al. 2004), permitiendo la visualización de patrones de distribución de muchas especies, los cuales son luego contrastados con la historia geomorfológica y bioclimática del área en estudio (Brown & Lomolino 1998).

Muchas aproximaciones biogeográficas han mostrado resultados incongruentes dependiendo del método y del área utilizada (Morrone & Crisci 1995, García-Barros

et al. 2002, Morrone & Escalante 2002), quedando claro que los resultados pueden ser mejorados por el uso de una unidad bien definida o estándar que represente partes independientes de la historia biogeográfica (Peterson & Watson 1998). Uno de los métodos más usados actualmente es el Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE; PAE en inglés), el cual permite evaluar las relaciones jerárquicas del endemismo entre diferentes áreas e identificar aquellas áreas que concentran un alto endemismo (Morrone 1994). Este análisis es análogo al método cladístico utilizado en el análisis filogenético, en donde, en este caso esta metodología clasifica áreas (análogas a taxa) de acuerdo a sus taxa compartidos (análogos a caracteres) (ver Rosen 1988). Según el método de Morrone (1994), los datos utilizados en el APE consisten en matrices de cuadrículas por taxa, en donde los cladogramas resultantes representan áreas anidadas (Morrone & Crisci 1995, Morrone & Escalante 2002), mientras que las ramas terminales del cladograma representa una simple cuadrícula (Morrone 1994). En APE todos los caracteres (= taxa) tienen igual peso y se utiliza un área hipotética codificada con ceros para enraizar el árbol (ver Rosen & Smith 1988, Morrone 1994). En Chile este tipo de análisis no ha sido implementado para herpetozoos, aún cuando una aproximación fenética fue propuesta por Veloso & Navarro (1988), donde agruparon las áreas bioclimáticas propuestas por di Castri (1968) de acuerdo a su similitud herpetofaunística.

Como un intento de generar una propuesta de áreas de endemismo, se muestra a continuación un APE de una matriz de cuadrículas (bandas latitudinales cada 1°) por especies (ver Apéndice 8.1 con los datos traslocados). El APE muestra un alto grado de diferenciación en dos áreas (Figura 8.7): un área norte que va desde los 18° a los 37°S y un área sur que va desde los 38° a los 54°S. Esto podría deberse fundamentalmente a que anfibios y reptiles muestran distribución desigual de norte a sur (ver Figura 8.3).



Liolaemus atacamensis, foto Pablo Espejo.

Sin embargo, al considerar cada grupo separadamente, las topologías cambian mostrando áreas de endemismo desiguales para anfibios (Figura 8.8) y reptiles (Figura 8.9). Para el caso de los anfibios, es posible encontrar tres áreas las cuales abarcan entre 7° y 17° de extensión en latitud. Cada una de estas zonas se caracteriza por la presencia de especies únicas (autapoespecies) y compartidas (sinapoespecies) que las definen (listadas en la Tabla 8.2), las cuales son descritas a continuación.

Área norte: Va desde los 18°S (Arica) a los 24°S (sur de Antofagasta). Esta zona muestra una alta aridez y escasa vegetación, encontrándose solo vegetación permanente en las cercanías de los ríos y del mar (Cabrera & Willink 1973). En esta área destaca la presencia de especies de los géneros *Bufo*, *Pleurodema* y *Telmatobius* (Tabla 8.2). Es interesante destacar que en términos de especies de anfibios, existe aquí un mayor número de especies exclusivas, fundamentalmente del género *Telmatobius* (Figura 8.4, Apéndice 8.1) descritas para sectores

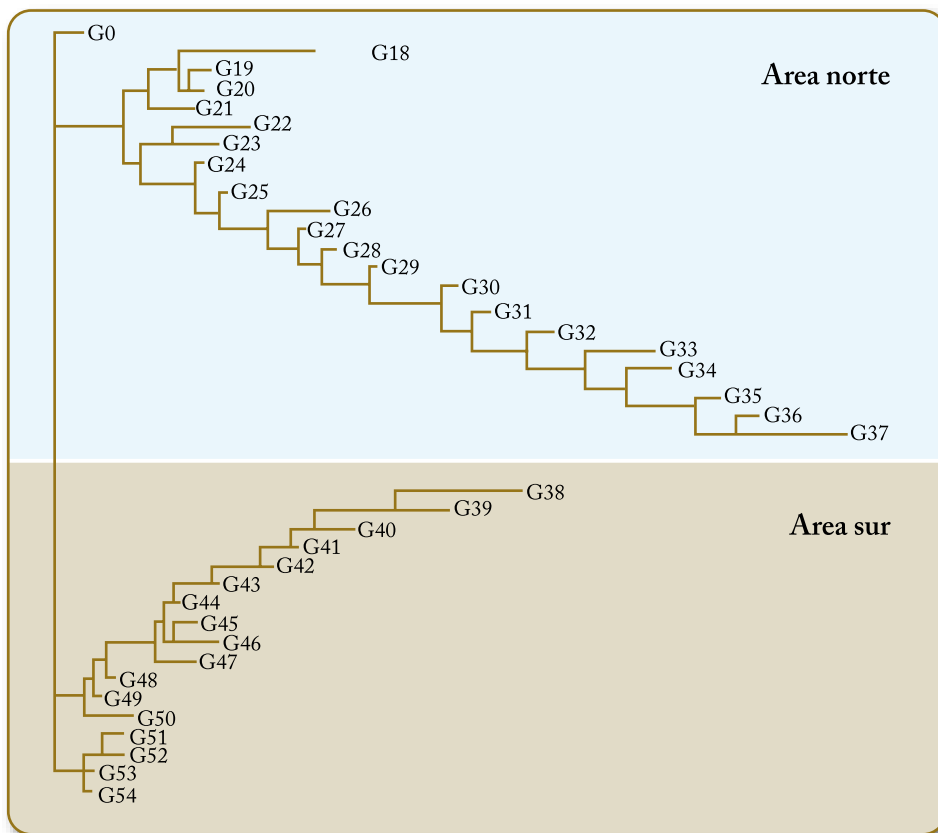


Figura 8.7. Cladograma de áreas obtenido por Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE) para anfibios y reptiles agrupados. IC = 0,68, IR = 0,80, ICR = 0,54, 168 árboles igualmente parsimoniosos de 251 pasos. Este árbol corresponde al consenso por regla de mayoría al 60%. G= grado de latitud y el número asociado indica la latitud.

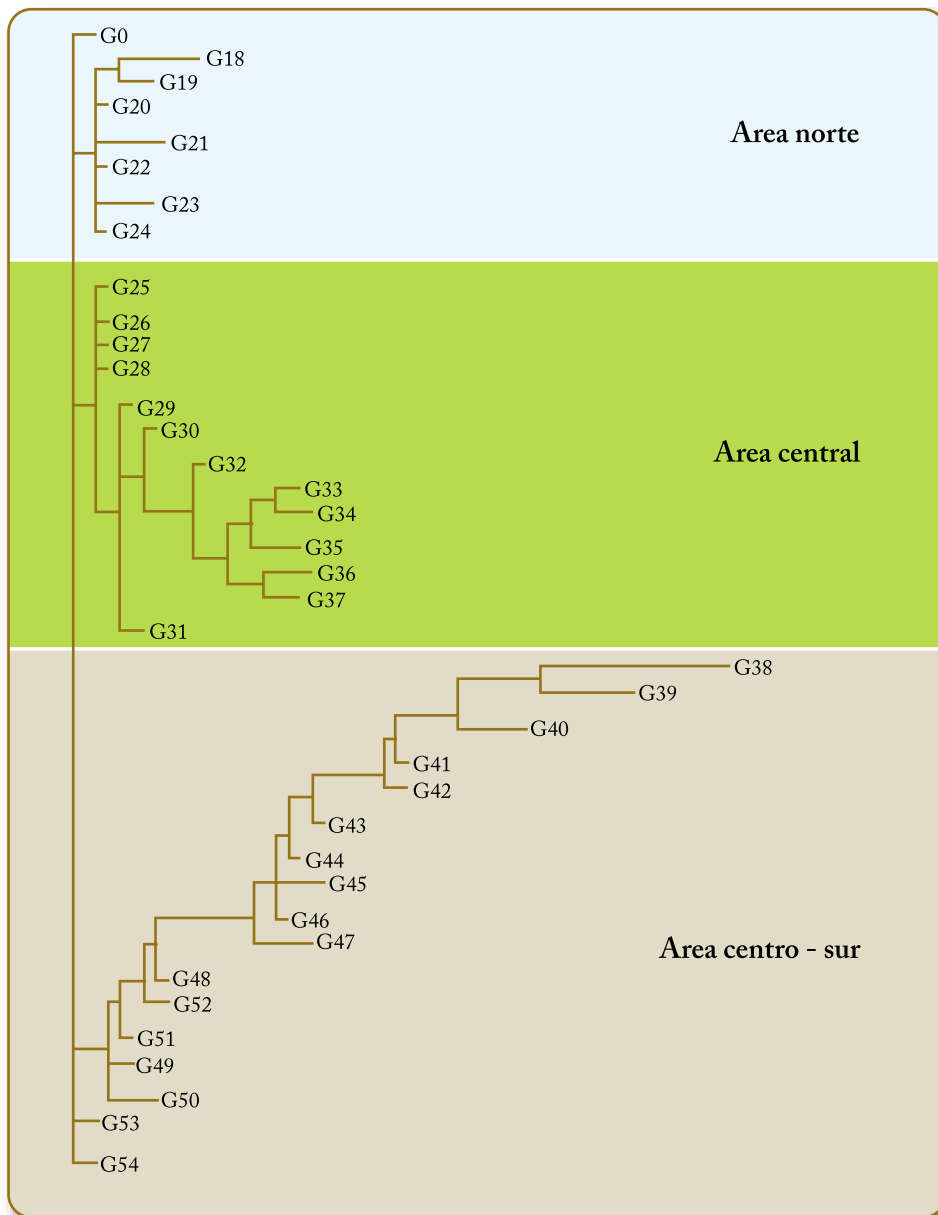


Figura 8.8. Cladograma de áreas obtenido por Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE) para anfibios. IC = 0,68, IR = 0,83, ICR = 0,57, 40 árboles igualmente parsimoniosos de 85 pasos. Este árbol corresponde al consenso por regla de mayoría al 60%. G= grado de latitud y el número asociado indica la latitud.

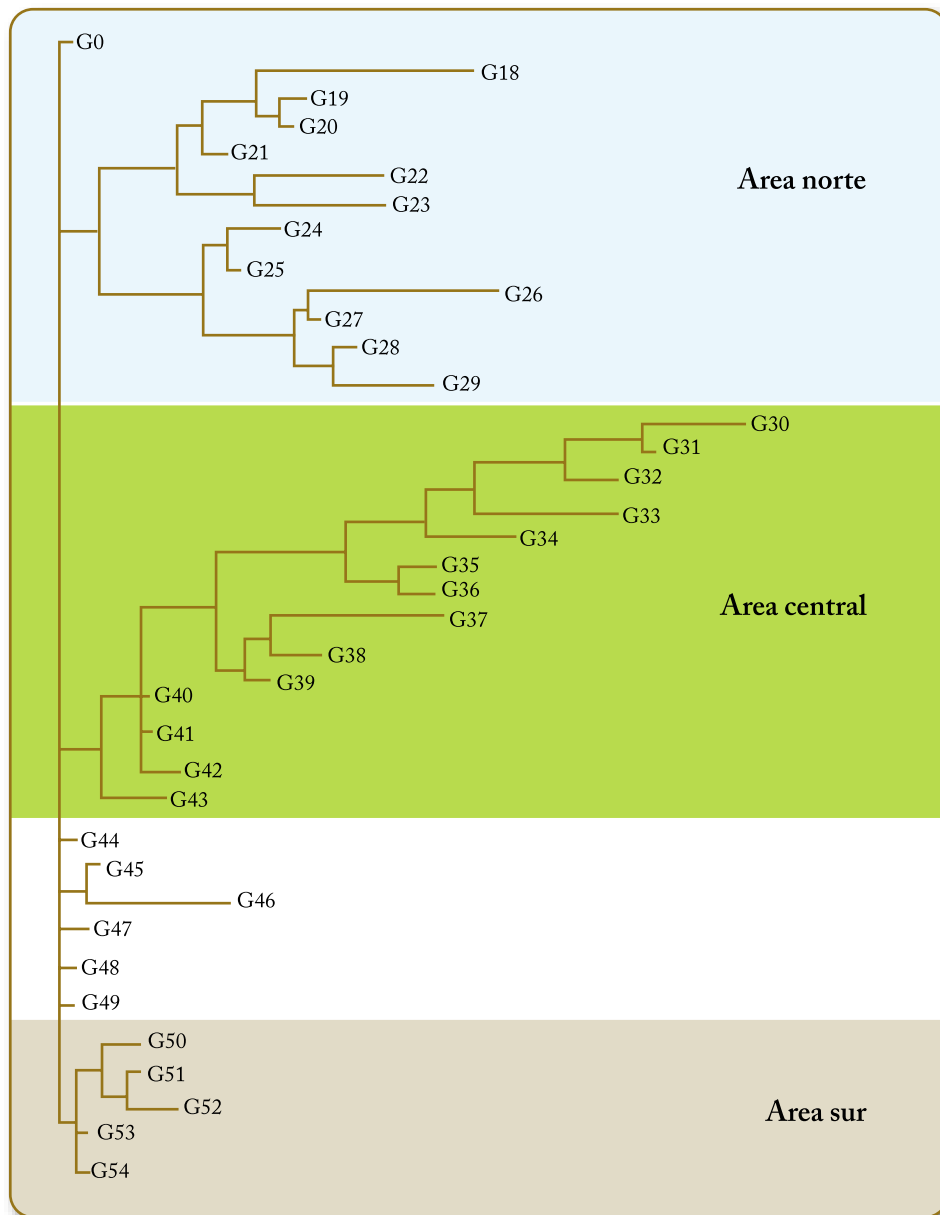


Figura 8.9. Cladograma de áreas obtenido por Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE) para reptiles. IC = 0,70, IR = 0,80, ICR = 0,57, 21895 árboles igualmente parsimoniosos de 159 pasos. Este árbol corresponde al consenso por regla de mayoría al 60%. G= grado de latitud y el número asociado indica la latitud.

de altura (Donoso-Barros 1966). Si se considera el endemismo en esta área, el 92% de las especies son exclusivas de esta área (endémicas) y sólo el 8% (*Bufo spinulosus*) es compartida con el área central.

Área central: Va desde los 25°S (Taltal) a los 37°S (sur de Concepción). Según di Castri (1968), esta área es fundamentalmente mediterránea, la que muestra un gradiente de aridez que disminuye hacia el sur. En esta área se encuentra a especies de los géneros *Alsodes*, *Bufo*, *Batrachyla*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Pleurodema*, *Rhinoderma*, *Telmatobius* y *Telmatobufo* (Tabla 8.2). En esta zona, el 60% de las especies presentes corresponden a especies endémicas, mientras que el 40% restante corresponde a especies compartidas con el área norte y sur.

Área centro-sur: Va desde los 38°S (Victoria aproximadamente) a los 54°S (Punta Arenas). Esta área varía en sus condiciones bioclimáticas, desde un ambiente mediterráneo húmedo hasta áreas con tendencias oceánicas por el sur, pasando por el bosque valdiviano. Esta área se caracteriza por la presencia de especies de los géneros *Alsodes*, *Atelognathus*, *Bufo*, *Batrachyla*, *Caudiverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Insuetophrynus*, *Pleurodema*, *Rhinoderma* y *Telmatobufo* (Tabla 8.2). De las 38 especies totales presentes en esta área, el 82% corresponde a especies endémicas. Es interesante destacar que en esta área se registra el mayor número de especies de anfibios, como ya se discutió anteriormente.

Para el caso de los reptiles, las áreas obtenidas a través del APE son muy diferentes (Figura 8.9).

Área norte: Va desde los 18°S (Arica) a los 29°S (La Serena). Esta área presenta escasa vegetación debido a su alta aridez (di Castri 1968), pero se extiende 5° de latitud más al sur respecto del área propuesta para anfibios. Esta área se caracteriza por la presencia de especies

TABLA 8.2

Especies de anfibios encontradas en cada área de acuerdo al Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE). Las zonas corresponden a las propuestas en la Figura 8.8.

Área	Especies
Norte 18°-24°	<i>Bufo spinulosus</i> , <i>Pleurodema marmorata</i> , <i>Telmatobius chusmisensis</i> , <i>T. dankoi</i> , <i>T. fronteriensis</i> , <i>T. balli</i> , <i>T. marmoratus</i> , <i>T. pefauri</i> , <i>T. peruvianus</i> , <i>T. philippii</i> , <i>T. vilamensis</i> , <i>T. zapabuirensis</i>
Central 25°-37°	<i>Alsodes hugoi</i> , <i>A. montanus</i> , <i>A. nodosus</i> , <i>A. tumultuosus</i> , <i>Bufo atacamensis</i> , <i>B. arunco</i> , <i>B. rubropunctatus</i> , <i>B. spinulosus</i> , <i>Batrachyla taeniata</i> , <i>Caudiverbera caudiverbera</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>Pleurodema bufonina</i> , <i>T. thaul</i> , <i>Rhinoderma rufum</i> , <i>Telmatobius laevis</i> , <i>Telmatobufo venustus</i>
Centro-sur 38°-52°	<i>Alsodes australis</i> , <i>A. barrioi</i> , <i>A. igneus</i> , <i>A. kaweshkari</i> , <i>A. monticola</i> , <i>A. valdiviensis</i> , <i>A. vanzolinii</i> , <i>A. verrucosus</i> , <i>A. vittatus</i> , <i>Atelognathus ceii</i> , <i>A. grandisonae</i> , <i>A. jeininmenensis</i> , <i>Bufo arunco</i> , <i>B. papillosus</i> , <i>B. rubropunctatus</i> , <i>B. variegatus</i> , <i>Batrachyla antartandica</i> , <i>B. leptopus</i> , <i>B. nibaldi</i> , <i>B. taeniata</i> , <i>Caudiverbera caudiverbera</i> , <i>Eupsophus calcaratus</i> , <i>E. contulmoensis</i> , <i>E. emiliopugini</i> , <i>E. insularis</i> , <i>E. migueli</i> , <i>E. nahuelbutensis</i> , <i>E. roseus</i> , <i>E. vertebralis</i> , <i>Hylorina sylvatica</i> , <i>Insuetophrynus acarpicus</i> , <i>Pleurodema bufonina</i> , <i>P. thaul</i> , <i>Rhinoderma darwini</i> , <i>R. rufum</i> , <i>Telmatobufo australis</i> , <i>T. bullocki</i> , <i>T. venustus</i>

de los géneros *Callopistes*, *Homonota*, *Liolaemus*, *Microlophus*, *Phyllodactylus*, *Philodryas* y *Tachymenis* (Tabla 8.3). De las 60 especies registradas en esta área, 87% de estas son exclusivas y solo ocho especies (13%), son compartidas con el área central.

Área central: Va desde los 30°S (Andacollo) a los 43°S (sur de la Isla Grande de Chiloé). Al igual que los anfibios, esta área es de tendencia mediterránea en donde la aridez disminuye hacia el sur, presentando áreas más húmedas. Esta se caracteriza por la presencia de especies de los géneros *Callopistes*, *Diplolaemus*, *Homonota*, *Liolaemus*, *Phymaturus*, *Pristidactylus*, *Philodryas* y *Tachymenis* (Tabla 8.3). De las 52 especies aquí presentes, el 81% corresponde a especies endémicas, mientras que el 19% restante son especies que se comparten con el área norte y sur.

Área sur: Va desde los 50°S (Campo de Hielo Sur aproximadamente) a los 54°S (Punta Arenas). Debido a las bajas temperaturas, y altas precipitaciones y humedad, esta área se caracteriza sólo por la presencia de los géneros *Diplolaemus* y *Liolaemus* (Tabla 8.3). De las cinco especies registradas en esta área, cuatro de ellas pueden ser consideradas como especies endémicas (80%). Sin embargo, debe considerarse aquí, que las especies ya mencionadas se encuentran también en Argentina por lo que este endemismo depende, nuevamente, del área

TABLA 8.3

Especies de reptiles encontradas en cada área de acuerdo al Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE). Las zonas corresponden a las propuestas en la Figura 8.9.

Área	Especies
Norte 18°-29°	<i>Callopistes maculatus</i> , <i>Homonota gaudichaudi</i> , <i>Homonota penai</i> , <i>Liolaemus alticolor</i> , <i>L. andinus</i> , <i>L. atacamensis</i> , <i>L. audituvelatus</i> , <i>L. barbarae</i> , <i>L. bisignatus</i> , <i>L. constanzae</i> , <i>L. enigmaticus</i> , <i>L. erguetae</i> , <i>L. erroneus</i> , <i>L. fabiani</i> , <i>L. filiorum</i> , <i>L. foxi</i> , <i>L. hajeki</i> , <i>L. bellmichi</i> , <i>L. isabelae</i> , <i>L. jamesi</i> , <i>L. juanortizi</i> , <i>L. lorenmulleri</i> , <i>L. manueli</i> , <i>L. melaniceps</i> , <i>L. melanopleurus</i> , <i>L. multicolor</i> , <i>L. nigriceps</i> , <i>L. nigromaculatus</i> , <i>L. nitidus</i> , <i>L. ornatus</i> , <i>L. pantherinus</i> , <i>L. patriciaiturrae</i> , <i>L. paulinae</i> , <i>L. platei</i> , <i>L. pleopholis</i> , <i>L. poconchilensis</i> , <i>L. puritamensis</i> , <i>L. reichei</i> , <i>L. robertoi</i> , <i>L. rosenmani</i> , <i>L. signifer</i> , <i>L. silvai</i> , <i>L. stolzmani</i> , <i>L. tacnae</i> , <i>L. torresi</i> , <i>L. velosoi</i> , <i>L. zapallarensis</i> , <i>Microlophus atacamensis</i> , <i>M. heterolepis</i> , <i>M. quadrivittatus</i> , <i>M. tarapacensis</i> , <i>M. theresioides</i> , <i>M. yanezi</i> , <i>Phyllodactylus gerrhopygus</i> , <i>Philodryas chamissonis</i> , <i>P. elegans</i> , <i>P. simonsi</i> , <i>P. tachymenoides</i> , <i>Tachymenis peruvianus</i> , <i>T. chilensis</i>
Central 30°-43°	<i>Callopistes maculatus</i> , <i>Diplolaemus bibroni</i> , <i>D. darwini</i> , <i>D. leopardinus</i> , <i>D. sexcinctus</i> , <i>Homonota gaudichaudi</i> , <i>Liolaemus araucaniensis</i> , <i>L. belli</i> , <i>L. brattstroemi</i> , <i>L. buergeri</i> , <i>L. cei</i> , <i>L. chiliensis</i> , <i>L. chillanensis</i> , <i>L. coeruleus</i> , <i>L. confusus</i> , <i>L. cristiani</i> , <i>L. curicensis</i> , <i>L. curis</i> , <i>L. cyanogaster</i> , <i>L. elongatus</i> , <i>L. fitzgeraldi</i> , <i>L. fuscus</i> , <i>L. gravenhorsti</i> , <i>L. hermannunezi</i> , <i>L. kriegi</i> , <i>L. lemniscatus</i> , <i>L. leopardinus</i> , <i>L. lineomaculatus</i> , <i>L. lorenmulleri</i> , <i>L. maldonadae</i> , <i>L. monticola</i> , <i>L. moradoensis</i> , <i>L. nigromaculatus</i> , <i>L. nigroviridis</i> , <i>L. nitidus</i> , <i>L. pictus</i> , <i>L. platei</i> , <i>L. pseudolemniscatus</i> , <i>L. ramonensis</i> , <i>L. schroederi</i> , <i>L. tenuis</i> , <i>L. valdesianus</i> , <i>L. villarricensis</i> , <i>L. zapallarensis</i> , <i>Phymaturus palluma</i> , <i>P. vociferator</i> , <i>Pristidactylus alvaroi</i> , <i>P. torquatus</i> , <i>P. valeriae</i> , <i>P. volcanensis</i> , <i>Philodryas chamissonis</i> , <i>Tachymenis chilensis</i>
Sur 50°-54°	<i>Diplolaemus darwini</i> , <i>Liolaemus escarchadosi</i> , <i>L. kingii</i> , <i>L. magellanicus</i> , <i>L. sarmientoi</i>

analizada para definir una especie endémica. Se observa que no existe un área de endemismo entre los 44°S y los 49°S, lo que puede deberse a la baja presencia de especies compartidas (sinapoespecies) entre cada grado de latitud (Figura 8.5).

Es importante destacar que estos altos porcentajes de endemismo tanto para anfibios como para reptiles están sobreestimados si se considera que el área de distribución por grados de latitud es bastante amplia para estos organismos y considerando además, que el APE generó grandes áreas de endemismo, las cuales aglutinaron a un número importante de especies. A pesar de aquello, estas áreas de endemismo propuestas surgen como una hipótesis que podría ser puesta a prueba en el futuro, por medio de la utilización de otras metodologías y utilizando rangos de distribución más precisos.

Factores que han influenciado la distribución de la herpetofauna

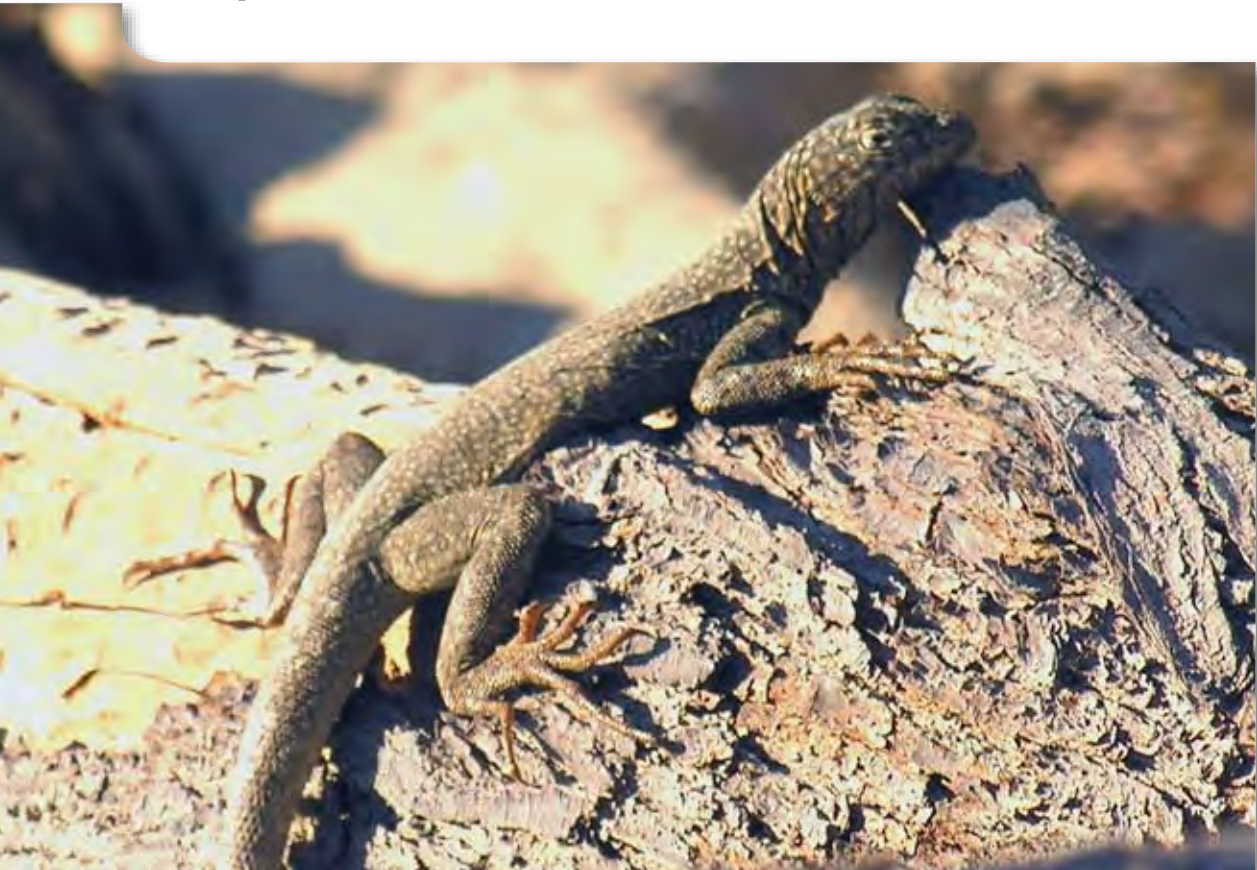
Los patrones de distribución de los herpetozoos presentes en Chile han sido influenciados por muchos factores. De hecho, han ocurrido muchas transformaciones históricas, como por ejemplo, la formación de la cordillera de los Andes que fragmentó la herpetofauna separándola a ambos lados de la cordillera (Schulte et al. 2000). Este levantamiento ha generado tanto aislamiento como dispersión en diferentes períodos, los cuales promovieron la especiación y/o



Callopiastes maculatus, foto Christoph Heibl.

extinción de especies (Duellman 1979, Schulte et al. 2000), como se describió anteriormente. Así mismo, la previa formación de la cordillera de la Costa permitió generar nueva variabilidad que a largo plazo ha originado diferenciación entre especies (Hellmich 1952, Formas 1978, Ortiz & Ibarra-Vidal 1992, 2005, Núñez 2007). Por otra parte, concomitante con la elevación de los Andes, la formación de ríos, actuando como barreras, habría llevado a la interrupción del flujo génico entre poblaciones, promoviendo divergencia genética poblacional como en el caso de *Liolaemus monticola* (Lamborot & Eaton 1991, 1997, Lamborot & Alvarez-Sarret 1993, Lamborot et al. 2003).

En el sur de Chile, en cambio, los ciclos glaciales-interglaciales modularon las dinámicas biogeográficas de la biota pleistocénica (Villagrán et al. 1986, Denton et al. 1999, Moreno & León 2003), a través de cambios en la localización, extensión y configuración de los hábitats iniciales, así como la formación y disolución de las rutas de dispersión (Brown & Lomolino 1998). En esta región, los glaciares cubrieron extensas zonas, como parte de la depresión intermedia y los sectores noreste y mitad sur de la Isla Grande de Chiloé, hoy zonas pobladas por bosques en ambas vertientes andinas (Mercer 1976, Heusser & Flint 1977). Durante el último máximo glacial, fechado entre 26000 y 14700 años ^{14}C AP (antes del presente), las temperaturas medias de verano descendieron alrededor de 6-8°C (Heusser et al. 1999).



Microlophus theresioides, foto Jonathan Guzmán.

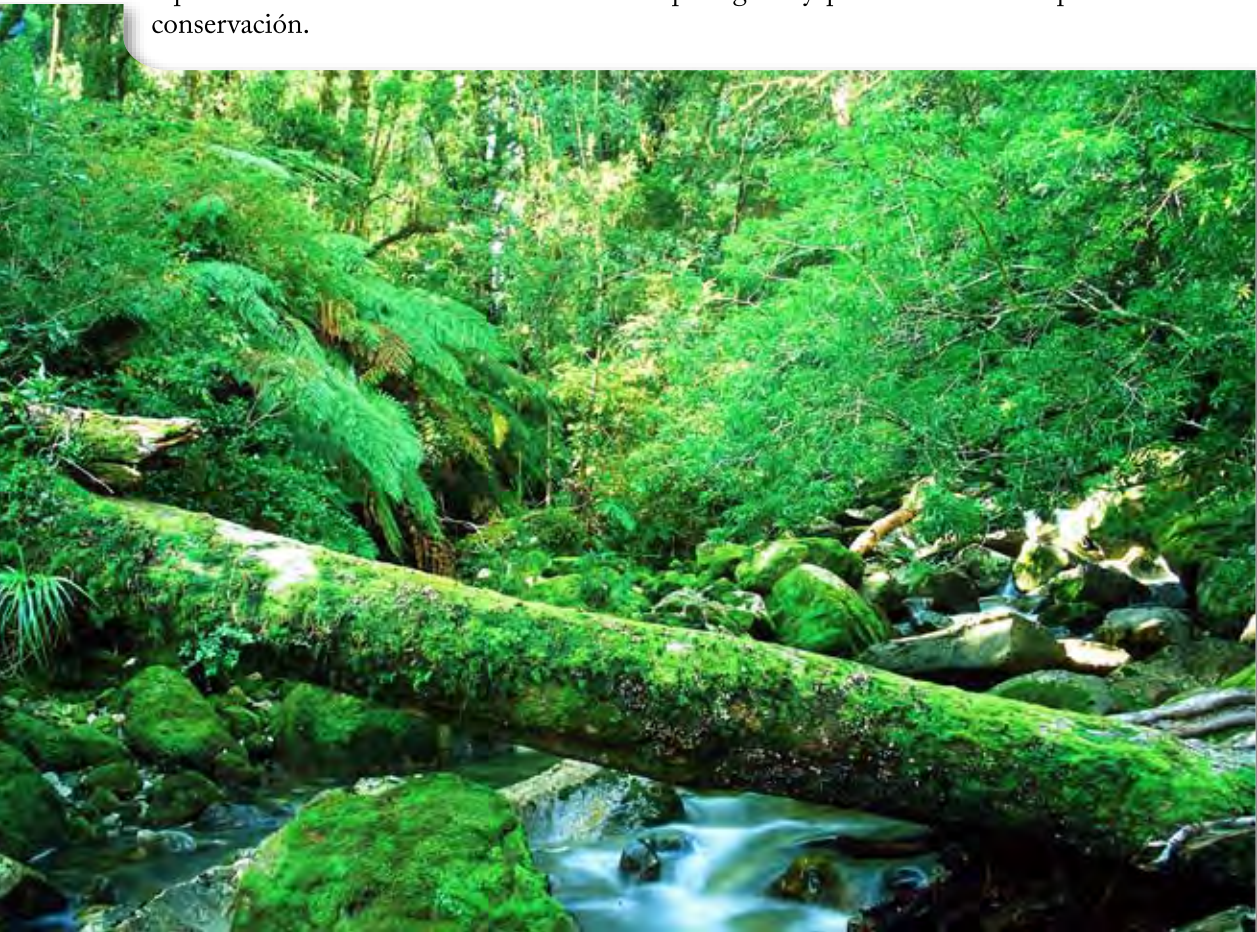
Luego, durante el término del período glacial (14700 años ^{14}C AP, Denton et al. 1999), los glaciares se retiraron rápidamente de las zonas bajas, y en menos de 2000 años, las temperaturas ascendieron hasta niveles cercanos a los actuales, comenzando la recolonización de la vegetación en las áreas perturbadas por el efecto glacial (Villagrán 1985, 1988, Abarzúa et al. 2004). Bajo estas presiones, algunas especies podrían haber permanecido flotantes en sus hábitats óptimos cambiando sus posiciones en latitud y altitud (e.g., *Eupsophus*, *Batrachyla*, *Liolaemus*) (Formas 1989, Villagrán et al. 1986). Otras especies en tanto, habrían permanecido en esos ambientes y se adaptaron a las nuevas condiciones locales (e.g., tolerancias fisiológicas, conducta, estrategias de historia de vida, tasa de crecimiento intrínseca, habilidad de dispersión), mientras que otros grupos de especies redujeron su rango de distribución o se extinguieron (Hewitt 1996, 1999). Si bien se desconocen los modos de expansión durante el período interglacial para la herpetofauna de Chile, Vidal, Poulin & Moreno (en preparación) plantean que, por ejemplo, la colonización de áreas perturbadas por los glaciares, por la especie *Liolaemus pictus*, habría ocurrido desde distintas áreas o refugios donde las poblaciones de esta especie permanecieron aisladas. Es probable que muchas especies de herpetozoos que habitan en el sur de Chile, hayan colonizado estas áreas de una manera similar.



Paisaje desierto costero, foto Christoph Heibl.

Comentarios finales y proyecciones

En Chile son prácticamente inexistentes los estudios conducentes a presentar una síntesis dinámica de las variables y fenómenos biogeográficos de los herpetozoos. Probablemente, la ausencia de información básica y el carácter disperso de la información existente, han dificultado o demorado la realización de estudios en esta área del saber. En este sentido, los estudios biogeográficos han privilegiado en el último tiempo, los análisis basados en una relación entre filogenia y distribución geográfica (ver van Veller et al. 2003), pero este tipo de estudios son aún poco factibles con herpetozoos de Chile, debido principalmente a que las relaciones filogenéticas en muchos grupos aún no están resueltas o se encuentran en vías de contar con alguna hipótesis robusta (ver Capítulos 5 y 6). Sin embargo, estudios recientes como los desarrollados por Díaz-Gómez & Lobo (2006) y Tognelli et al. (2008) están abordando este tema, generando propuestas acerca de los rasgos biogeográficos de las especies que habitan en Chile. Junto con el desarrollo de nuevos estudios en esta área, el conocimiento biogeográfico puede jugar un rol fundamental en conservación debido a que éste ayuda a generar una representación de la biodiversidad en áreas protegidas y permite identificar posibles áreas de conservación.



Bosque valdiviano, foto Andrés Charrier.

Agradecimientos

Agradezco a Antonieta Labra y Marcela Astorga por la lectura crítica de este manuscrito. A Juan Manuel Díaz-Gómez por la revisión del manuscrito y por la proposición de la Figura 8.6. Este estudio fue parcialmente financiado por los proyectos Financiamiento de Tesis Doctoral AT-24050037 de CONICYT y PG-4-2005 del Departamento de Postgrado y Post-título, Universidad de Chile y una Beca Doctoral CONICYT.

Literatura citada

- Abarzúa AM, C Villagrán & PI Moreno (2004) Deglacial and postglacial climate history in east-central Isla Grande de Chiloé, Southern Chile (43°S). *Quaternary Research* 62: 49-59.
- Aguilar-Aguilar R, R Contreras-Medina & G Salgado-Maldonado (2003) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861-1872.
- Allen A, JH Brown & JF Gillooly (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297: 1545-1548.
- Álvarez E & JJ Morrone (2004) Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia (Venezuela)* 29: 112-120.
- Artigas J (1975) Introducción al estudio por computación de las áreas zoogeográficas de Chile continental basado en la distribución de 903 especies de animales terrestres. *Gayana (Chile)* 4: 3-25.
- Benkendorff K & AR Davis (2002) Identifying hotspots of molluscan species richness on rocky intertidal reefs. *Biodiversity & Conservation* 11: 1959-1973.
- Brooks DR, MGP van Veller & DA McLennan (2001) How to do BPA, really. *Journal of Biogeography* 28: 345-358.
- Brown JH & MV Lomolino (1998) *Biogeography*. 2da edición. Sinauer Associates Sunderland, MA. 692 pp.
- Cabrera AL & YA Willink (1973) *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington DC. 122 pp.
- Cadle JE & JL Patton (1988) Distribution patterns of some amphibians, reptiles, and mammals of the eastern Andean slope of southern Peru. En: Vanzolini PE & WR Heyer (eds), *Proceedings of a workshop on neotropical distributional patterns*: 225-244. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Cardoso de Silva JM & DC Oren (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 427-437.
- Carrillo de Espinoza N & J Icochea (1995) Lista taxonómica preliminar de los reptiles del Perú. Museo de Historia Natural Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Perú) 49: 1-27.
- Cavieres LA, MTK Arroyo, P Posadas, C Marticorena, O Matthei, R Rodríguez, FA Squeo & G Arancio (2002) Identification of priority areas for conservation in an arid zone: application of parsimony analysis of endemism in the vascular flora of the Antofagasta region, northern Chile. *Biodiversity & Conservation* 11: 1301-1311.

- Cei JM (1962) Batracios de Chile. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. cviii + 128 pp.
- Cei JM (1986) Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino 4: 1-527.
- Cei JM (1993) Reptiles de noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino 14: 1-949.
- Cerrillo MI, ED Dana, H Castro, ML Rodríguez-Tamayo & JF Mota (2002) Selección de áreas prioritarias para la conservación de gipsícola en el sureste de la península Ibérica. Revista Chilena de Historia Natural 75: 395-408.
- Correa CL, M Sallaberry, BA González, ER Soto & MA Méndez (2007) Amphibia, Anura, Leiuperidae, *Pleurodema thaul*: Latitudinal and altitudinal distribution extension in Chile. Check List 3: 267-270.
- Cracraft J (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. Ornithological Monographs 36: 49-84.
- Crespi EJ, LJ Rissler & RA Browne (2003) Testing Pleistocene refugia theory: phylogeographical analysis of *Desmognathus wrighti*, a high-elevation salamander in the southern Appalachians. Molecular Ecology 12: 969-984.
- Denton GH, CJ Heusser, TV Lowell, PI Moreno, BG Andersen, LE Heusser, C Schuchter & DR Marchant (1999) Interhemispheric linkage of paleoclimate during the last glaciation. Geografiska Annaler 81A: 107-153.
- di Castri F (1968) Esquisse écologique du Chili. En: Deboutteville CL & T Rapoport (eds), Biologie de l'Amérique Austral: 7-52. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- di Castri F & ER Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría académica de la Universidad Católica de Chile, Santiago. 160 pp.
- Díaz-Gómez JM (2007) Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian puna. South American Journal of Herpetology 2: 59-68.
- Díaz-Gómez JM & F Lobo (2006) Historical biogeography of a clade of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) based on ancestral areas and dispersal-vicariance analysis (DIVA). Papéis Avulsos de Zoologia (Brasil) 46: 261-274.
- Díaz-Páez H & JC Ortiz (2003) Evaluación del estado de conservación de los anfibios en Chile. Revista Chilena de Historia Natural 76: 509-525.
- Díaz-Páez H & C Williams (2001) Geographic distribution. *Batrachyla nibaldoi*. Herpetological Review 32: 189.
- Díaz-Páez H, C Williams & RA Griffiths (2002) Diversidad y abundancia de anfibios en el Parque Nacional "Laguna San Rafael" (XI Región Chile). Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 51: 135-145.
- Donoso-Barros R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. cxliv + 458 pp.
- Duellman WE (1979) The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monograph of the Museum of Natural History University of Kansas 7: 1-485.
- Formas R (1978) A new species of leptodactylid frog (*Eupsophus*) from the coastal range in Southern Chile. Studies of Neotropical Fauna & Environment 13: 1-9

- Formas JR (1979) La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: Duellman WE (ed), The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal: 341-369. Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas.
- Formas JR (1989) A new species of *Eupsophus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from Southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 102: 568-576
- Formas JR (1995) Anfibios. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), Diversidad biológica de Chile: 314-325. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica. Santiago, Chile.
- Frost DR, T Grant, J Faivovich, RH Bain, A Haas, CFB Haddad, RO de Sá, A Channing, M Wilkinson, SC Donnellan, CJ Raxworthy, JA Campbell, BL Blotto, P Moler, RC Drewes, RA Nussbaum, JD Lynch, DM Green & WC Wheeler (2006) The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History 297: 1-370.
- García-Barros E, P Gurrea, MJ Luciáñez, JM Cano, ML Munguira, JC Moreno, H Sainz, MJ Sanz, & JC Simón (2002) Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (Western Mediterranean). Journal of Biogeography 29: 109-124.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. Nature 405: 220-227.
- Gaston KJ & Williams PH (1996) Spatial patterns in taxonomic diversity. En: Gaston KJ (ed), Biodiversity: A biology of numbers and difference: 202-229. Blackwell, Cambridge.
- Haffer J (1978) Distribution of Amazon birds. Bonner Zoologischen Beitrage (German) 29: 38-78.
- Hausdorf B (2002) Units in biogeography. Systematic Biology 51: 648-652.
- Hellmich W (1952) Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. Investigaciones Zoológicas Chilenas 1: 7-15
- Heusser CJ & RF Flint (1977) Quaternary glaciations and environments of northern Isla Grande de Chiloé, Chile. Geology 5: 305-308.
- Heusser CJ, LE Heusser & TV Lowell (1999) Paleocology of the southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue glaciation and deglaciation. Geografiska Annaler Series 81A: 231-284.
- Hewitt GM (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biological Journal of the Linnean Society 58: 247-276.
- Hewitt GM (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society 68: 87-112.
- Heyer WR (1988) On frog distribution patterns east of the Andes. En: Vanzolini PE & WR Heyer (eds), Proceedings of a workshop on neotropical distributional patterns: 245-273. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Hughes TP, DR Bellwood & SR Connolly (2002) Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. Ecology Letters 5: 775-784.
- Humphries CJ & LR Parenti (1986) Cladistic biogeography. Oxford University Press, Oxford. xii + 98 pp.
- Kerr JT (1997) Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. Conservation Biology 11: 1094-2000.

- Kirejtshuk AG (2003) Subcortical space as an environment for palaeoendemic and young groups of beetles, using mostly examples from sap-beetles (Nitidulidae, Coleoptera). Proceedings of the second Pan-European conference on Saproxyllic Beetles: 50-56. Royal Holloway, University of London. People's Trust for Endangered Species.
- Labra A & MA Vidal (2003) Termorregulación en reptiles: un veloz pasado y un futuro lento. En: Bozinovic F (ed), Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en animales: 207-224. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Lamborot M & E Alvarez-Sarret (1993) Karyotypic variation within and between populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by the Maipo River in the coastal range of central Chile. Herpetologica 49: 435-449.
- Lamborot M & NF Díaz (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. Journal of Herpetology 21: 29-37.
- Lamborot M & LC Eaton (1991) Concordance of morphological variation and chromosomal races in *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by the riverine barriers in the Andes. Zeitschrift für Zoologie Systematic und Evolution-forschung 30: 189-200
- Lamborot M & LC Eaton (1997) The Maipo river as a geographical barrier to *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) in the mountain ranges of Central Chile. Journal of Zoology, Systematics & Evolution Research 35: 105-111.
- Lamborot M, L Eaton & BA Carrasco (2003) The Aconcagua river as another barrier to *Liolaemus monticola* (Sauria: Iguanidae) chromosomal races of central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 76: 23-34.
- Linder HP (1995) Setting conservation priorities: the importance of endemism and phylogeny in the Southern African orchid genus *Herschelia*. Conservation Biology 9: 585-595.
- Linder HP (2001) On areas of endemism, with an example from African Restionaceae. Systematic Biology 50: 892-912
- Losos JB & E Glor (2003) Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. Trends in Ecology & Evolution 18: 220-227.
- Luna I, Alcántara O, Morrone JJ, Espinosa D (2000) Track analyses and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. Diversity & Distribution 6: 137-143.
- Mann G (1964) Compendio de zoología. I. Ecología y biogeografía. Centro de Investigaciones Zoológicas, Universidad de Chile. 60 pp.
- McLennan DA & DR Brooks (2002) Complex histories of speciation and dispersal in communities: a re-analysis of some Australian bird data using BPA. Journal of Biogeography 29: 1055-1066.
- Méndez MA, ER Soto, F Torres-Pérez & A Veloso (2005) Anfibios y reptiles de los bosques de la Cordillera de la costa (X Región, Chile). En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds), Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 441-451. Editorial Universitaria, Santiago.
- Mercer JH (1976) Glacial history of southernmost South America. Quaternary Research 6: 125-166.
- Moreno PI & AL Leon (2003) Abrupt vegetation changes during the last glacial to Holocene transition in mid-latitude South America. Journal of Quaternary Science 18: 787-800.
- Moreno R, JC Ortiz, J Moreno & F Torres-Pérez (2001) Geographic distribution. *Liolaemus nitidus*. Herpetological Review 32: 276.

- Moreno R, CE Hernandez, MM Rivadeneira, MA Vidal & N Rozbaczyllo (2006) Patterns of endemism in south-eastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast. *Journal of Biogeography* 33: 750-759.
- Morrone JJ (1994) On identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone JJ (2004a) La zona de transición Sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41-50.
- Morrone JJ (2004b) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48:149-162.
- Morrone JJ (2007) Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520.
- Morrone JJ & JV Crisci (1995) Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology & Systematic* 26: 373-401.
- Morrone JJ & T Escalante (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29: 1095-1104.
- Morrone JJ, Espinosa D (1998) La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49: 12-16.
- Morrone JJ, D Espinosa & J Llorente (1996) Manual de biogeografía histórica. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 155 pp.
- Myers N (1988) Threatened biotas: hot-spots in tropical forest. *The Environmentalist* 8: 187-208.
- Myers N (1990) The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *The Environmentalist* 10: 243-256.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, G da Fonseca & J Kent (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nelson G (1969) The problem of historical biogeography. *Systematic Zoology* 18: 243-246.
- Nelson G & N Platnick (1981) Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York. 567 pp.
- Nelson G & DE Rosen (1980) Vicariance biogeography: A critique. Columbia University Press, New York. 593 pp.
- Núñez H (1992) Geographical data of Chilean lizards and snakes in the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile. *Smithsonian Herpetological Information Service* 91: 1-29.
- Núñez H (2007) *Liolaemus frassinettii*, nueva especie de lagartija para los Altos de Santillana, Región Metropolitana (Reptilia: Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 56: 81-87.
- Núñez H & F Jaksic (1992) Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 43 63-91.
- Núñez H & A Veloso (2001) Distribución geográfica de las especies de lagartos de la Región de Antofagasta, Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 50: 109-120
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado del conocimiento de los anfibios en Chile. *Gayana (Chile)* 70: 114-121.
- Ortiz JC & H Ibarra-Vidal (1992) Una nueva especie de Leptodactylidae (*Eupsophus*) de la Cordillera de Nahuelbuta (Chile). *Acta Zoológica Lilloana (Argentina)* 41: 75-79.

- Ortiz JC & H Ibarra-Vidal (2005) Anfibios y reptiles de la cordillera de Nahuelbuta. En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds), Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 427-440. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Peña L (1966) A preliminary attempt to divide Chile into entomofaunal regions, based on the Tenebrionidae (Coleoptera). Postilla (USA) 97: 1-17.
- Peterson AT & DM Watson (1998) Problems with areal definitions of endemism: the effects of spatial scaling. *Diversity & Distributions* 4: 189-194.
- Pincheira-Donoso & H Nuñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann. 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 59: 1-486.
- Pizarro-Araya J & V Jerez (2004) Distribución geográfica del género *Gyrinosomus* Guérin-Méneville 1834 (Coleoptera: Tenebrionidae): una aproximación biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 491-500.
- Ponce M, K Mehlreter & ER de la Sota (2002) Análisis biogeográfico de la diversidad pteridofítica en Argentina y Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 703-717.
- Prendergast J, RM Quinn, JH Lawton, BC Eversham & DW Gibbons (1993) Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365: 335-337.
- Ronquist F (1994) Ancestral areas and parsimony. *Systematic Biology* 43: 267-274.
- Rosen BR (1988) From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En: Myers AA & PS Giller (eds), *Analytical biogeography*: 437-481. Chapman & Hall. London, United Kingdom.
- Rosen BR & AB Smith (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. En: Audley-Carles MG & A Hallman (eds), *Gondwana and tethys*: 275-306. Special Publication of the Geological Society of London.
- Schluter D (2000) *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press. New York. 288 pp.
- Schulte JA, Macey, JR, Espinoza RE & A Larson (2000) Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Sepulveda M, MA Vidal & JM Fariña (2006) *Microlophus atacamensis*. Predation. *Herpetological Review* 37: 224-225
- Smith-Ramírez C (2004) The Chilean coastal range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity & Conservation* 13 373-393.
- Squeo FA, H Veit, G Arancio, JR Gutierrez, MTK Arroyo & N Olivares (1993) Spatial heterogeneity of high mountain vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mountain Research & Development* 13: 203-209.
- Teneb EA, LA Caviaras, M Parra J & A Marticorena (2004) Patrones geográficos de distribución de árboles y arbustos en la zona de transición climática mediterráneo-templada de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 51-71.
- Tognelli MF, PI Ramirez de Arellano & PA Marquet (2008) How well do the existing and proposed reserve networks represent vertebrate species in Chile? *Diversity & Distributions* 14: 148-158.

- Torres-Mura J (1994) Fauna terrestre de Chile. CONAMA (ed), Perfil ambiental de Chile: 63-72. Santiago, Chile.
- Tribsch A (2004) Areas of endemism of vascular plants in the eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *Journal of Biogeography* 31: 747-760.
- Tribsch A & P Schonswetter (2003) Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm paleo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the eastern Alps. *Taxon* 52: 477-497.
- Valencia J & A Veloso (1981) Zoogeografía de los saurios de Chile, proposiciones para un esquema ecológico de distribución. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 5-14.
- Van Veller MGP, DR Brooks & DR Zandee (2003) Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography* 30: 319-329.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 6: 481-539.
- Veloso A & H Núñez (1998) Inventario de especies de fauna de la región de Antofagasta (Chile) y recursos metodológicos para almacenar y analizar información de biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 555-569.
- Veloso A, JC Ortiz, J Navarro, H Núñez, P Espejo & MA Labra (1995) Reptiles. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 326-335. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.
- Villagrán C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile.
- Villagrán C (1988) Late Quaternary vegetation of Southern Isla Grande de Chiloé, Chile. *Quaternary Research* 29: 294-306.
- Villagrán C, JJ Armesto & R Leiva (1986) Recolonización postglacial de Chiloé insular: evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39.
- Wiens JJ & MJ Donoghue (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 639-644.
- Williams PH, Humpries CJ & RI Vane-Wright (1991) Measuring biodiversity: Taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Journal of Botany* 4: 665-679.

APENDICE 8.1

Matriz de datos de presencia (1)/ausencia (0) de especies de herpetozoos cada 1° de latitud en Chile, usada para generar una matriz de cuadrículas por especie en el Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE).

Especie	1 89	2 0123456789	3 0123456789	4 0123456789	5 01234
Anfibios					
<i>Alsodes australis</i>	00	0000000000	0000000000	0000000100	00000
<i>Alsodes barrioi</i>	00	0000000000	0000000010	0000000000	00000
<i>Alsodes hugoi</i>	00	0000000000	0000001000	0000000000	00000
<i>Alsodes igneus</i>	00	0000000000	0000000010	0000000000	00000
<i>Alsodes kaweshkari</i>	00	0000000000	0000000000	0000000000	10000
<i>Alsodes montanus</i>	00	0000000000	0000100000	0000000000	00000
<i>Alsodes monticola</i>	00	0000000000	0000000000	1110000000	00000
<i>Alsodes nodosus</i>	00	0000000000	0011110000	0000000000	00000
<i>Alsodes tumultosus</i>	00	0000000000	0000100000	0000000000	00000
<i>Alsodes valdiviense</i>	00	0000000000	0000000000	1000000000	00000
<i>Alsodes vanzolinii</i>	00	0000000000	0000000010	0000000000	00000
<i>Alsodes verrucosus</i>	00	0000000000	0000000001	0000000000	00000
<i>Alsodes vittatus</i>	00	0000000000	0000000001	0000000000	00000
<i>Atelognathus ceii</i>	00	0000000000	0000000000	0000010000	00000
<i>Atelognathus grandisonae</i>	00	0000000000	0000000000	0000000000	10000
<i>Atelognathus jeinimenensis</i>	00	0000000000	0000000000	0000000100	00000
<i>Bufo atacamensis</i>	00	0000011111	1100000000	0000000000	00000
<i>Bufo arunco</i>	00	0000000000	0111111110	0000000000	00000
<i>Bufo papillosus</i>	00	0000000000	0000000010	0010010000	00000
<i>Bufo rubropunctatus</i>	00	0000000000	0000000110	1111000000	00000
<i>Bufo spinulosus</i>	11	1?11100000	0001110000	0000000000	00000
<i>Bufo variegatus</i>	00	0000000000	0000000001	1111111111	00000
<i>Batrachyla antartandica</i>	00	0000000000	0000000000	0111111110	00100
<i>Batrachyla leptopus</i>	00	0000000000	0000000011	1111111000	00000
<i>Batrachyla nibaldoi</i>	00	0000000000	0000000000	0000000100	00000
<i>Batrachyla taeniata</i>	00	0000000000	0001111111	1111111100	00000
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	00	0000000000	1011111111	1110000000	00000
<i>Eupsophus calcaratus</i>	00	0000000000	0000000000	0111111111	11000
<i>Eupsophus contulmoensis</i>	00	0000000000	0000000001	0000000000	00000
<i>Eupsophus emiliopugini</i>	00	0000000000	0000000000	0011111100	00000
<i>Eupsophus insularis</i>	00	0000000000	0000000001	0000000000	00000
<i>Eupsophus migueli</i>	00	0000000000	0000000000	1000000000	00000
<i>Eupsophus nabuelbutensis</i>	00	0000000000	0000000010	0000000000	00000
<i>Eupsophus queulesis</i>	00	0000000000	0000010000	0000000000	00000
<i>Eupsophus roseus</i>	00	0000000000	0000000011	1000000000	00000
<i>Eupsophus septentrionalis</i>	00	0000000000	0000010000	0000000000	00000
<i>Eupsophus vertebralis</i>	00	0000000000	0000000001	1110000000	00000
<i>Hylorina sylvatica</i>	00	0000000000	0000000011	1111111100	00000
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	00	0000000000	0000000000	1000000000	00000
<i>Pleurodema bufonina</i>	00	0000000000	0000001010	0000011110	01100
<i>Pleurodema marmorata</i>	11	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Pleurodema thaul</i>	00	0000000001	1111111111	1111111100	00000
<i>Rhinoderma darwini</i>	00	0000000000	0000000011	1111111100	00000
<i>Rhinoderma rufum</i>	00	0000000000	0000011111	0000000000	00000
<i>Telmatobius chusmisensis</i>	01	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius dankoi</i>	00	0001000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius fronteriensis</i>	00	0100000000	0000000000	0000000000	00000

APENDICE 8.1. (continuación)

Matriz de datos de presencia (1)/ausencia (0) de especies de herpetozoos cada 1° de latitud en Chile, usada para generar una matriz de cuadrículas por especie en el Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE).

Especie	1 89	2 0123456789	3 0123456789	4 0123456789	5 01234
Anfibios					
<i>Telmatobius balli</i>	00	0100000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius marmoratus</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius laevis</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius pefauri</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius peruvianus</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius philippii</i>	00	0100000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius vilamensis</i>	00	0001000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobius zapahuirensis</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Telmatobufo australis</i>	00	0000000000	0000000000	1110000000	00000
<i>Telmatobufo bullocki</i>	00	0000000000	0000000011	0000000000	00000
<i>Telmatobufo venustus</i>	00	0000000000	0000001110	0000000000	00000
Reptiles					
<i>Callopistes maculatus</i>	00	0000111111	1111111000	0000000000	00000
<i>Diplolaemus bibronii</i>	00	0000000000	0000000000	0001000000	00000
<i>Diplolaemus darwini</i>	00	0000000000	0000000010	0011001000	11000
<i>Diplolaemus leopardinus</i>	00	0000000000	0000000110	0000000000	00000
<i>Diplolaemus sexcinctus</i>	00	0000000000	0000000100	0000000000	00000
<i>Homonota gaudichaudi</i>	00	0001111111	1110000000	0000000000	00000
<i>Homonota penai</i>	00	0000111111	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus alticolor</i>	11	1000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus andinus</i>	00	0011111000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus araucaniensis</i>	00	0000000000	0000000111	0000000000	00000
<i>Liolaemus atacamensis</i>	00	0000111111	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus audituvelatus</i>	00	0011000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus barbarae</i>	00	0011000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus bellii</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus bibronii</i>	00	0000000000	0000000000	0000001100	00000
<i>Liolaemus bisignatus</i>	00	0000001110	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus brattstroemi</i>	00	0000000000	0000000000	0011000000	00000
<i>Liolaemus buergeri</i>	00	0000000000	0000011100	0000000000	00000
<i>Liolaemus ceii</i>	00	0000000000	0000100000	0000000000	00000
<i>Liolaemus chiliensis</i>	00	0000000000	1111111111	0000000000	00000
<i>Liolaemus chillanensis</i>	00	0000000000	0000001100	0000000000	00000
<i>Liolaemus coeruleus</i>	00	0000000000	0000000010	0000000000	00000
<i>Liolaemus confusus</i>	00	0000000000	0000100000	0000000000	00000
<i>Liolaemus constanzae</i>	00	0011000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus cristiani</i>	00	0000000000	0000011000	0000000000	00000
<i>Liolaemus curicensis</i>	00	0000000000	0000110000	0000000000	00000
<i>Liolaemus curis</i>	00	0000000000	0000100000	0000000000	00000
<i>Liolaemus cyanogaster</i>	00	0000000000	0000011111	1111000000	00000
<i>Liolaemus elongatus</i>	00	0000000000	0000000010	0000000000	00000
<i>Liolaemus enigmaticus</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus erguetae</i>	00	0110000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus erroneus</i>	00	0001000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus escarbadosi</i>	00	0000000000	0000000000	0000000000	10000
<i>Liolaemus fabiani</i>	00	0001000000	0000000000	0000000000	00000

APENDICE 8.1. (continuación)

Matriz de datos de presencia (1)/ausencia (0) de especies de herpetozoos cada 1° de latitud en Chile, usada para generar una matriz de cuadrículas por especie en el Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE).

Especie	1 89	2 0123456789	3 0123456789	4 0123456789	5 01234
Reptiles					
<i>Liolaemus filiorum</i>	00	0100000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus fitzgeraldi</i>	00	0000000000	0010000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus fitzingerii</i>	00	0000000000	0000000000	0000001000	00000
<i>Liolaemus foxi</i>	00	0010000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus fuscus</i>	00	0000000000	1111111000	0000000000	00000
<i>Liolaemus gravenhorsti</i>	00	0000000000	0011000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus hajeki</i>	00	0010000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus bellmichi</i>	00	0001000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus hermannunezi</i>	00	0000000000	0000000100	0000000000	00000
<i>Liolaemus isabelae</i>	00	0000001000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus jamesi</i>	11	1000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus juanortizi</i>	00	0000001000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus kingii</i>	00	0000000000	0000000000	0000000000	00100
<i>Liolaemus kolengh</i>	00	0000000000	0000000000	0000001000	00000
<i>Liolaemus kriegi</i>	00	0000000000	0000011100	0000000000	00000
<i>Liolaemus lemniscatus</i>	00	0000000000	1111111111	0000000000	00000
<i>Liolaemus leopardinus</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus lineomaculatus</i>	00	0000000000	0000000100	0000011000	00000
<i>Liolaemus lorenzmülleri</i>	00	0000000001	1000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus magellanicus</i>	00	0000000000	0000000000	0000000000	11111
<i>Liolaemus maldonadae</i>	00	0000000000	1000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus manueli</i>	00	0000001000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus melaniceps</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus melanopleurus</i>	00	0000001000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus monticola</i>	00	0000000000	0011111000	0000000000	00000
<i>Liolaemus moradoensis</i>	00	0000000000	0001100000	0000000000	00000
<i>Liolaemus multicolor</i>	00	0001000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus nigriceps</i>	00	0000111000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus nigromaculatus</i>	00	0000001111	1000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus nigroviridis</i>	00	0000000000	0011000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus nitidus</i>	00	0000000001	1111111000	0000000000	00000
<i>Liolaemus ornatus</i>	01	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus pantherinus</i>	01	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus patriciaiturrae</i>	00	0000001000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus paulinae</i>	00	0010000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus pictus</i>	00	0000000000	0000011111	1111000000	00000
<i>Liolaemus platei</i>	00	0000111111	1111100000	0000000000	00000
<i>Liolaemus pleopholis</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus poconchilensis</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus pseudolemniscatus</i>	00	0000000000	1110000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus puritamensis</i>	00	0010000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus ramonensis</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus reichei</i>	11	1110000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus robertoi</i>	00	0000000011	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus rosenmanni</i>	00	0000001000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus sarmientoi</i>	00	0000000000	0000000000	0000000000	01100
<i>Liolaemus schröderi</i>	00	0000000000	0011111100	0000000000	00000

APENDICE 8.1. (continuación)

Matriz de datos de presencia (1)/ausencia (0) de especies de herpetozoos cada 1° de latitud en Chile, usada para generar una matriz de cuadrículas por especie en el Análisis de Parsimonia de Endemismo (APE).

Especie	1 89	2 0123456789	3 0123456789	4 0123456789	5 01234
Reptiles					
<i>Liolaemus scolaroi</i>	00	0000000000	0000000000	0000001000	00000
<i>Liolaemus signifer</i>	11	1111000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus silvai</i>	00	0000000010	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus stolzmani</i>	00	0010000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus tacnae</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus tenuis</i>	00	0000000000	0111111111	0000000000	00000
<i>Liolaemus torresi</i>	00	0010000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus valdesianus</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus velosoi</i>	00	0000001100	0000000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus villarricensis</i>	00	0000000000	0000000001	0000000000	00000
<i>Liolaemus zapallarensis</i>	00	0000000001	1110000000	0000000000	00000
<i>Liolaemus zullyi</i>	00	0000000000	0000000000	0000001000	00000
<i>Microlophus atacamensis</i>	00	0111111100	0000000000	0000000000	00000
<i>Microlophus heterolepis</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Microlophus quadrivittatus</i>	11	1100000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Microlophus tarapacensis</i>	01	1000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Microlophus theresioides</i>	01	1111100000	0000000000	0000000000	00000
<i>Microlophus yanezi</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Phymaturus palluma</i>	00	0000000000	0111111100	0000000000	00000
<i>Phymaturus vociferator</i>	00	0000000000	0000000100	0000000000	00000
<i>Phyllodactylus gerrhopygus</i>	11	1111100000	0000000000	0000000000	00000
<i>Pristidactylus alvaroi</i>	00	0000000000	0010000000	0000000000	00000
<i>Pristidactylus torquatus</i>	00	0000000000	0000111111	1110000000	00000
<i>Pristidactylus valeriae</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Pristidactylus volcanensis</i>	00	0000000000	0001000000	0000000000	00000
<i>Philodryas chamissonis</i>	00	0000001111	1111111111	0000000000	00000
<i>Philodryas elegans</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Philodryas simonsi</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Philodryas tachymenoides</i>	10	0000000000	0000000000	0000000000	00000
<i>Tachymenis chilensis</i>	00	0000000111	1111111111	1110000000	00000
<i>Tachymenis peruviana</i>	11	1111110000	0000000000	0000000000	00000





Caudiverbera caudiverbera, foto Mariana Acuña Retamar.

Estado de conservación de anfibios y reptiles

Helen Díaz-Páez, José J. Núñez, Herman Núñez y Juan Carlos Ortiz

El conocimiento para establecer los estados de conservación de los herpetozoos en Chile es tan asimétrico, que no existe uniformidad en las categorizaciones asignadas a cada especie. Aún cuando el grado de endemismo de estos taxa es alto, existe un gran déficit tanto de estudios ecológicos como distribucionales, que permitan evaluar la diversidad y abundancia de los herpetozoos. Esto redundará en una falta de información para realizar categorizaciones bajo las exigencias de la IUCN (2001). La primera categorización del estado de conservación de los herpetozoos se publicó en 1988 en el “Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile” (Glade 1988). A la fecha existen al menos seis categorizaciones para anfibios y cuatro para reptiles, las cuales plantean diversos estatus para cada especie, en muchos casos no coincidentes. Las discrepancias se basan en la falta de uniformidad metodológica y en datos insuficientes acerca de la biología y rangos distribucionales de las especies, lo que no permite establecer estados de conservación con datos más objetivos. Todo esto produce que los estados de conservación asignados sean erráticos y contradictorios, provocando confusión y desconfianza. A esto se agrega que las eventuales medidas de mitigación o conservación de los herpetozoos presentes en Chile podrían ser inadecuadas o incluso contraproducentes cuando se trata la preservación de estos.

Díaz-Páez & Ortiz (2003) propusieron la utilización de datos cuantificables para el establecimiento de las categorías de conservación a través del algoritmo elaborado por Reca et al. (1994). Esto permite incorporar datos acerca de la biología, ecología, conservación efectiva y patrones de distribución de las especies, evitándose los actuales problemas en la categorización de los herpetozoos. Sin embargo, en los años recientes la postura adoptada a nivel nacional, ha sido incorporar los lineamientos de la IUCN (2001) para la categorización de la flora y fauna que existe en Chile, a pesar de que esto contribuye a hacer poco extensiva la utilización del algoritmo, debido a la gran cantidad de datos no conocidos y requeridos para su aplicación.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Conservación de herpetozoos en Chile	235
Composición y distribución geográfica de la herpetofauna de Chile	238
Anfibios	238
Reptiles	240
Endemismos	242
Anfibios	242
Reptiles	244
Estado de conservación de las especies	245
Anfibios	245
Reptiles	251
Conclusiones	254
Agradecimientos	255
Literatura citada	256
Apéndice 9.1	262
Apéndice 9.2	264



HELEN DÍAZ-PÁEZ

Departamento de Ciencias Básicas, Campus Los Angeles,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

JOSÉ J. NÚÑEZ

Instituto de Zoología,
Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile.

HERMAN NÚÑEZ

Museo Nacional de Historia Natural.
Santiago, Chile.

JUAN CARLOS ORTIZ

Departamento de Zoología,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Conservación de herpetozoos en Chile

Conocer el estado de conservación de los taxa de una región o país, se ha transformado en la primera aproximación para generar políticas eficientes que aseguren la preservación de las especies (Reca et al. 1994). Actualmente existe una fuerte conciencia sobre la importancia de ahondar en este tema, más aún frente a los datos mundiales de desaparición y pérdida de biodiversidad (IUCN 2007). En este aspecto, los herpetozoos, particularmente los anfibios, han tenido un especial énfasis dada su declinación a nivel mundial (Houlaghan et al. 2000, Young et al. 2001). En términos ecológicos, se ha determinado que los anfibios son fundamentales dentro de los ecosistemas, convirtiéndose en integrantes irremplazables de la cadena trófica (Zug et al. 2001). Éstos, además actúan como excelentes bioindicadores que permiten conocer la calidad de los ecosistemas que los albergan (Lips et al. 2005). Las recientes tasas de declinación de este taxón han llevado a los especialistas a generar un conocimiento taxonómico acabado, siendo primordial la coordinación de esfuerzos y la optimización del uso de recursos en este ámbito, ya sea a nivel local, nacional o internacional (Blaustein & Wake 1995, Alford & Richards 1999, Baker 1999).

La fauna herpetológica en Chile presenta una menor riqueza en relación a las regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica (Duellman 1979). Al mismo tiempo posee una gran importancia ecosistémica debido a su prolongado aislamiento geográfico (Armesto et al. 1995), y al clima y topografía que determinan una heterogeneidad ambiental y biótica expresada en una inusual singularidad de estos taxa, muchos de ellos raros o ausentes en otras zonas del continente (Arroyo et al. 1999). Esto genera altos grados de endemismo (Veloso et al. 1995), aspecto que se torna en el principal carácter de estos taxa, donde anfibios y reptiles son considerados los grupos con mayores niveles de endemismo dentro de los vertebrados que habitan en Chile (Spotorno 1995).



Liolaemus nigriceps, foto Daniel González Acuña.

A pesar de estos antecedentes, las investigaciones en herpetozoos se han centrado en aspectos taxonómicos y sistemáticos, los que han tenido un fuerte incremento en años recientes (Formas et al. 1997, 1998, 2002, 2003, 2006, Benavides et al. 2002, Cuevas & Formas 2001, 2002, 2005, Meriggio et al. 2004, Ibarra-Vidal et al. 2004, Núñez et al. 2001, 2003, 2004, Pincheira-Donoso & Núñez 2005, Pincheira-Donoso et al. 2007). Esto ha dejado en un segundo plano los estudios ecológicos (Jaksic 1997), por lo que aún no existe información disponible y bien fundada acerca de los rangos de distribución y límites geográficos, de muchas de las especies.

El interés por el estado de conservación de los herpetozoos en Chile comienza con lo realizado en el “Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile” (Glade 1988), que se origina a partir del “Primer simposio sobre el estado de conservación de la fauna de vertebrados terrestres de Chile” organizado por la Corporación Nacional Forestal (CONAF) en 1987. En esta publicación se incluyeron los estados de conservación de los anfibios y reptiles que se consideró presentaban problemas de conservación. Posteriormente, la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA) durante el IV Congreso Latinoamericano de Herpetología (1996) actualizó la lista de los estados de conservación de los herpetozoos que habitan en Chile (Núñez et al. 1997). Además de estas dos instancias a nivel gubernamental, existen otras iniciativas gestadas por herpetólogos, las que han proporcionado diversas categorizaciones para los herpetozoos (Ortiz et al. 1990, 1994, Formas 1995, Díaz-Páez & Ortiz 2003).



Batrachyla leptopus, foto Mariana Acuña Retamar.

Una revisión de las categorizaciones permite reconocer al menos seis categorías para anfibios y cuatro para reptiles (Apéndices 9.1 y 9.2). Todas estas plantean diversos estatus de conservación para cada especie, muchas de las cuales no son coincidentes. La mayor parte de las categorizaciones realizadas se han basado en datos cualitativos y en la situación de amenaza por captura para exportación como mascotas de algunas especies (Ortiz 1988, Iriarte et al. 1997), pero no en aspectos biológicos como sugiere la IUCN (2001). Sólo el trabajo de Díaz-Páez & Ortiz (2003) utiliza una metodología cuantificable, donde fue posible obtener un nuevo espectro para la batracofauna existente en Chile.

Las discrepancias parecen tener como razón principal la ausencia de uniformidad metodológica (Díaz-Páez & Ortiz 2003). Es un hecho que existen zonas del país aún sin prospectar, por lo que el rasgo más importante que se debe considerar aquí, es la carencia de datos suficientes acerca de la biología poblacional y rangos distribucionales de las especies, lo que provoca que la información disponible para establecer el estado de conservación de los herpetozoos y los factores que inciden en la disminución de sus poblaciones, sea muy escasa. Formas (1995) planteó una relación directa entre la tasa de descripción de nuevas especies y el aumento de estudios en áreas de difícil acceso, tales como zonas andinas y bosques templados del sur de Chile. De esta forma exploraciones más exhaustivas a lo largo de Chile podrían aportar no solo con la descripción de nuevos taxa, aumentando la riqueza de especies conocidas, sino que con datos acerca de los límites distribucionales de muchas de las especies.

Si bien el reconocimiento de la distribución y los límites geográficos de las especies, así como la determinación de éstas, es una tarea esencial para describir y conservar la biodiversidad (Sites & Marshall 2003), no es posible dejar de lado los aspectos biológicos, los que podrían dar una visión real del nivel de vulnerabilidad de las especies. Todo esto permitiría tener un adecuado conocimiento del estado real de conservación, para desarrollar correctamente las políticas de conservación.

El presente capítulo tiene por objetivo revisar y resumir las categorizaciones de los estados de conservación de los herpetozoos en Chile, destacando la riqueza y grados de endemismo entre las diversas regiones geopolíticas del país, dado que éstas han sido la base de las actuales listas de estados de conservación.

Composición y distribución geográfica de la herpetofauna de Chile

Anfibios

La fauna actual de anfibios en Chile se encuentra compuesta por 57 especies nativas, las que se distribuyen en forma desigual a lo largo del país (Figura 9.1). A éstas se suma el anuro introducido, inicialmente con fines de investigación, *Xenopus laevis* (Pipidae: Anura). Este anfibio es conocido comúnmente como “el sapo africano” y su presencia en el país data de los años 70. Desde entonces, son frecuentes los reportes de su presencia en la zona central del país. Los datos actuales indican que la especie se ha distribuido desde la IV a VI regiones, mientras que su efecto sobre los ecosistemas naturales aún está en estudio (Solís et al. 2004, Iriarte et al. 2005).

En relación a las especies nativas, la mayor riqueza específica se concentra en los bosques temperados del centro y sur de Chile, en el rango que se extiende desde la región del Biobío

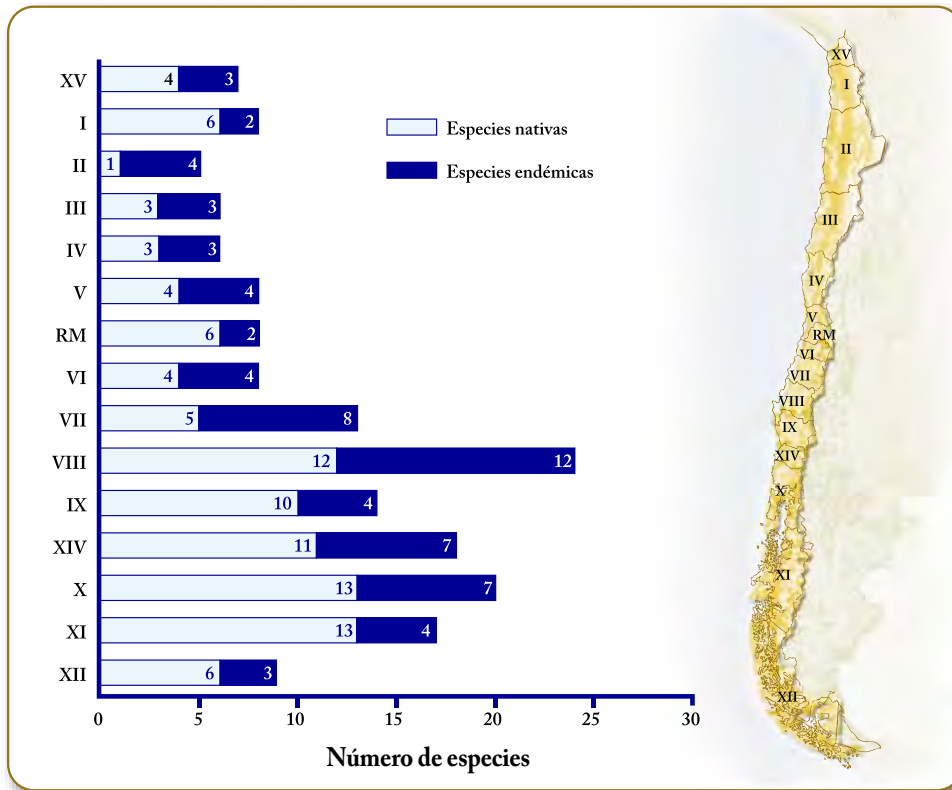


Figura 9.1. Distribución de las especies de anfibios en Chile. La gráfica destaca especies nativas, endémicas y el total de especies (nativas + endémicas) presentes en cada división geográfica del país desde la I a la XV regiones.

hasta la región de Aysén (Figura 9.1), patrón que ya había planteado Formas (1979b). En este rango la mayor riqueza esta dada por la presencia de los géneros *Alsodes* y *Eupsophus*, compuestos por 13 y 10 especies respectivamente (Apéndice 9.1). No obstante, existe una alta riqueza de especies distribuidas en el norte de Chile, como el caso del género *Telmatobius* (*T. chusmiensis*, *T. dankoi*, *T. fronteriensis*, *T. halli*, *T. marmoratus*, *T. peruvianus*, *T. pefauri*, *T. phillipi*, *T. vilamensis* y *T. zapahuirensis*) y *Pleurodema marmorata*, cuya presencia en Chile esta restringida a las regiones de Arica y Parinacota y Antofagasta (Apéndice 9.1). Mientras otras especies poseen un amplio rango de distribución (e.g., *Bufo arunco*, *B. spinulosus* y *Pleurodema thaul*) que se extiende a lo largo de Chile.

El valor de la riqueza de anfibios en Chile presenta grandes posibilidades de aumento en la medida que se aportan nuevos conocimientos, lo que ha sido corroborado por la creciente tasa de descripción de especies en áreas del país no prospectadas anteriormente. Esto ha llevado a que durante la última década se hayan descrito 15 nuevas especies (Ortiz & Díaz-Páez 2006) y reportado la presencia en Chile de anfibios descritos para la patagonia Argentina, como *Atelognathus ceii* (Basso 1998).



Liolaemus lorenzmuelleri, foto Antonieta Labra Lillo.

Reptiles

La riqueza específica de reptiles en Chile es mucho más amplia que la de anfibios (Núñez & Jaksic 1992, Pincheira-Donoso & Núñez 2005). El presente capítulo establece la presencia de 119 especies de saurios y colúbridos y cuatro especies de tortugas marinas (*Dermochelys coriacea*, *Lepidochelys olivacea*, *Caretta caretta* y *Chelonia mydas*) más dos tortugas exóticas, una terrestre proveniente de Argentina (*Chelonoidis chilensis*) y otra dulceacuícola introducida desde Estados Unidos, *Trachemys scripta*, de la cual existen reportes de observaciones en condiciones naturales (Núñez et al. 2002, Ibarra-Vidal 2007) (Apéndice 9.2).

Para los reptiles, la mayor riqueza específica se concentra en las áreas norte y centro, entre las regiones de Antofagasta y Biobío, disminuyendo hacia el extremo austral (Figura 9.2). En este escenario es posible encontrar especies sólo distribuidas en el norte (e.g., *Liolaemus atacamensis* y *Microlophus quadrivittatus*) o en el sur (e.g., *Diplolaemus darwinii* y *L. magellanicus*) y otras con rangos de distribución muy extensos (e.g., *L. lemniscatus* y *L. tenuis*). Sin embargo, para establecer la extensión real de cada taxón se hace necesario una revisión de los mapas de

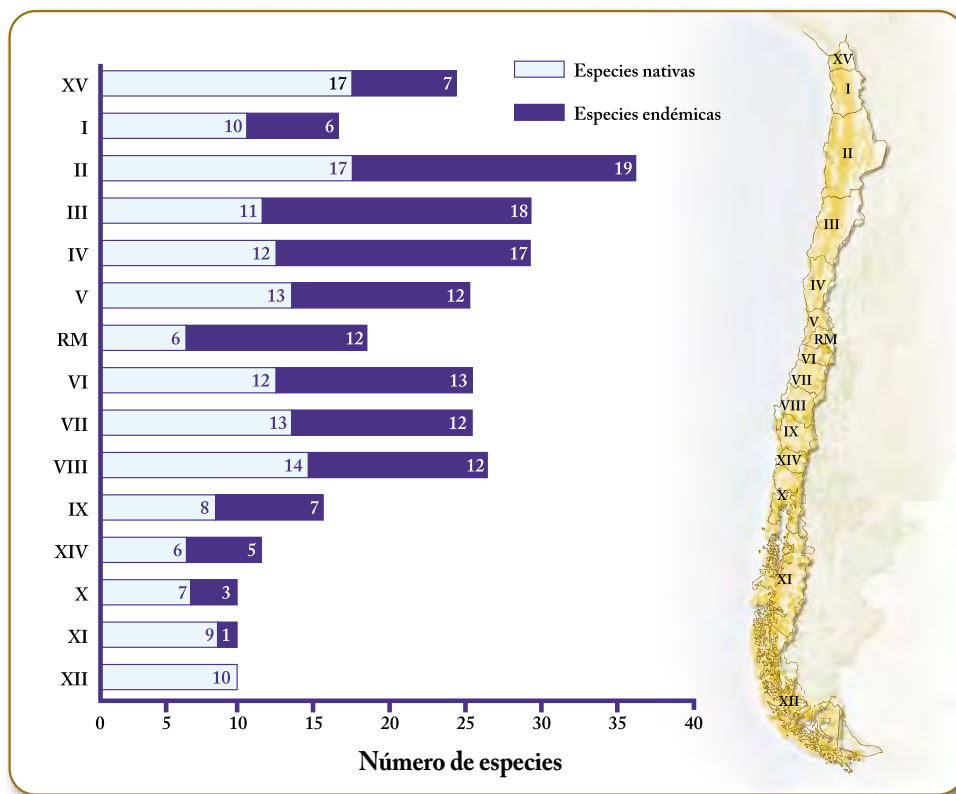


Figura 9.2. Distribución de las especies de reptiles en Chile. La gráfica destaca especies nativas, endémicas y el total de especies (nativas + endémicas) presentes en cada división geográfica del país desde la I a la XV regiones.

distribución actuales de las especies. Biogeográficamente, Veloso & Navarro (1988) analizaron la distribución de las especies de saurios continentales en base al esquema ecológico de di Castri (1968). Estos autores establecieron a la Isla de Tierra del Fuego como límite austral de distribución de los reptiles y determinaron que en el norte el límite estaría marcado por la altitud, llegando hasta los 4800 msnm en la Provincia de Parinacota. Posteriormente, Veloso et al. (1995) establecieron que la riqueza de especies de lagartos disminuye hacia los dos extremos del territorio nacional, concentrándose en las regiones desérticas litoral e interior del norte grande de Chile. Sin embargo, la revisión de los registros distribucionales para estos taxa presenta notorias dificultades, por cuanto no existe claridad sobre la validez taxonómica de muchas de las especies, con la consiguiente aparición de numerosas sinonimias, lo que provoca que las listas de especies varíen de autor en autor (e.g., ver Capítulo 8).

Núñez & Jaksic (1992) plantearon que aún falta conocer y describir un gran número de especies. Por esta razón, muchos trabajos muestran una serie de problemas nomenclaturales y de distribución, lo que dificulta el reconocimiento real de la diversidad de reptiles presentes en Chile. Por ejemplo, se han descrito recientemente nuevas especies para la ciencia (Núñez et al. 2000, 2001, 2003, 2004, Valladares et al. 2002, Pincheira-Donoso 2004a, Valladares 2004, Pincheira-Donoso & Núñez 2005, Pincheira-Donoso et al. 2007) o se han registrado nuevas localidades (Núñez 1992, Núñez & Navarro 1992, Moreno et al. 2000, 2001a,b, 2002a,b, Ortiz & Vidal 2001, Pincheira-Donoso 2004b, Méndez et al. 2005), pero a la fecha no existe un consenso entre los herpetólogos acerca de cuántas y cuáles especies de reptiles son las que habitan en Chile.



Liolaemus donosoi, foto Pablo Espejo.

Endemismos

Anfibios

En general, la batracofauna de Chile se caracteriza por un elevado grado de endemismo (Formas 1995, Díaz-Páez & Ortiz 2003, Ortiz & Ibarra-Vidal 2005, Ortiz & Díaz-Páez 2006 y Capítulo 8). Smith-Ramírez (2004) establece que el grado de endemismo sería mayor en la zona de la costa del bosque valdiviano, donde habitarían 20 especies de anfibios asociadas a los bosques costeros. De éstas, cuatro especies serían endémicas de la zona: *Insuetophrynus acarpicus*, *Eupsophus vertebralis*, *E. migueli* y *Telmatobufo australis* (Méndez et al. 2005).

Utilizando como base la referencia geopolítica, se consideran endémicas aquellas especies de exclusiva presencia en Chile. De acuerdo a la literatura, los primeros valores de endemismos reportados para los anfibios de Chile señalados por Formas (1979a) fueron de un 67%. Este valor aumentó en el año 1995 a 76% (Spotorno 1995) al reconocer especies como endémicas a 33 de las 43 especies descritas para Chile (Formas 1995). La revisión más reciente señala un 60,7%, el cual se encuentra centralizado en mayor porcentaje en la región subantártica o valdiviana, VIII - XIV región (Ortiz & Díaz-Páez 2006). La variación en el grado



Pleurodema bufonina, foto Helen Díaz-Páez.

de endemismo está afectada por la creciente tasa de descripción de especies, así como los nuevos registros distribucionales (Díaz-Páez & Williams 2001, Díaz-Páez & Carreño 2002, Sallaberry & Méndez 2002, Díaz-Páez & Nuñez 2002, Pincheira-Donoso & Díaz-Páez 2003, Díaz-Páez et al. 2003a,b, Escobar et al. 2005, Díaz-Páez & Ortiz 2006, Sallaberry et al. 2007a,b), los que han permitido actualizar la representatividad y los rangos de distribución de este grupo. Estos estudios han llevado a una ampliación de la distribución que ha excedido los límites territoriales de Chile, ocasionando un descenso en el porcentaje de endemismos, ya que algunas especies que se consideraban circunscritas al territorio nacional, han sido reportadas durante los últimos años en Argentina. Tal es el caso de *Eupsophus calcaratus*, *E. emiliopugini*, *E. vertebralis* y *Alsodes australis* (Christie & Úbeda 1996, Basso & Úbeda 1999, Úbeda et al. 1999, Úbeda 2000).

A nivel mundial, Chile está considerado dentro de los 20 países con porcentajes de endemismos más altos (Arroyo et al. 1999). De hecho al año 2004, Chile alcanzaba aproximadamente el 69% de endemismo, sobrepasando a países como India o Brasil, que contienen uno de los índices más altos en diversidad de anfibios (<http://www.globalamphibians.org>). De acuerdo a la presente revisión, el grado de endemismo está determinado por la presencia de un total de 58 especies, de las cuales 35 tendrían una distribución circunscrita exclusivamente a Chile, lo que otorga un 60,3% de endemismo a la fauna de anfibios del país.



Batrachyla nivaldoi, foto Helen Díaz-Páez.

El endemismo es un rasgo muy significativo en términos de conservación, por cuanto permite reconocer la importancia de la fauna en cada una de las zonas del país (Spotorno 1995, Capítulo 8). Al revisar la distribución de los anfibios a lo largo de Chile, se puede observar a la región del Biobío con la mayor proporción de especies endémicas (20,7%) (Figura 9.1, Tabla 9.1). Sin embargo, al comparar la proporción de especies endémicas en relación a las especies de anfibios que habitan en cada región, se obtiene que las regiones con mayor proporción de endemismo corresponden a Antofagasta, donde cuatro de las cinco especies son endémicas, y el Maule donde de las 13 especies presentes, ocho poseen el carácter de endémico (Figura 9.1, Tabla 9.1). La situación de la región del Maule es preocupante, por cuanto ésta es una de las áreas donde se ha intensificado la destrucción del bosque (Bustamante et al. 2005) lo que pone en riesgo la existencia de los anfibios que allí habitan (Méndez et al. 2005).

TABLA 9.1

Valores porcentuales de endemismo para anfibios y reptiles. % E.N. = Porcentaje de especies endémicas de Chile que habitan en cada región, calculado en relación al total de especies presentes en Chile. % E.R. = Proporción de especies endémicas en la región, calculado en relación con el total de especies descritas para dicha región. Los valores en azul corresponden a las regiones con mayores valores de endemismo.

Región		Anfibios		Reptiles	
		% E.N.	% E. R.	% E. N.	% E. R.
Arica y Parinacota	XV	5,2	42,9	5,7	29,2
Tarapacá	I	3,4	25	4,9	37,5
Antofagasta	II	6,9	80	14,8	50
Atacama	III	5,2	50	14,8	62,1
Coquimbo	IV	5,2	50	13,9	58,6
Valparaíso	V	6,9	50	9,8	48
Metropolitana	RM	3,4	25	9,8	66,7
Libertador Bernardo O'Higgins	VI	6,9	50	10,7	52
Maule	VII	13,8	61,5	9,8	48
Biobío	VIII	20,7	50	9,8	46,2
Araucanía	IX	6,9	28,6	5,7	46,7
Los Ríos	XIV	12,1	38,9	4,1	45,5
Los Lagos	X	12,1	35	2,5	30
Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo	XI	6,9	23,5	0,8	10
Magallanes y Antártida	XII	5,2	33,3	0	0

Reptiles

Los grados de endemismo determinados para los reptiles, resultan más bajos comparativamente que los de anfibios. Spotorno (1995) estableció un 58% de endemismo de un total de 94 especies. Sin embargo, la fauna actual de reptiles terrestres se encuentra compuesta por 119 especies lo que representa un 55,6% de endemismo para los saurios del país. Este valor, pese a ser inferior que el de anfibios, sigue siendo importante, por cuanto el endemismo de

reptiles en Chile tiene sus orígenes en el predominio de las lagartijas, en particular del género *Liolaemus*, que presenta una impresionante radiación adaptativa (Donoso-Barros 1966, Cei 1986, Pincheira-Donoso & Núñez 2005). A la fecha se conocen en Chile unas 83 especies de éste género, 50 de las cuales son consideradas endémicas de Chile.

Veloso et al. (1995) plantean la necesidad de intensificar el trabajo de terreno (recolección y catastro) en las regiones desérticas del norte de Chile, en particular de Antofagasta, rica en endemismos de saurios (Veloso et al. 1995). Para estos autores, la mayor parte de las especies endémicas se concentrarían entre las regiones de Tarapacá y Antofagasta. Sin embargo, de acuerdo a la presente revisión, los valores de endemismo para reptiles se concentran en la II (Antofagasta) y III (Atacama) región con un 14,8% (Tabla 9.1, Figura 9.2). Además, los mayores porcentajes de endemismo en relación al total de especies presentes por región, se encuentran en la Región de Atacama (62,1%) y en la región metropolitana (66,7%) (Tabla 9.1). Así, para la región metropolitana de las 18 especies presentes, 12 presentan el carácter de endémicas (Figura 9.2), principalmente por las especies únicas de zonas aledañas a Santiago, como *L. ramonensis*, *L. valdesianus*, *L. moradoensis* y *Pristidactylus volcanensis* (Donoso-Barros 1966, Lamborot & Díaz 1987).

Estado de conservación de las especies

Los criterios de la IUCN (2001) requieren conocer aspectos cuantitativos relativos a la biología poblacional y rangos de distribución de las especies. Sin embargo, aplicar estos parámetros a la categorización de herpetozoos en Chile resulta poco efectivo, debido a la falta de información adecuada de estos aspectos. En el “Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile” (Glade 1988), si bien se analizaron todas las especies conocidas a la época, sólo un 57,7% de los reptiles y un 69,8% de los anfibios descritos fueron catalogados en alguna categoría de conservación. Además, un 16,7% de anfibios y un 20% de reptiles recibieron el estatus de “Inadecuadamente Conocidas”, motivados principalmente por la ausencia de antecedentes de las especies.

Anfibios

En la categorización de Glade (1988), de las 43 especies reconocidas, sólo 33 fueron clasificadas en alguna categoría de conservación. Como consecuencia del conocimiento de nuevas especies, las categorizaciones posteriores de Núñez et al. (1997) y Díaz-Páez & Ortiz (2003) incorporaron un número mayor de especies (Figura 9.3). Al comparar el porcentaje de especies contenidas en cada categoría de conservación (Figura 9.3) se observan variaciones entre los diversos autores (Formas 1995, Núñez et al. 1997, Glade 1988, SAG 1998, Díaz-Páez & Ortiz 2003, IUCN 2007).

En una primera etapa, las categorizaciones realizadas en Chile se basaron en la experiencia y conocimientos de los especialistas, así Glade (1988), Formas (1995) y Núñez et al. (1997) utilizaron el criterio del panel de expertos. Al analizar las coincidencias entre las categorías asignadas a las diversas especies por estos autores se observa que Glade (1988) y Formas (1995) presentan un 87% de coincidencias, lo que era esperable, por cuanto la categorización publicada por Formas (1995) se basó en lo propuesto por Glade (1988), incorporando el total de especies conocidas a la fecha. La categorización de Núñez et al. (1997) al considerar el mismo criterio de panel de expertos, concuerda en un 79% con las categorizaciones incluidas en Glade (1988) y en un 89% con Formas (1995), donde 15 especies fueron categorizadas en forma similar a Glade (1988) y 21 especies con las de Formas (1995) (Apéndice 9.1).

En 1998 el Reglamento de la ley de caza publicado en la Cartilla de Caza por el SAG transcribe prácticamente en su integridad para su categorización lo indicado en Núñez et al. (1997), con la diferencia de que SAG considera categorizaciones en cuatro zonas administrativas:

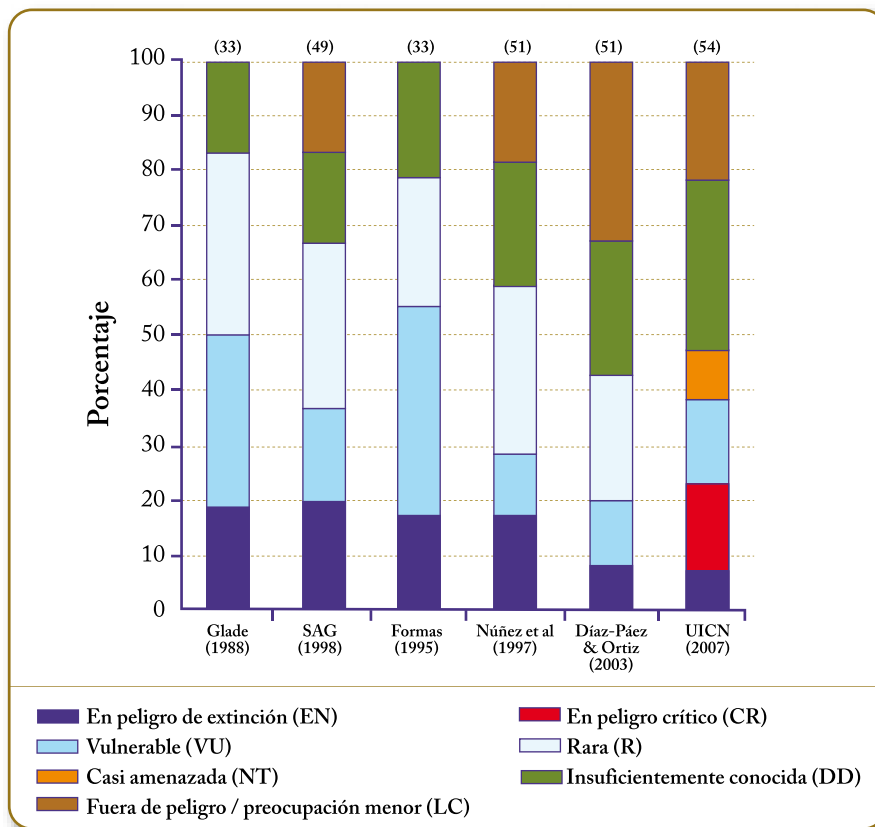


Figura 9.3. Análisis comparativo de las categorizaciones realizadas para anfibios de Chile. Asociado a cada leyenda se indica entre paréntesis la categoría equivalente de IUCN (2001), respecto a las utilizadas en Chile. Sobre cada barra y entre parentesis se indica el número de especies analizadas.

“Zona Norte” desde la I a III región; “Zona Central” entre las regiones IV a VII incluyendo la región metropolitana; “Zona Sur” desde la VIII a X región y “Zona Austral” para el extremo austral que comprende desde la XI a XII región (SAG 1998). Los resultados comparativos entre ambos trabajos proporcionan un 83% de similitud, donde 36 especies son categorizadas en forma similar (Apéndice 9.1).

La categorización más reciente de Díaz-Páez & Ortiz (2003) muestra una menor coincidencia en los estados de conservación con las anteriores propuestas, debido a que utiliza una metodología que incorpora aspectos de la biología de las especies (Reca et al. 1994). Por lo anterior, la categorización de Díaz-Páez & Ortiz (2003) presenta una alta similitud con las categorizaciones de la IUCN (2007) (77,3%). Entre las particularidades de esta categorización destaca la disminución de especies contenidas en las categorías “En Peligro” y “Vulnerable”, con el consiguiente aumento de las especies consideradas como “Fuera de Peligro” (e.g., *Batrachyla taeniata*, *Hylorina sylvatica*, *Pleurodema bufonina*, *Telmatobius peruvianus*, *Bufo arunco*, *B. atacamensis*, *B. papillosum*, *B. spinulosus* y *B. variegatus*) e “Insuficientemente Conocidas” (e.g., *Bufo rubropunctatus*).

En la categoría de especies “En Peligro” la única especie incorporada por todos los autores corresponde a *Rhinoderma rufum* (Apéndice 9.1). Otras especies de anfibios, como *Alsodes nodosus* y *A. tumultuosus* son asignadas a la categoría “En Peligro” por Glade (1988), Formas (1995) y Núñez et al. (1997), mientras que la IUCN (2007) las considera en “Casi Amenazada” y “En Peligro Crítico”, y Díaz-Páez & Ortiz (2003) como “Insuficientemente Conocida” y “Vulnerable” respectivamente. Otras discrepancias posibles de observar está en la categorización de especie “En Peligro”. Glade (1988) y Formas (1995) concuerden en un 50 % de las especies categorizadas (e.g., *Alsodes vanzolinii*, *Caudiverbera*

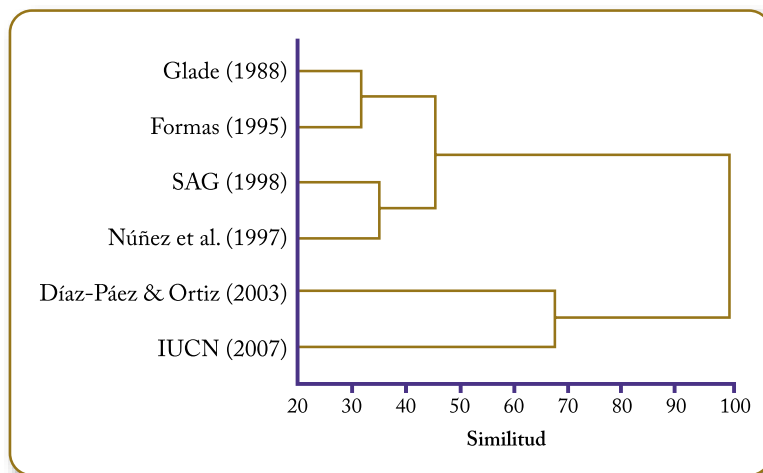


Figura 9.4. Dendrograma de similitud entre las categorizaciones de anfibios de Chile, realizadas por distintos autores. El dendrograma se basa en el coeficiente de correlación de Pearson.

caudiverbera, *Eupsophus migueli*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Alsodes montanus*, *Telmatobius halli* y *Rhinoderma darwini*). Mientras que las correspondencias entre Díaz-Páez & Ortiz (2003) con el trabajo de Núñez et al. (1997) son bastante bajas, 33,3 % de concordancia para esta categoría entre ambos análisis.

Situaciones destacables corresponden a la especie de *Alsodes vanzolinii*, categorizada como “Vulnerable” en Glade (1988) y Formas (1995), pero elevada a la situación de “En Peligro” por Núñez et al. (1997), SAG (1998) y Díaz-Páez & Ortiz (2003). Por otra parte, *Insuetophrynus acarpicus* fue incluida en la categoría de “Rara” por Núñez et al. (1997) y SAG (1998), pero Díaz-Páez & Ortiz (2003) la categorizan en “En Peligro” al igual que los trabajos de Glade (1988) y Formas (1995). Con respecto a la categoría “Vulnerable”, se observa que Formas (1995) mantiene el estatus de todas las especies asignadas a esta categoría por Glade (1988), incorporando dos especies (*Eupsophus insularis* y *Telmatobufo venustus*). Núñez et al. (1997) disminuyen el número de especies consideradas como “Vulnerables”, al elevar a una situación de “En Peligro” a *Alsodes vanzolinii*, *Caudiverbera caudiverbera* y *Rhinoderma darwini*. Sólo cuatro especies son categorizadas coincidentemente como “Vulnerables” por las propuestas previas (Glade 1988, Formas 1995, Núñez et al. 1997). Sin embargo, estas mismas especies (*Bufo arunco*, *B. atacamensis*, *B. spinulosus* y *Batrachyla taeniata*) resultan evaluadas como “Fuera de Peligro” por Díaz-Páez & Ortiz (2003). Las especies consideradas “Raras” son otro punto de conflicto, mientras Díaz-Páez & Ortiz (2003) reconocen a 12 especies en esta categoría, Núñez et al. (1997) considera a un número mayor, pero donde sólo nueve son las especies coincidentes (56%). Por otro lado se observó que cinco especies (*Alsodes barrioi*, *A. vittatus*, *Telmatobius pefauri*, *T. zapahuirensis* y *Telmatobufo bullocki*) son reconocidas en esta categoría por todas las propuestas.

Las categorías que presentan mayores disimilitudes entre los autores corresponden a las de “Insuficientemente Conocida” y “Fuera de Peligro”. Estas diferencias tendrían como factor principal el aumento del conocimiento adquirido. La fauna de anfibios ha aumentado en un 25% desde el trabajo de Glade (1988), y muchas de las especies de reciente descripción sólo son conocidas en su localidad tipo, por lo que se las han categorizado como “Insuficientemente Conocida”. Por otra parte, la ampliación de los rangos de distribución en otras especies, ha llevado a categorizarlas como “Fuera de Peligro”. Esto explicaría las diferencias entre ambas categorías, donde un 33,3 % coinciden en la categorización de “Fuera de Peligro” (*Batrachyla antartandica*, *B. leptopus*, *Eupsophus roseus*, *E. calcaratus*, *E. emiliopugini*, *E. vertebralis*), y sólo hay una coincidencia para la categoría de “Insuficientemente Conocida” (*Alsodes verrucosus*).

Díaz-Páez & Ortiz (2003) incorporan como “Insuficientemente Conocida” a *Alsodes nodosus* y como “Fuera de Peligro” a *Telmatobius marmoratus* y *T. peruvianus*. Esto es totalmente opuesto a lo establecido en los trabajos previos, donde se incorporaba a *A. nodosus* en la categoría de “En Peligro” y *T. marmoratus* y *T. peruvianus* como “Rara”. Otra diferencia se observa en la categoría de “Fuera de Peligro” donde Díaz-Páez & Ortiz (2003) incorporan a las especies de *Bufo variegatus*, *Hylorina sylvatica* y *Pleurodema bufonina*, todas categorizadas por Glade (1988), Formas (1995) y Núñez et al. (1997) como “Insuficientemente Conocida”, y las especies de *Bufo*

arunco, *B. atacamensis*, *B. papillosus*, *B. spinulosus*, *Batrachyla taeniata*, *Telmatobius marmoratus* y *Telmatobius peruvianus*, las que se encontraban incorporadas en las categorías de “Vulnerable” y/o “Rara”.

A la luz de estos antecedentes, parece ser que existe una mayor concordancia entre aquellas categorizaciones que utilizan un razonamiento intuitivo y subjetivo, acorde al mecanismo tradicional en Chile usada hasta la categorización de Núñez et al. (1997). Mientras que aquellas que incorporan antecedentes de la biología de las especies, basados principalmente en los criterios de la IUCN (2001) poseen una mayor similitud, como es posible de observar entre las categorizaciones de Díaz-Páez & Ortiz (2003) e IUCN (2007) (Figura 9.4). Es claro que estas diferencias se ajustan al grado de conocimiento de las especies en dos épocas diferentes. Las categorizaciones realizadas en Chile hasta el año 1998 estaban basadas en los paneles de expertos y no existían mayores antecedentes acerca de la biología y distribución de muchas de las especies. El avance en el conocimiento de estos y otros aspectos de la biología de las especies, ha permitido que a partir del 2003 se incorporen criterios más objetivos para la categorización de los estados de conservación. Esto se suma a la decisión del país establecida en el Reglamento para la clasificación de especies silvestres, DS 75 del Ministerio Secretaria General de la Republica (2005), la que incorpora los criterios de la IUCN (2001) para la categorización en estados de conservación de la flora y fauna en Chile.

Si observamos las especies de anfibios incorporadas a los listados de la IUCN (2007), se destaca el alto número de especies con “Datos Insuficientes” (16 especies), las que corresponden en especial a especies poco conocidas, de las cuales no se está al tanto de sus rangos de distribución y en general sólo se han reportado en su localidad tipo (e.g., *Telmatobius fronteriensis*, *T. vilamensis*, *Alsodes hugoi*, *Eupsophus queulensis*, *E. septentrionales*). Los datos de la IUCN (2007) (Figura 9.5) señalan al 44% de las especies catalogadas en alguna categoría

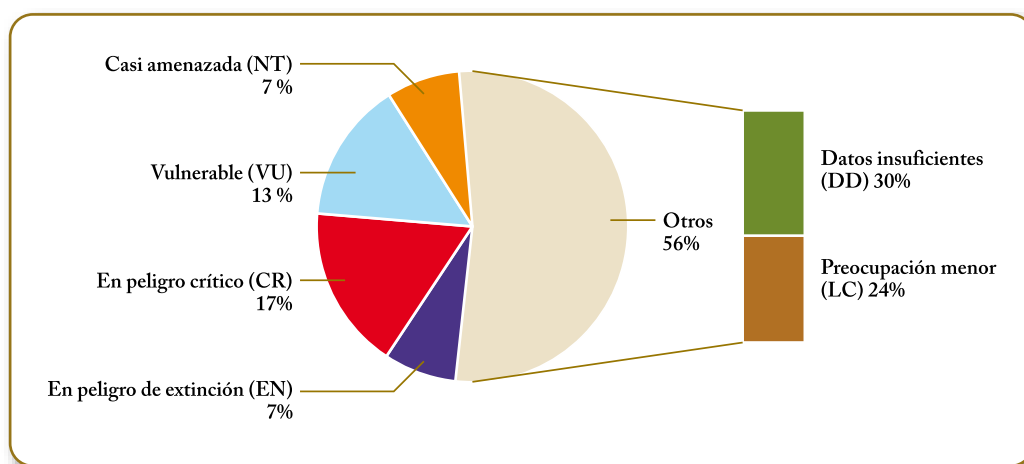


Figura 9.5. Porcentajes de especies de anfibios en categorías de riesgo de conservación de acuerdo a los datos proporcionados por IUCN (2007).

de amenaza o de casi amenaza (e.g., “En Peligro Crítico”, “En Peligro”, “Vulnerable”, “Casi Amenazado”). De estas nueve son consideradas en “Peligro Crítico”, cuatro en “En Peligro” y siete en “Vulnerable”.

Algunas especies poseen una amplia distribución (e.g., *Batrachyla taeniata*, *Caudiverbera caudiverbera* y *Pleurodema thaul*, Duellman & Veloso 1977, Formas 1979b, Sallaberry et al. 1981), por lo que usualmente no han sido consideradas como especies “En Peligro”. Sin embargo, *Batrachyla taeniata* presenta una distribución disjunta particular, que se ha asociado a los procesos de glaciaciones, lo que ha ocasionado que hayan poblaciones de una especie típica del bosque valdiviano en bosques relictos de la zona central de Chile (Quintero, Zapallar) (Sallaberry et al. 1981). Este ejemplo expone el problema de la conservación genética, por cuanto si bien *B. taeniata* se distribuye desde la provincia de Aconcagua hasta el Río Correntoso, en Aysén (Veloso & Navarro 1988), sus poblaciones resultan ecológicamente diferentes. El estudio de los modos reproductivos de las poblaciones de *B. taeniata* presente en las localidades de Melipilla y Valdivia, determinó la presencia



Bufo variegatus, foto Helen Díaz-Páez.

de adaptaciones reproductivas afectadas por las condiciones ambientales, incluyendo las composición florística y faunística, lo cual se relaciona con la diferenciación fitogeográfica de Pisano (1956) y ecológica de di Castri (1968) (Díaz et al. 1987). Esto plantea la necesidad de considerar la inclusión del componente de diversidad genética al momento de evaluar la situación de conservación de las especies.

Reptiles

En 1988 se consideraban 78 especies para Chile, de las cuales sólo 45 fueron incorporadas en categorías de conservación (Glade 1988). La categorización publicada por Glade (1988) presenta una alta similitud (44,6%) con las del SAG (1988) y con las de Núñez et al. (1997) (40,8%). Sin embargo, los valores de las categorizaciones bajan notoriamente cuando se comparan las de Núñez et al. (1997) con las de la IUCN (2007), con un 18% de similitud.

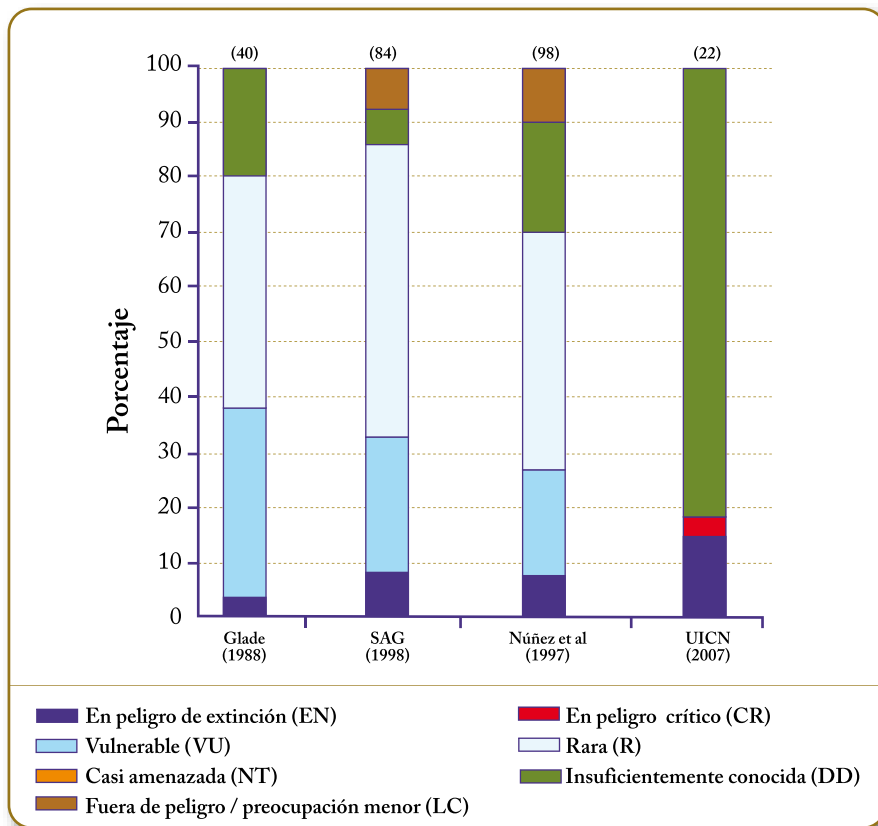


Figura 9.6. Análisis comparativo de las categorizaciones realizadas para reptiles de Chile. Asociado a cada leyenda se indica entre paréntesis la categoría equivalente de IUCN (2001), respecto a las utilizadas en Chile. Sobre cada barra y entre parentesis se indica el número de especies analizadas.

Al comparar el porcentaje de especies contenidas en cada categoría de conservación (Figura 9.6) se observan variaciones entre los diversos autores (Glade 1988, Núñez et al. 1997, SAG 1998, IUCN 2007). El Reglamento de la ley de caza incorporado en la Cartilla de Caza (SAG 1998) posee el mayor porcentaje de especies categorizadas en estados de riesgo (9,5% “En Peligro” y 22,6% “Vulnerable”), mientras que en Glade (1988) sólo un 2,5% estaban categorizadas “En Peligro de Extinción” pero el porcentaje de especies consideradas “Vulnerable” era mayor (35%). Pese a esto, todas las categorizaciones mantienen un cierto grado de congruencia (Apéndice 9.2) en algunas especies, como sucede por ejemplo con *Callopistes maculatus*, *Liolaemus nitidus*, *Philodryas chamissonis* y *Tachymenis chilensis* que son consideradas “Vulnerable” por todos los autores a excepción de los listados de la IUCN (2007), donde se categoriza a *C. maculatus*, *L. nitidus* y *P. chamissonis* con “Datos Insuficientes” y *T. chilensis*, no es incluida. Pese a estas parciales similitudes, en lo substancial, las categorizaciones establecidas por los diversos autores presentan una notoria variación. Las diferencias más importantes radican en las especies incorporadas en las categorías de “Rara”, “Vulnerable” y “En Peligro”.

Especies como *L. donosoi*, *Pristidactylus alvaroi*, *P. valeriae* y *P. volcanensis* son consideradas “Rara” por Glade (1988), pero Núñez et al. (1997) al igual que SAG (1998) las incorporan en la categoría de “En Peligro”. Lo mismo sucede con *L. kuhlmanni* y *L. lorenzmuelleri* las cuales son consideradas especies “Rara” por Glade (1988) y “Vulnerable” por Núñez et al. (1997) y SAG (1998). En el caso de *L. magellanicus* Glade (1988) y Núñez et al. (1997) la consideran “Rara” pero en SAG (1998) es incluida dentro de las “Vulnerable”.

Por otra parte, no existe uniformidad en las categorías de “Rara” e “Inadecuadamente Conocida”. Muchas de las especies que en las primeras categorizaciones se las incorporaba al estatus de “Inadecuadamente Conocida”, fueron con posterioridad asignadas a la categoría de “Rara”, probablemente debido a que a pesar de mayores prospecciones, sus antecedentes tanto biológicos como distribucionales no fueron aumentados (Glade 1988, Núñez et al. 1997, SAG

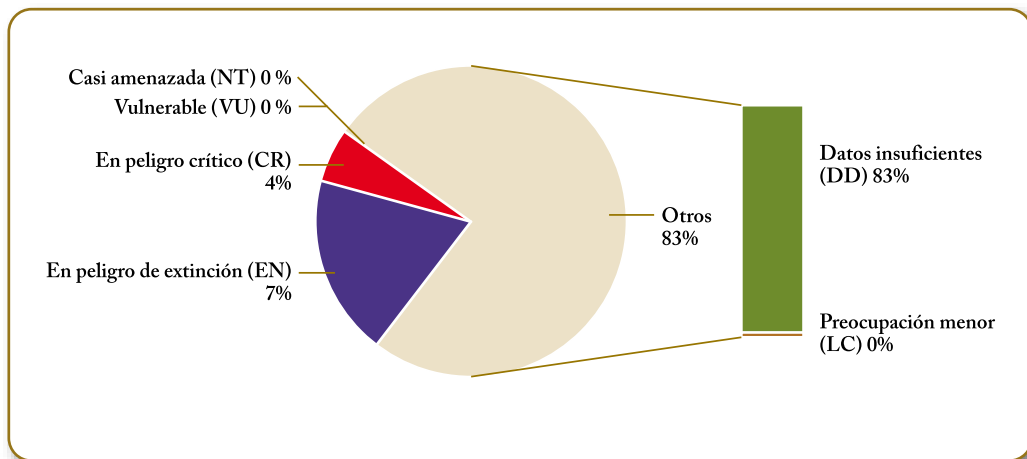


Figura 9.7. Porcentajes de especies de reptiles en categorías de riesgo de conservación de acuerdo a los datos proporcionados por IUCN (2007).

1998). Este es el caso de especies como *Homonota gaudichaudii*, *H. penai*, *Liolaemus fitzingerii*, *L. kingi* y *L. stolzmanni* que en Glade (1988) estaban asignadas a la categoría de “Inadecuadamente Conocida” y que posteriormente Nuñez et al. (1997) y SAG (1998) categorizan como “Rara”. En otros casos, la tendencia ha sido aumentar el estatus de riesgo, tal como *Phymaturus palluma* y *Pristidactylus torquatus*.

La evolución de las categorizaciones permite reconocer la incorporación de nuevos antecedentes de la biología de las especies. Como ejemplo de esto, se puede citar a *Philodryas tachymenoides* y *Phrynosaura (Liolaemus) rechei*, las que cambian notoriamente su categorización; *P. tachymenoides* pasa de “Vulnerable” en Glade (1988) a “Rara” al establecerse que la especie posee un riesgo de conservación relacionado con su limitada presencia en el país, y *P. rechei* después de ser considerada “Rara” por Glade (1988) es catalogada como “Inadecuadamente Conocida” en respuesta a la falta de antecedentes sobre la especie (Apéndice 9.2). Además para los reptiles, ninguna categorización se acerca a lo planteado por la IUCN (2007), donde existe un alto porcentaje (83%) de especies consideradas con “Datos Insuficientes” (Figura 9.7), las que corresponden en especial a especies poco conocidas y que en general sólo se han reportado de su localidad tipo. La IUCN (2007) reconoce con un riesgo de conservación a cuatro especies de reptiles marinos, donde tres están categorizadas como en “En Peligro” (*Caretta caretta*, *Chelonia mydas* y *Lepidochelys olivacea*) y una “En Peligro Crítico” (*Dermochelys coriacea*), pero no se indican los reptiles terrestres.

La Figura 9.8 muestra que para los reptiles existe una gran brecha que salvar, por cuanto en la actualidad las categorizaciones existentes se encuentran muy lejanas a los planteamientos de la IUCN (2007). Es así como las mayores similitudes se encuentran entre las categorizaciones publicadas por Nuñez et al. (1997) y la Cartilla de Caza del SAG (1998) (84,6%) ya que estas se han basado exclusivamente en el criterio de panel de expertos.

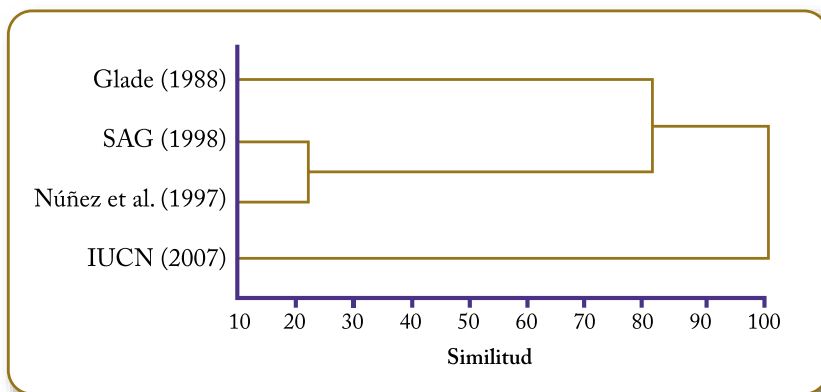


Figura 9.8. Dendrograma de similitud entre las categorizaciones de reptiles de Chile, realizadas por distintos autores. El dendrograma se basa en el coeficiente de correlación de Pearson.

Conclusiones

Durante las últimas décadas han surgido numerosos intentos para actualizar los estados de conservación de la fauna que habita en Chile. Los estudios abarcan la problemática desde una escala regional (Ortiz et al. 1990, 1994) hasta una nacional (Glade 1988, Formas 1995, Núñez et al. 1997, SAG 1998), pero estos trabajos no utilizan métodos cuantificables. Las nuevas tendencias en categorización han tratado de reunir los aspectos mencionados por la IUCN (2001) por medio de la incorporación de datos acerca de la biología y ecología de las especies. En Chile esto se ha logrado en mamíferos (Cofré & Marquet 1999) y en anfibios por Díaz-Páez & Ortiz (2003) quienes lo aplican bajo la variante de Reca et al. (1994). La situación para los reptiles es aún lejana. Sin embargo, los lineamientos actuales en el país, plantean una unificación de criterios con los expuestos por la UICN (2007). En el año 2005 se ha publicado el Reglamento para la clasificación de especies de fauna y flora (Decreto N° 75 de 2005 del Ministerio Secretaria General de la Presidencia). En este reglamento se señala explícitamente que en el proceso de clasificación debe utilizarse los criterios de la IUCN (2001). Esto ha llevado a que en forma reciente se estén realizando estudios para establecer los estatus de conservación de diversos taxa de vertebrados en el país, todos bajo el alero de la Comisión Nacional del Medio Ambiente (CONAMA), y de los cuales se espera emerjan nuevas categorizaciones tanto para anfibios como reptiles. En el caso particular de los anfibios, el año 2006 se efectuó la evaluación de 41 especies, de las cuales 28 fueron clasificadas en alguna categoría de conservación, lo que será publicado durante el 2008.

Por otra parte, las especies de anfibios posibles de encontrar en Chile no están listadas en los apéndices de CITES, aún cuando existen datos acerca de su explotación y comercialización a pequeña y mediana escala (Cabrera 1977, Ortiz 1988, Iriarte et al. 1997). Sin embargo, a nivel de estrategias de conservación se reconoce un mayor esfuerzo orientado a la protección de este



Xenopus laevis o rana africana. Especie introducida en Chile. A la izquierda es posible ver un individuo adulto (foto Rigoberto Solís), y a la derecha un grupo de juveniles en proceso de dispersión (foto Gabriel Lobos).

taxón (Young et al. 2004). Es así como en los listados de la IUCN en 1996 sólo se consideraba a una especie en categoría de riesgo, específicamente como “Vulnerable” (*Insuetophrynus acarpicus*). Hoy en día forman parte de la lista roja de especies amenazadas de la IUCN (2007) 20 especies, incorporadas en las más altas categorías de riesgo: cuatro “En Peligro” (*Eupsophus contulmoensis*, *E. emiliopugini*, *E. nabuelbutensis* y *Telmatobufo venustus*), nueve “En Peligro Crítico” (*Alsodes montanus*, *A. tumultuosus*, *A. vanzolinii*, *Eupsophus insulares*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Telmatobius pefauri*, *T. zapahuirensis*, *Telmatobufo bullocki* y *Rhinoderma rufum*) y siete en categoría “Vulnerable” (*Bufo rubropunctatus*, *Alsodes barrioi*, *Caudiverbera caudiverbera*, *Telmatobius marmoratus*, *T. peruvianus*, *Telmatobufo australis* y *Rhinoderma darwinii*).

Para los reptiles la situación no es tan auspiciosa. Las categorizaciones realizadas a nivel nacional se ven afectadas por la falta de consenso entre los herpetólogos sobre la taxonomía de las especies presentes en el territorio nacional, por lo que aún no están claros las sinonimias y límites distribucionales de las especies que integran este taxón. Al igual que para los anfibios, las categorizaciones realizadas a la fecha han sido de carácter intuitivo, basados principalmente en la experiencia de los expertos (Glade 1988, Núñez et al. 1997 y SAG 1998). Por otra parte, las especies incorporadas en la lista roja de especies amenazadas de la IUCN (2007) presentes en Chile, en su mayor parte corresponde a especies catalogadas como “Datos Insuficientes” y sólo las especies de tortugas marinas se encuentran en las categorías de mayor riesgo de “En Peligro Crítico” y “En Peligro”.

Si bien los reptiles tienen especies incorporadas en los apéndices de CITES, donde es posible encontrar a todas las tortugas marinas que llegan a las costa de Chile (*Caretta caretta*, *Chelonia mydas*, *Dermochelys coriacea*, *Lepidactylus olivacea*), no existe ningún reptil terrestre presente en estos listados a pesar de que existen datos concretos del uso de *Callopistes maculatus* para tráfico y comercio, que han determinado una preocupación sobre ella. Auliya (2003) la incluye dentro de las especies no-CITES de mayor tráfico en las tiendas de mascotas en Europa. De acuerdo a Fitzgerald & Ortiz (1994) *C. maculatus* se encuentra “En Peligro” en todo su rango de distribución debido a la destrucción del hábitat, y en los años recientes, por la fuerte captura para suplir la demanda externa de mascotas. De esta manera, se estima que entre 1981 y 1991 se exportaron a lo menos 2400 especímenes vivos (JNCC 1993). Cei & Lescure (1985) indican que su piel se usa para artesanías.

Agradecimientos

El trabajo reciente de recolección y análisis de los estados de conservación de los herpetozoos en Chile ha sido financiado por el proyecto DIUC 205.412.004-1.0. Los autores agradecen a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios.

Literatura citada

- Alford R & S Richards (1999) Global amphibian declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology & Systematic* 30: 133-165.
- Armesto JJ, C Villagrán & MTK Arroyo (1995) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 477 pp.
- Arroyo MTK, R Rozzi, J Simonetti, PM Marquet & M Sallaberry (1999) Región central de Chile. En: Mittemeier RA, N Myers & CE Mittermier (eds), *Biodiversidad amenazada. Las ecorregiones terrestres prioritarias del mundo*: 161-171. CIMEX SA, México.
- Auliya M (2003) Hot trade in cool creatures. A review of the live reptile trade in the European Union in the 1990s with a focus on Germany. A traffic Europe report. published by TRAFFIC Europe for IUCN, Brussels, Belgium. 105pp.
- Baker JM R (1999) Abundance and survival rates of great crested newts (*Triturus cristatus*) at a pond in central England: Monitoring individuals. *Herpetological Journal* 9: 1-8.
- Basso N (1998) A new telmatobiine leptodactylid frog of the genus *Atelognathus* from Patagonia. *Herpetologica* 54: 44-52.
- Basso N & C Úbeda (1999) Geographic distribution. *Eupsophus vertebralis*. *Herpetological Review* 30: 172.
- Benavides E, JC Ortiz & R Formas (2002) A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from northern Chile. *Herpetologica* 58: 210-220.
- Blaustein AR & DB Wake (1995) Declining amphibian populations: Global phenomenon? *Trends in Ecology & Evolution* 5: 203-204.
- Bustamante RO, JA Simonetti, AA Grez & J San Martín (2005) Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque Maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. En: Smith-Ramírez CC, JJ Armesto & C Valdovinos (eds), *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*: 529-539. Editorial Universitaria, Santiago.
- Cabrera J (1977) Adaptación y cultivo de *Caudiverbera caudiverbera* (Linneus) en medios artificiales. *Gayana (Chile)* 5: 111-112.
- Cei JM (1986) Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monografía IV Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*. 527 pp.
- Cei JM & J Lescure (1985) Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782 et revalidation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia, Sauria). *Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) Series 7A(4), 2*: 451-459.
- Christie M & C Úbeda (1996) Geographic distribution. *Eupsophus calcaratus*. *Herpetological Review* 27: 149.
- Cofré H & PA Marquet (1999) Conservation status, rarity, and geographic priorities for conservation of Chilean mammals: an assessment. *Biological Conservation* 88: 53-68.
- Cuevas CC & JR Formas (2001) A new species of *Alsodes* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Central Chile. *Amphibia-Reptilia* 22: 187-198.
- Cuevas CC & JR Formas (2002) *Telmatobius philippii*, una nueva especie de rana acuática de Ollagüe norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 245-258.

- Cuevas CC & JR Formas (2005) A new frog of the genus *Alsodes* (Leptodactylidae) from the Tolhuaca National Park, Andes Range, southern Chile. *Amphibia-Reptilia* 26: 39.
- di Castri F (1968) Equisse écologique du Chili. *Biologie de l'Amérique australe*. En: Deboutville CL & E Rapaport (eds), *Etude sur la faune du Sol*. Vol. IV: 7-52. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, France.
- Díaz N, M Sallaberry & J Valencia (1987) Microhabitat and reproductive traits in populations of the frog *Batrachyla taeniata*. *Journal of Herpetology* 21: 317-323.
- Díaz-Páez H & C Williams (2001) Geographic distribution. *Batrachyla nivaldoi*. *Herpetological Review* 32: 189.
- Díaz-Páez H & E Carreño (2002) Geographic distribution. *Batrachyla nivaldoi* (Nibaldo's Wood Frog). *Herpetological Review* 33: 218.
- Díaz-Páez H & JJ Nuñez (2002) Geographic distribution. *Eupsophus emiliopugini* (NCN). *Herpetological Review* 33: 220.
- Díaz-Páez H & JC Ortiz (2003) Evaluación del estado de conservación de los anfibios en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 509-525.
- Díaz-Páez H & JC Ortiz (2006) Geographic distribution. *Batrachyla leptopus* (Marbled Wood Frog). *Herpetological Review* 37:485-486.
- Díaz-Páez H, Berríos P & S Young (2003a) Geographic distribution. *Eupsophus calcaratus* (Chiloé Island ground frog). *Herpetological Review* 34: 380.
- Díaz-Páez H, Berríos P & S Young (2003b) Geographic distribution. *Batrachyla antartandica* (Marbled Wood Frog). *Herpetological Review* 34: 379- 380.
- Donoso-Barros R (1966) *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago, Chile. 604 pp.
- Duellman WE (1979) The herpetofauna of the Andes: Patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. En: Duellman W (ed), *The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal*: 371-459. Museum of Natural History, University of Kansas. Monograph N°7.
- Duellman WE & A Veloso (1977) Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographic model. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* 64: 1-46.
- Escobar M, C Estades, M Falcy & M Vukasovic (2005) Geographic distribution. *Telmatobufo bullocki*. *Herpetological Review* 36: 77.
- Fitzgerald L & JC Ortiz (1994) Analyses of proposals to amend the CITES appendices. IUCN Species Survival Commission TRAFFIC Network. 174-176.
- Formas JR (1979a) La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: Duellman WE (ed), *The South American Herpetofauna*: 341-379. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA.
- Formas JR (1979b) Los anfibios del bosque temperado del sur de Chile: una aproximación sobre su origen. *Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile)* 12: 191-196.
- Formas JR (1995) Anfibios. En: Simonetti J, MK Arroyo, A Spotorno & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 314-325. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT. Santiago, Chile.
- Formas JR, C Úbeda, C Cuevas & J Nuñez (1997) *Alsodes australis*, a new species of Leptodactylid frog from the temperate *Nothofagus* forest of Southern Chile and Argentina. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 32: 200-211.

- Formas JR, C Cuevas & J Núñez (1998) A new species of *Alsodes* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 111: 521- 530.
- Formas JR, CC Cuevas & LM Brieva (2002) A new species of *Alsodes* (Anura: Leptodactylidae) from Cerro Mirador, Cordillera Pelada, southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 115: 708-719.
- Formas, JR, E Benavides & C Cuevas (2003) A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. Herpetologica 59: 253-270.
- Formas JR, CC Cuevas & JJ Nuñez (2006) A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from northern Chile. Herpetologica 62: 173-183.
- Glade A (1988) Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile. Corporación Nacional Forestal. Impresiones Comerciales S.A., Santiago, Chile. 65 pp.
- Houlaghan JE, CS Findlay, BR Schmidt, AH Meyer & SL Kuzmin (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. Nature 404: 752-755.
- Ibarra-Vidal H 2007 Registro de la tortuga de orejas rojas *Trachemys scripta elegans* (Wied-Neuwied, 1838) (Testudinata: Emydidae) en un humedal de Concepción, sur de Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 78: 49-50.
- Ibarra-Vidal H, F Torres & JC Ortiz (2004) *Eupsophus septentrionalis* n. sp., nueva especie de Leptodactylidae (Amphibia) de Chile central. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 75: 91-102.
- Iriarte JA, P Feinsinger & FM Jaksic (1997) Trends in wildlife use and trade in Chile. Biological Conservation 81: 9-20.
- Iriarte JA, A Lobos & FM Jaksic (2005) Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. Revista Chilena de Historia Natural 78: 143-154.
- IUCN (2001) Categorías y criterios de la lista roja de la IUCN: Versión 3.1. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. ii + 33 pp. <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/redlistcatspanish.pdf>
- IUCN (2004) Conservation international and nature serve. Global amphibian assessment. www.globalamphibians.org
- IUCN (2007) IUCN Red list of threatened species. Base de datos: <http://www.iucnredlist.org>
- Jaksic FM (1997) Ecología de los vertebrados de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile. 262 pp.
- JNCC (1993) Review of UK import of non CITES fauna from 1980 - 1991. Joint Nature Conservation Committee Report N 126. Compiled by the world conservation monitoring centre in collaboration with TRAFFIC international. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Lamborot M & NF Díaz (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. Journal of Herpetology 21: 29-37.
- Lips KR, PA Burrowes, JR Mendelson & G Parra-Olea (2005) Amphibian declines in Latin America: widespread population declines, extinctions, and impacts. Biotropica 37: 163-165.
- Méndez MA, E Soto, F Torres-Pérez & A Veloso (2005) Anfibios y reptiles de los bosques de la cordillera de la Costa En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds), Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 441-455. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

- Meriggio V, A Veloso, S Young & H Nuñez (2004) *Atelognathus jeinimenensis* n.sp. de Leptodactylidae para el sur de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 53: 99-123.
- Moreno R, J Moreno, F Torres & JC Ortiz (2000) Reptiles del Parque Nacional “Nevado de Tres Cruces” (III Región, Chile). Boletín de la Sociedad de Biología Concepción (Chile) 71: 41-43.
- Moreno R, JC Ortiz, J Moreno & F Torres-Pérez (2001a) Geographic distribution. *Liolaemus nitidus*. Herpetological Review 32: 276.
- Moreno R, J Moreno, F Torres-Pérez, JC Ortiz & A Breskovic (2001b) Herpetological Catalogue of Museo del Mar of Arturo Prat University, Iquique, Chile. Gayana (Chile) 65: 149-153.
- Moreno R, M Vidal & JC Ortiz (2002a) Geographic distribution. *Liolaemus chiliensis*. Herpetological Review 33: 226.
- Moreno R, J Moreno, JC Ortiz, P Victoriano & F Torres-Pérez (2002b) Herpetofauna del Parque Nacional Llanos de Challe (III Región, Chile). Gayana (Chile) 66: 7-10.
- Núñez H (1992) Geographical data of Chilean lizards and snakes in the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago Chile, Smithsonian Herpetological Information Service 91: 1-29.
- Núñez H & FM Jaksic (1992) Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 43: 63-91.
- Núñez H & J Navarro (1992) Adiciones a la herpetofauna de Chile. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 322: 3-7.
- Núñez H, V Maldonado & R Pérez (1997) Reunión de trabajo con especialistas de herpetología para categorización de especies según estados de conservación. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 329: 12-19.
- Núñez H, J Navarro & A Veloso (2000) *Liolaemus foxi*, una nueva especie de lagarto para el norte de Chile (Squamata: Reptilia: Sauria) Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 17: 257-268.
- Núñez H, JA Schulte II & C Garín (2001) *Liolaemus josephorum*, nueva especie de lagartija para el norte de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 50: 91-107.
- Núñez H, D Pincheira-Donoso & C Craig (2002) *Trachemys scripta elegans* (Wied, 1838) (Testudinata: Emydidae), tortuga de orejas rojas en el Cajón del Maipo, Chile. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile): 43-44.
- Núñez H, J Navarro, C Garín, D Pincheira-Donoso & V Meriggio (2003) *Phrynosaura manueli* y *Phrynosaura torresi*, nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile (Squamata: Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 52: 67-88.
- Núñez H, D Pincheira-Donoso & C Garín (2004) *Liolaemus bajeki*, nueva especie de lagartija de Chile (Squamata, Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 53: 85-97.
- Ortiz JC (1988) Situación de la exportación de los vertebrados terrestres chilenos. Comunicaciones del Museo Regional de Concepción (Chile) 2: 37-41.
- Ortiz JC & M Vidal (2001) Geographic distribution. *Microlophus theresioides* (Pampa's runner). Herpetological Review 32: 120.
- Ortiz JC & H Ibarra-Vidal (2005) Anfibios y reptiles de la cordillera de Nahuelbuta. En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds), Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 427-440. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado del conocimiento de los anfibios en Chile. Gayana Zoología (Chile) 70: 114-121.

- Ortiz JC, F Troncoso, H Ibarra-Vidal & H Núñez (1990) Lista sistemática, distribución, estado de conservación y clave para los herpetozoos de la VIII Región, Chile. *Comunicaciones del Museo Regional de Concepción (Chile)* 4: 31-43.
- Ortiz JC, V Quintana & H Ibarra-Vidal (1994) Vertebrados terrestres con problemas de conservación en la cuenca del Bío-Bío y mar adyacente. Ediciones Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 152 pp.
- Pincheira-Donoso D (2004a) Una nueva especie del genero *Phymaturus* (Iguania: Tropicuridae: Liolaemini) del centro sur de Chile. *Multequina (Argentina)* 13, 57-70.
- Pincheira-Donoso D (2004b) Primer registro para Chile de *Liolaemus coeruleus* Cei y Ortiz, 1983 (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae), con comentarios adicionales sobre sus relaciones sistemáticas. *Multequina (Argentina)* 12: 17-22.
- Pincheira-Donoso D & H Díaz-Páez (2003) Geographic distribution. *Batrachyla nivaldoi* (Nivaldo's Wood Frog). *Herpetological Review* 34: 256.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae) Taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 59: 1-486.
- Pincheira-Donoso D, JA Scolaro & JA Schulte II (2007) The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: Molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. *Zootaxa* 1452: 25-42.
- Pisano E (1956) Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile. *Agronomía (Chile)* 2:30-33.
- Reca A, C Úbeda & D Grigera (1994) Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical (Argentina)* 1: 17-28.
- Sallaberry M & MA Méndez (2002) Geographic distribution. *Bufo atacamensis*. *Herpetological Review* 33: 218-219.
- Sallaberry M, J Valencia & N Díaz (1981) Distribución y ambiente de *Batrachyla taeniata* (Girard) en Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 38: 61-67.
- Sallaberry M, ER Soto, C Correa & M Méndez (2007a) Geographic distribution. *Bufo atacamensis*. *Herpetological Review* 38: 254.
- Sallaberry M, L Pastene, C Correa & MA Méndez (2007b) Geographic distribution. *Pleurodema marmorata*. *Herpetological Review* 38: 349.
- SAG, Servicio Agrícola y Ganadero (1998) Reglamento de la Ley de Caza Decreto Supremo N°5 de enero de 1998. En: *Legislación sobre fauna silvestre: 29-34*. Departamento de Protección de los recursos Naturales Renovables, subdepartamento de vida silvestre Servicio Agrícola y Ganadero, Santiago, Chile.
- Sites JW & JC Marshall (2003) Delimiting species: A renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology & Evolution* 18:462-70
- Spotorno A (1995) Vertebrados. En: Simonetti J, MKT Arroyo, A Spotorno & E Losada (eds), *Biodiversidad de Chile: 299-301*, CONICYT. Santiago, Chile.
- Smith-Ramírez C (2004) The Chilean coastal range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity & Conservation* 13: 373-393.
- Solís R, G Lobos & A Iriarte (2004) Antecedentes sobre la biología de *Xenopus laevis* y su introducción en Chile. Universidad de Chile y Servicio Agrícola Ganadero, Santiago de Chile. 94 pp.

- Úbeda C (2000) Geographic distribution. *Alsodes australis*. Herpetological Review 31: 249.
- Úbeda C, Ramilo E, Chehébar C & F Vidoz (1999) Geographic distribution. *Eupsophus emiliopugini*. Herpetological Review 30: 230.
- Valladares JP (2004) Nueva especie de lagarto del género *Liolaemus* (Reptilia: Liolaemidae) del norte de Chile, previamente confundido con *Liolaemus* (= *Phrynosaura*) *reichei*. Cuadernos de Herpetología (Argentina) 18: 41-51.
- Valladares JP, R Etheridge, J Schulte II, G Manriquez & A Spotorno (2002) Nueva especie de lagartija del norte de Chile, *Liolaemus molinai* (Reptilia: Liolaeminae). Revista Chilena de Historia Natural 75: 473-489.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino 6: 481-539.
- Veloso A, JC Ortiz, J Navarro, H Nuñez, P Espejo & MA Labra (1995) Reptiles. En: Simonetti JA, MKT Arroyo, A Spotorno & E Lozada (eds), Diversidad Biológica de Chile: 326-335. CONICYT, Santiago, Chile.
- Young BE, KR Lips, JK Reaser, R Ibáñez, AW Salas, JR Cedeño, LA Coloma, S Ron, E La Marca, JR Meyer, A Muñoz, F Bolaños, G Chaves & D Romo (2001) Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. Conservation Biology 15: 1213-1223.
- Young BE, SN Stuart, JS Chanson, NA Cox & TM Boucher (2004) Joyas que están desapareciendo: El estado de los anfibios en el nuevo mundo. NatureServe. Arlington, Virginia. 53 pp.
- Zug GR, LJ Vitt & JP Caldwell (2001) Community and geographical ecology. En: Vitt LJ & JP Caldwell (eds), Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles: 315-338. Academic Press 2da ed. California.

APENDICE 9.1

Categorías y criterios de conservación para los anfibios presentes en Chile. CR = Peligro Crítico; EN = En Peligro; DD = Datos Insuficientes; F = Fuera de Peligro; I = Insuficientemente Conocida; LC = Preocupación Menor; NE = No Determinado; NT Casi Amenazada; P = Peligro de Extinción; R = Rara; V = Vulnerable; VU = Vulnerable; X = No Definido.

Especie	Autores	Distribución por regiones	Distribución altitudinal (msnm)	Glade (1988)	Formas (1995)	Núñez et al. (1997)	SAG (1998)	Díaz-Páez & Ortiz (2003)	IUCN (2007)
<i>Bufo arino</i>	(Molina, 1782)	II-V, RM-IX	50-1500	V	V	V	V	F	LC
<i>Bufo atacamensis</i>	Cei, 1961	II-IV	250-2500	V	V	V	P/I	F	LC
<i>Bufo papilloso</i>	Phillipi, 1902	VII-X	? - 1000	R	R	V	R	F	LC
<i>Bufo rubropunctatus</i>	Guichenot, 1848	VIII-X	200-800	V	V	R	P	I	VU
<i>Bufo spinulosus</i>	Wiegman, 1835	XV-IV, RM-VII	50-4500	V	V	V	V	F	LC
<i>Bufo variegatus</i>	(Günther, 1870)	VIII-XII	20-2000	I	I	I	I/F	F	LC
<i>Alsodes australis</i>	Formas, Úbeda, Cuevas & Núñez, 1997	XI-XII	250				NE	I	DD
<i>Alsodes barroi</i>	Veloso, Díaz, Iruira & Penna, 1981	VIII-IX	1000-1.500	R	R	R	R	R	VU
<i>Alsodes hugoi</i>	Cuevas & Formas, 2001	VII	900					I	DD
<i>Alsodes igneus</i>	Cuevas & Formas, 2005	IX	900-950						DD
<i>Alsodes karwinskari</i>	Formas, Cuevas & Núñez, 1998	XI-XII	8				NE	I	DD
<i>Alsodes montanus</i>	(Lataste, 1902)	RM	2300-3000	I	P	P	P	P	CR
<i>Alsodes monticola</i>	Bell, 1843	X-XI	500-1000		X	F	R/F	I	DD
<i>Alsodes nodosus</i>	(Duméril & Bibron, 1841)	RM, IV-VII	50-1500	P	P	P/V	P	I	NT
<i>Alsodes tumulhuus</i>	Veloso, Iruira & Galleguillos, 1979	RM, VI	2600, 3000	P	P	P/I	P	V	CR
<i>Alsodes vuldiviensis</i>	Formas, Cuevas & Brieva, 2002	XIV-X	1000-1100						DD
<i>Alsodes vanzolinii</i>	(Donoso-Barros, 1974)	VIII	100-500?	V	V	P	P	P	CR
<i>Alsodes verrucosus</i>	(Phillipi, 1902)	X, XII	500-1000?	I	I	I	I	I	DD
<i>Alsodes vittatus</i>	(Phillipi, 1902)	VIII	1000?		R	R	R	R	DD
<i>Atelognathus celi</i>	Basso, 1988	XI	450						DD
<i>Atelognathus grandisonae</i>	(Lynch, 1975)	XII	250	I	R	R	R	R	DD
<i>Atelognathus jelskimensis</i>	Meriggio, Veloso, Young & Núñez, 2004	XI	1000-1300						NT
<i>Batrachyla antartandica</i>	Barrio, 1967	XIV-XII	50-1000		X	F	F	F	LC
<i>Batrachyla leptopus</i>	Bell, 1843	VIII-XI	50-2000		X	F	F	F	LC
<i>Batrachyla ribaldi</i>	Formas, 1997	X-XI	250				NE	I	DD
<i>Batrachyla taeniata</i>	(Girard, 1854)	RM, V-XI	50-1500	V	V	V	V/F	F	LC
<i>Caudreberha caudreberha</i>	(Linnaeus, 1758)	III-X, XI, RM	50-500	V	V	P	P	V	VU
<i>Eupsophus calcaratus</i>	(Günther, 1881)	XIV-XII	50-500		X	F	F	F	LC
<i>Eupsophus ontulmoensis</i>	Ortiz, Ibarra-Vidal & Formas, 1989	VIII-IX	200		V	V	V	V	EN
<i>Eupsophus emiliopugini</i>	Formas, 1989	X-XI	0-1.500		X	F	F	F	LC
<i>Eupsophus insularis</i>	(Phillipi, 1902)	VIII	20-250	R	V	R	R	R	CR
<i>Eupsophus miqueli</i>	Formas, 1978	VIII-X	50-300	P	P	R	R	R	EN
<i>Eupsophus nahueltbutensis</i>	Ortiz & Ibarra-Vidal, 1992	VIII-IX	1.200		I	I	I	V	EN

APENDICE 9.1. Continuación

Categorías y criterios de conservación para los anfibios presentes en Chile. CR = Peligro Crítico; EN = En Peligro; DD = Datos Insuficientes; F = Fuera de Peligro; I = Insuficientemente Conocida; LC = Preocupación Menor; NE = No Determinado; NT Casi Amenazada; P = Peligro de Extinción; R = Rara; V = Vulnerable; VU = Vulnerable; X = No Definido.

Especie	Autores	Distribución por regiones	Distribución altitudinal (msnm)	Glade (1988)	Formas (1995)	Núñez et al. (1997)	SAG (1998)	Díaz-Páez & Ortiz (2003)	IUCN (2007)
<i>Euphophus quelenis</i>	Véloso, Celis-Díez, Guerrero, Méndez, Iturra & Simonetti, 2005	VII	180-200		X	F	I	F	NT
<i>Euphophus rosus</i>	(Duméril & Bibron, 1841)	VIII-XIV	50-1500						
<i>Euphophus septentrionalis</i>	Ibarra-Vidal, Ortiz & Torres, 2004	VII	250-400		X	V/F	V	F	NT
<i>Euphophus vertebralis</i>	Grandison, 1961	VIII-X	50-1000	I		I	I	F	LC
<i>Hylorina sylvatica</i>	Bell, 1843	VIII-XII	50-1000		P	R	R	P	CR
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	Barrio, 1970	VIII, XIV-X	50-200	P	I	I	I	F	LC
<i>Pleurodema bifurcata</i>	Bell, 1843	VIII, X-XII	0-2300		X	R	R	R	LC
<i>Pleurodema marmorata</i>	(Duméril & Bibron, 1841)	XV-1	3000-5000		I	F/I/P/V	V/F	F	LC
<i>Pleurodema thaul</i>	(Molina, 1782)	II-XI	0-2000	I					
<i>Telmatobius chusmicensis</i>	Formas, Cuevas & Nuñez, 2006	XV-1	3650						
<i>Telmatobius dantoi</i>	Formas, Northland, Capetillo, Nuñez, Cuevas & Brieva, 1999	II	2260					I	DD
<i>Telmatobius fronteriensis</i>	Benavides, Ortiz & Formas, 2002	I	4150					I	DD
<i>Telmatobius halli</i>	Noble, 1938	I	2000-3000				P	R	DD
<i>Telmatobius marmoratus</i>	(Duméril & Bibron, 1841)	XV-1	3200-4200		I	R	R	F	VU
<i>Telmatobius pefsaui</i>	Véloso & Trueb, 1978	XV	3000-3200	R	R	R	R	R	CR
<i>Telmatobius peruvianus</i>	Wiegmann, 1834	XV-II	3200-3500	V	V	R	R	F	VU
<i>Telmatobius philippi</i>	Cuevas & Formas, 2002	I	3800					I	DD
<i>Telmatobius vilamensis</i>	Formas, Benavides & Cuevas, 2003	II	2600						DD
<i>Telmatobius zapahuirensis</i>	Véloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna & Díaz, 1982	XV	3000-3200	R	R	R	R	R	CR
<i>Telmatobufo australis</i>	Formas, 1972	XIV-X	50-800	R	R	I	I	R	VU
<i>Telmatobufo bullocki</i>	Schmidt, 1952	VIII-IX	1500-1800	R	R	R	R	R	CR
<i>Telmatobufo venustus</i>	(Philippi, 1902)	VII-VIII	1500-1700	R	V	V	R/V	V	EN
<i>Rhinoderma darwini</i>	Duméril & Bibron, 1841	VIII-XI	50-1800	V	V	P	P	V	VU
<i>Rhinoderma rufum</i>	(Philippi, 1902)	VI-VIII	50-500	P	P	P	P	P	CR
<i>Xenopus laevis</i> *	Daudin, 1802	Asiestrada IV-VI	0-600						

* Especie Exótica

APENDICE 9.2

Categorías y criterios de conservación para los anfibios presentes en Chile. CR = Peligro Crítico; EN = En Peligro; DD = Datos Insuficientes; F = Fuera de Peligro; I = Insuficientemente Conocida; LC = Preocupación Menor; NE = No Determinado; NT Casi Amenazada; P = Peligro de Extinción; R = Rara; V = Vulnerable; VU = Vulnerable; X = No Definido.

Especie	Autores	Distribución por regiones	Distribución altitudinal (msnm)	Glade (1988)	Núñez et al. (1997)	SAG (1998)	IUCN (2007)
<i>Ablepharus boutonii</i>	(Wiegmann, 1835)	V (I, Pascua)	0-300			NE	
<i>Alsophis elegans</i>	(Tschudi, 1845)	XV	0-1000?	V	R	R	
<i>Callispestes maculatus</i>	Gravenhorst, 1838	II-VII; RM	0-3500	V	V	V	DD
<i>Diplolaemus bibronii</i>	Bell, 1843	X-XII	50-1000		R	R	
<i>Diplolaemus darwini</i>	Bell, 1843	VIII-IX, X-XI	50-700		R	R	
<i>Diplolaemus sexvinctus</i>	Cei, Scolaro y Videla, 2003	VIII	1300-1500		R/V	R/V	
<i>Homonota quaidichaudi</i>	(Duméril & Bibron, 1836)	II-V	0-500	I			
<i>Homonota perai</i>	Donoso-Barros, 1966	IV-V	200-1500?	I			
<i>Lepidodactylus lugubris</i>	(Duméril & Bibron, 1836)	V (I, Pascua)	0-300			NE	
<i>Liolaemus aticolor</i> (<i>L. wulkerti</i>)	Barbour, 1909	XV, I, II	1500-4000		F	F	DD
<i>Liolaemus andinum</i>	Koslowsky, 1896	II, III	3500-4500		R	R	
<i>Liolaemus araucanicus</i>	Müller & Hellmich, 1932	VIII-IX	1500?		R	R	
<i>Liolaemus atacamaensis</i>	Müller & Hellmich, 1933	II, III, IV	0-2000	R	R	R	
<i>Liolaemus</i> (= <i>Phrynosaura</i>) <i>audinivelata</i>	(Núñez & Yáñez, 1983)	II	2400		R	R	
<i>Liolaemus barbarae</i>	Pincheira-Donoso y Núñez, 2005	II	1500-4000		R	R	
<i>Liolaemus belli</i>	Gray, 1845	V	1500-2500		F	R	
<i>Liolaemus bibronii</i>	(Bell, 1843)	XI-XII	100-250		R	R	
<i>Liolaemus bisignatus</i>	(Philippi, 1860)	III	0-300		R	R	
<i>Liolaemus brattstroemi</i>	Donoso-Barros, 1961	X	0-450		V	V	
<i>Liolaemus buergeri</i>	Werner, 1907	VI, VIII	2000-3500		R	R	
<i>Liolaemus cetti</i>	Donoso-Barros, 1971	VI-VII	2500-3000		R	R	
<i>Liolaemus chiliensis</i>	(Lesson, 1831)	IV-IX, XIV, RM	0-2000	V	I	I	
<i>Liolaemus chillanensis</i>	Müller & Hellmich, 1932	VII-VIII	1500-2000	V	R	R	
<i>Liolaemus coeruleus</i>	Cei & Ortiz, 1983	VIII-IX	1280				
<i>Liolaemus confusus</i>	Núñez y Pincheira-Donoso, 2006	VI	800				
<i>Liolaemus constanzae</i>	Donoso-Barros, 1961	II	2200-3000	R	R	R	DD
<i>Liolaemus cristiani</i>	Navarro, Núñez y Loyola, 1991	VII	2000		R	NE	
<i>Liolaemus curiensis</i>	Müller & Hellmich, 1938	VI-VII	1500-2000		F	F	DD
<i>Liolaemus curis</i>	Núñez & Labra, 1985	VI-VII	1800-2000	R	R	R	DD
<i>Liolaemus cyanogaster</i>	(Duméril y Bibron, 1837)	VII-IX, XIV, X	0-500		F	F	DD
<i>Liolaemus donosoii</i>	Ortiz, 1975	II	1500?	R	P	P	DD
<i>Liolaemus elongatus</i>	Koslowsky, 1896	VIII-IX	3000				
<i>Liolaemus emarginatus</i>	Pincheira-Donoso y Núñez, 2005	XV	4600				

APENDICE 9.2. Continuación

Categorías y criterios de conservación para los anfibios presentes en Chile. CR = Peligro Crítico; EN = En Peligro; DD = Datos Insuficientes; F = Fuera de Peligro; I = Insuficientemente Conocida; LC = Preocupación Menor; NE = No Determinado; NT Casi Amenazada; P = Peligro de Extinción; R = Rara; V = Vulnerable; VU = Vulnerable; X = No Definido.

Especie	Autores	Distribución por regiones	Distribución altitudinal (msnm)	Glade (1988)	Núñez et al. (1997)	SAG (1998)	IUCN (2007)
<i>Liolaemus ergaetae</i>	Laurent, 1995	I, II	300				
<i>Liolaemus eschschadasi</i>	Scolaro & Cei, 1997	XII	800				
<i>Liolaemus fabiani</i>	Yáñez & Núñez, 1983	II	2400		R	R	
<i>Liolaemus fitorun</i>	Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005	II	2500				
<i>Liolaemus fitzgeraldi</i>	Boulenger, 1899	IV-V	1500-3500	R	R	R	
<i>Liolaemus fitzingerii</i>	(Duméril & Bibron, 1837)	XI	450-800	I	R	R	
<i>Liolaemus foxi</i>	Núñez, Navarro y Veloso, 2000	II	3500	V	F	F	DD
<i>Liolaemus fuscus</i>	Boulenger, 1885	III-VIII, RM	0-1800	V	F	F	DD
<i>Liolaemus graevenhorstii</i>	(Gray, 1845)	RM	450-600	P	P	P	DD
<i>Liolaemus hajeki</i>	Núñez, Pincheira-Donoso & Garín, 2004	II	2500-4000				
<i>Liolaemus helmichi</i>	Donoso-Barros, 1974	II	600	R	R	R	DD
<i>Liolaemus hermannuexzi (rothi)</i>	Pincheira-Donoso, Scolaro & Schulte, 2007	VIII	1400		R	R	
<i>Liolaemus isabellae</i>	Navarro & Núñez, 1993	III	3500-4000		R	R	
<i>Liolaemus jamesi</i>	(Boulenger, 1891)	XV, I	2500-4500		R	R	
<i>Liolaemus juanortizi</i>	Young-Downey & Moreno, 1991	III	2800-3000		P	P	
<i>Liolaemus kingi</i>	Bell, 1843	XI-XII	0-500	I	R	R	
<i>Liolaemus kriegi</i>	Müller & Hellmich, 1939	VI-VIII	250-1500(?)		I/R	R	
<i>Liolaemus kulbmanni</i>	Müller & Hellmich, 1939	IV-V	0-400	R	V	V	DD
<i>Liolaemus lemniscatus</i>	Müller & Hellmich, 1933	IV-IX, XIV, RM	0-1500	V	F/V	V/F	DD
<i>Liolaemus leopardinus</i>	Gravenhorst, 1838	RM, VI	1800-2500	V	R	R	DD
<i>Liolaemus lineomaculatus</i>	Müller & Hellmich, 1932	VIII, XI-XII	250-1500	R	R	R	
<i>Liolaemuslopezi</i>	Boulenger, 1885	I	4000				
<i>Liolaemuslopezi</i>	Ibarra-Vidal, 2005						
<i>Liolaemus lorenzmuelleri</i>	Hellmich, 1950	III, IV	3500	R	V	V	DD
<i>Liolaemus magellanicus</i>	(Hombon & Jacquinet, 1847)	XII	0-800	R	R	V	
<i>Liolaemus maldonadae</i>	Navarro & Núñez, 1991	IV	1500-2500				
<i>Liolaemus (=Phrynosaura) manueli</i>	Núñez, Navarro, Garín, Pincheira-Donoso & Meriggio, 2003	III	750-1500				
<i>Liolaemus melaniceps</i>	Pincheira-Donoso & Núñez, 2005	XV	0-50				
<i>Liolaemus melanophurus</i>	(Philippi, 1860)	III	2000				
<i>Liolaemus molinae</i>	Valladares, Etheridge, Schulte, Manríquez & Spotorno, 2002	II	3000-4500				
<i>Liolaemus monticola</i>	Müller & Hellmich, 1932	IV-VII, RM	500-1500		F/V	V/R	
<i>Liolaemus moradensis</i>	Hellmich, 1950	RM, VII	1800-4000		R		
<i>Liolaemus multicolor</i>	Koslowsky, 1898	II	4500-4800				
<i>Liolaemus nigriceps</i>	(Philippi, 1860)	II, III	2000-4500		V	V	

APENDICE 9.2. Continuación

Categorías y criterios de conservación para los anfibios presentes en Chile. CR = Peligro Crítico; EN = En Peligro; DD = Datos Insuficientes; F = Fuera de Peligro; I = Insuficientemente Conocida; LC = Preocupación Menor; NE = No Determinado; NT Casi Amenazada; P = Peligro de Extinción; R = Rara; V = Vulnerable; VU = Vulnerable; X = No Definido.

Especie	Autores	Distribución por regiones	Distribución altitudinal (msnm)	Glade (1988)	Núñez et al. (1997)	SAG (1998)	IUCN (2007)
<i>Liolaeum nigromaculatus</i>	(Wiegmann, 1835)	III, IV	0-300		V	V	
<i>Liolaeum nigroviridis</i>	Müller & Hellmich, 1932	IV-VI	1500-2500		V	V	
<i>Liolaeum nitidus</i>	(Wiegmann, 1835)	III-VIII, RM	0-3000	V	V/I	V/I	DD
<i>Liolaeum ornatus</i>	Koslovsky, 1898	XV, I, II	3500-3800		R	R	
<i>Liolaeum pantherinus</i>	Pellegrin, 1909	XV, I, II	3500-3800		R	R	
<i>Liolaeum patriciaturrae</i>	Núñez & Navarro, 1993	III	3500-4000		R	R	
<i>Liolaeum paulinae</i>	Donoso-Barros, 1961	II	2200-2500	R	R	R	DD
<i>Liolaeum pictus</i>	(Duméril y Bibron, 1837)	VII-IX, XIV, X	0-1500		V/F	V	
<i>Liolaeum plateri</i>	Werner, 1898	II-VII	0-1000		R/F	R/F	
<i>Liolaeum pleopholis</i>	Laurent, 1998	XV	4000-4600				
<i>Liolaeum</i> (= <i>Phrynosaura</i>) <i>poconchilensis</i>	(Valladares, 2004)	XV	1100				
<i>Liolaeum pseudolemniscatus</i>	Lamborot & Ortiz, 1990	IV-V	3500-5000		F	F	
<i>Liolaeum puritanensis</i>	Núñez & Fox, 1989	II	3500-4200				
<i>Liolaeum ramonensis</i>	Müller & Hellmich, 1932	V, RM	2500-3000		R	R	
<i>Liolaeum</i> (= <i>Phrynosaura</i>) <i>rebei</i>	Werner, 1907	XV, I, II	0-1500	R	I	I	
<i>Liolaeum robertoi</i>	Pincheira-Donoso & Núñez, 2003	III	2800-4000				
<i>Liolaeum rosenmanni</i>	Núñez & Navarro, 1992	III	3000-3500		R	R	
<i>Liolaeum sarmentoi</i>	Donoso-Barros, 1973	XII	800				
<i>Liolaeum schroederi</i>	Müller & Hellmich, 1938	IV-VIII, RM	600-2200		I	I	
<i>Liolaeum solaroi</i>	Pincheira-Donoso & Núñez, 2005	XI	840				
<i>Liolaeum signifer</i>	(Duméril & Bibron, 1837)	XV, I, II	3000-4000		R	R	
<i>Liolaeum sílvai</i>	Ortiz, 1989	IV	0-300		V	V	
<i>Liolaeum stolzmanni</i>	(Steindachner, 1891)	II	2000-4400		R	R	
<i>Liolaeum tacnae</i>	(Shreve, 1941)	XV	500-650				
<i>Liolaeum tenuis</i>	(Duméril y Bibron, 1837)	IV-IX, XIV, X, RM	0-1500		F/V	V	
<i>Liolaeum</i> (= <i>Phrynosaura</i>) <i>torresi</i>	Núñez, Navarro, Garín, Pincheira-Donoso & Meriggio, 2003	II	2430-2485				
<i>Liolaeum valdesianus</i>	Hellmich, 1950	RM	2600-2000		V	R	
<i>Liolaeum velosoi</i>	Ortiz, 1987	III	300-500		R	R	
<i>Liolaeum villarricensis</i>	Müller & Hellmich, 1932	IX, XIV	800-1500		R	R	
<i>Liolaeum zapallarensis</i>	Müller & Hellmich, 1933	III-V	0-400	V	F	V	DD
<i>Liolaeum zullyi</i>	Scolaro & Cei, 1996	XI	600-900				
<i>Microlophus atacamensis</i>	(Donoso-Barros, 1966)	II, III, IV	0-500		V	V	
<i>Microlophus heterolepis</i>	(Wiegmann, 1835)	XV	0-250		R	R	

APENDICE 9.2. Continuación

Categorías y criterios de conservación para los anfibios presentes en Chile. CR = Peligro Crítico; EN = En Peligro; DD = Datos Insuficientes; F = Fuera de Peligro; I = Insuficientemente Conocida; LC = Preocupación Menor; NE = No Determinado; NT Casi Amenazada; P = Peligro de Extinción; R = Rara; V = Vulnerable; VU = Vulnerable; X = No Definido.

Especie	Autores	Distribución por regiones	Distribución altitudinal (msnm)	Glade (1988)	Núñez et al. (1997)	SAG (1998)	IUCN (2007)
<i>Microlophus quadrivittatus</i>	(Tschudi, 1845)	XV, I, II	1500		F/I	I	
<i>Microlophus tarapacensis</i>	(Donoso-Barros, 1966)	XV, I, II	1000-2000	I	I	I	DD
<i>Microlophus thersisioides</i>	(Donoso-Barros, 1966)	I, II	1500		R	R	
<i>Microlophus yanzei</i>	(Ortiz, 1980)	XV	2800		R	R	
<i>Pelamis platurus</i>	(Linnaeus, 1766)	V (I. Pascua)	0		I		
<i>Philodryas chamissonis</i>	(Wiegmann, 1835)	III-IX, XIV, RM	0-2200	V	V	R/V	DD
<i>Philodryas simonsii</i>	Boulenger, 1900	XV	0-3000	I			
<i>Philodryas tachymenoides</i>	(Schmidt & Walker, 1943)	XV	0-1200	V	R	R	
<i>Phyllodactylus beteturus</i>	(Wiegmann, 1835)	I	1500	I			
<i>Phyllodactylus gerrobopygus</i>	Werner, 1907	XV, I, II	200-2500	V	V	V	
<i>Phymaturus palluma</i>	(Molina, 1782)	IV-VIII, RM	1500-4000	V	P	P	
<i>Phymaturus vociferator</i>	Pincheira-Donoso, 2004	VIII	3500?				
<i>Pristidactylus atcaroi</i>	(Donoso-Barros, 1974)	VI	1500-1600	R	P	P	DD
<i>Pristidactylus torquatus</i>	(Philippi, 1861)	VI-IX, XIV, X	800-2500	V	P	P	
<i>Pristidactylus valerieae</i>	(Donoso-Barros, 1966)	V, RM	1500-1600	R	P	P	DD
<i>Pristidactylus volcanensis</i>	Lamborot & Díaz, 1987	RM	1800-2000	R	P	P	
<i>Tachymenis chilensis</i>	(Schlegel, 1837)	III-IX, XIV, X, RM	0-3500	V	V	V	
<i>Tachymenis paruviana</i>	(Linnaeus, 1766)	XV, I, II, III			R	R	CR
<i>Dermococheilus coriacea</i>	(Linnaeus, 1758)	XV-IX, XIV, X-XII			I		EN
<i>Caretta caretta</i>	Bocourt, 1868	XV			I		EN
<i>Chelonia mydas</i>	(Thunberg, 1787)	XV-VIII			I		EN
<i>Chelonoidis chilensis</i> *	Gray, 1870	No asilvestrada					
<i>Lepidobelys olivacea</i>	(Eschscholtz, 1829)	XV-IX, XIV, X-XII					
<i>Trachemys scripta</i> *	(Wied-Neuwied, 1838)	Asilvestrada RM y VIII			I		EN

* Especie exótica



Diversidad y biología de tortugas marinas



Lepidochelys olivacea, foto Alejandro Fallabrino.

Juan Carlos Ortiz y Rodrigo A. Moreno

Las siete especies actuales de tortugas marinas conforman un grupo monofilético que se originó hace 150 millones de años. Dentro de las variadas modificaciones morfológicas externas adaptadas a la vida marina, las más conspicuas son su caparazón hidrodinámico y las extremidades anteriores con forma de aletas. De lenta madurez y longevas, las tortugas marinas presentan una extraordinaria capacidad de migración, cuya movilidad alcanza miles de kilómetros en el traslado entre sus sitios de reproducción, desarrollo y alimentación. En Chile, a pesar de la ausencia de áreas de reproducción, los registros históricos (desde 1782 a la fecha) y regulares, muestran que las aguas de la costa continental e islas oceánicas corresponden al tránsito migratorio de diversas especies, no siendo sucesos azarosos asociados a eventos oceanográficos-atmosféricos o por desorientación de las rutas de migración de estos reptiles. En este capítulo se resumen aspectos sobre taxonomía, sistemática, distribución geográfica y ecología de las cuatro especies de tortugas marinas presentes en la costa de Chile. A nivel mundial, estas especies, debido a su vulnerabilidad en la etapa reproductiva y su alto valor comercial como fuente de alimento, están catalogadas como en “Peligro” o “Peligro Crítico” en las listas rojas. La escasa información sobre estos reptiles en las costas de Chile plantea la necesidad de realizar investigaciones multidisciplinarias que aborden aspectos de la biología de estas especies tales como ecofisiología, genética y dinámica poblacional, principalmente.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Origen de las tortugas marinas actuales	271
Ciclo de vida	273
Adaptaciones al medio marino	274
Descripción de las especies	275
Clave para las especies de tortugas marinas posibles de encontrar en Chile	275
Familia Dermochelidae	276
<i>Dermochelys coriacea</i> (Vandelli 1761) “Tortuga laúd”	276
Familia Cheloniidae	278
<i>Caretta caretta</i> (Linnaeus 1758) “Tortuga cabezona” o “Tortuga boba”	279
<i>Chelonia mydas</i> (Linnaeus 1758) “Tortuga verde” o “Tortuga negra”	280
<i>Lepidochelys olivacea</i> (Eschscholtz 1829) “Tortuga olivácea” o “Tortuga golfina”	284
Tendencias poblacionales, amenazas y estados de conservación	287
<i>Dermochelys coriacea</i>	287
<i>Caretta caretta</i>	288
<i>Chelonia mydas</i>	290
<i>Lepidochelys olivacea</i>	291
Comentarios finales	292
Agradecimientos	293
Literatura citada	293



JUAN CARLOS ORTIZ

Departamento de Zoología,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

RODRIGO A. MORENO

Departamento de Ciencias Ecológicas,
Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB),
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago, Chile

Origen de las tortugas marinas actuales

Las tortugas (Orden Testudinata) tienen su primer registro fósil fechado hace 200 millones de años atrás, pero las formas marinas habrían aparecido hace 150 millones de años (Pritchard 1979). Los géneros y especies recientes de tortugas marinas se originaron probablemente entre el Eoceno temprano y el Pleistoceno (Figura 10.1; Márquez 1990). Las especies actuales radiaron a partir del suborden Cryptodira (175 millones de años, Near et al. 2005) formando un grupo monofilético, no existiendo otra rama de tortugas marinas vivientes (Meylan & Meylan 2000). Las relaciones evolutivas entre las tortugas marinas han sido tema de debate y especulación por más de un siglo (Pritchard & Trebbau 1984, Pritchard 1997, Karl & Bowen 1999), lo cual se ve reflejado en las clasificaciones taxonómicas inciertas a nivel de especie, reconociéndose entre siete a ocho especies, seis géneros y dos familias a nivel mundial (Tabla 10.1, Bowen et al. 1993, Dutton

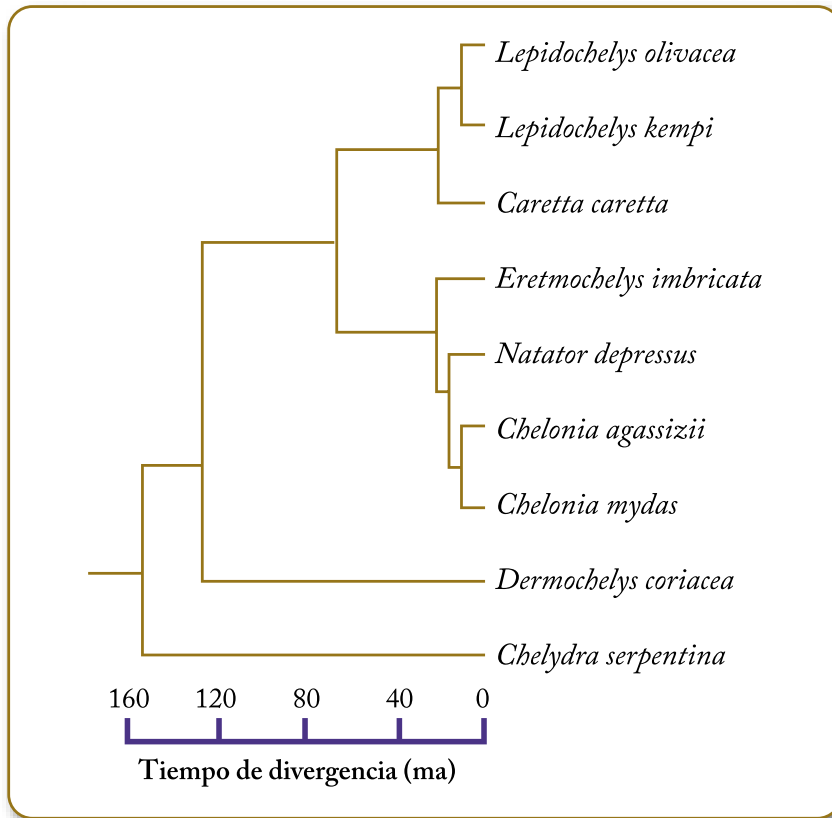


Figura 10.1. Relaciones filogenéticas entre las especies de tortugas marinas y el tiempo de divergencia probable entre cada especie (Modificado de Márquez 1990 y Bowen et al. 1993).

et al. 1996, Bowen & Karl 2007). Por ejemplo, el estatus de *Chelonia agassizii* (tortuga negra), aún es incierto debido a que esta especie no es una unidad filogenética, y por razones geopolíticas se han mantenido este nombre para lograr un manejo adecuado, dado su estado de conservación (Karl & Bowen 1999).

TABLA 10.1

Clasificación taxonómica de tortugas marinas a nivel mundial (*sensu* Bowen et al. 1993, Karl & Bowen 1999). El símbolo (*) indica la existencia de problemas taxonómicos no resueltos.

ORDEN TESTUDINATA: Todas las tortugas actuales		
Familia Dermochelyidae		
Género <i>Dermochelys</i>		<i>D. coriacea</i>
Familia Cheloniidae		
Tribu Chelonini		
Género <i>Chelonia</i>		<i>Ch. mydas</i>
		<i>Ch. agassizii</i> (*)
Género <i>Natator</i>		<i>N. depressus</i> (*)
Tribu Carettini		
Género <i>Caretta</i>		<i>C. caretta</i>
Género <i>Lepidochelys</i>		<i>L. olivacea</i>
		<i>L. kempfi</i> (*)
Género <i>Eretmochelys</i>		<i>E. imbricata</i> (*)



Lepidochelys olivacea, foto Alejandro Fallabrino.

Ciclo de vida

Las especies actuales de tortugas marinas son incubadoras iteróparas (Miller 1997), y presentan diferencias a nivel morfológico, en nichos tróficos en la fase adulta y de hábitat. Sin embargo, todas presentan un ciclo de vida similar, definido porque la mayor parte de su vida se desarrolla en el mar, retornando durante la temporada de anidación a las playas para desovar. Las tortugas marinas se caracterizan por tener un ciclo de vida largo y lento, el cual puede ser organizado en cinco fases de acuerdo a su desarrollo y crecimiento (huevo, embrión, cría, juvenil y adulto; Figura 10.2). Por ejemplo, se ha descrito que durante el período de oviposición, los huevos (de 25 a 80 gr) son depositados en un nido que la hembra construye sobre la zona supralitoral, para darles un ambiente cálido para su desarrollo. Las oviposiciones pueden variar entre 30 a 170 huevos dependiendo de la especie, los cuales permanecen enterrados hasta a un metro de profundidad. El período de incubación puede variar desde seis a 13 semanas a 23°-33°C (Carr 1952), donde el embrión se desarrolla y posteriormente eclosiona como una cría, midiendo entre 4 y 6 cm y pesando de 14 a 50 gr. En la fase pelágica, las tortugas pueden vivir 10 años o más y durante este período abandonan esta fase para desplazarse a ambientes costeros, a excepción de *Natator depressus*, *Dermochelys coriacea* y algunas poblaciones de *Lepidochelys olivacea* que permanecen en la zona oceánica. Cuando alcanzan la madurez sexual, los adultos migran hacia las áreas de anidación. En Chile, no se han registrado áreas de anidación, probablemente porque las tortugas requieren de playas con características específicas que no posee la costa chilena (Parkinson & Brantly 2000). Por esta razón se ha descrito que el tránsito por la costa chilena podría funcionar como un corredor migratorio, zona de forrajeo y provee hábitats sólo para una parte del ciclo de vida de las tortugas marina.

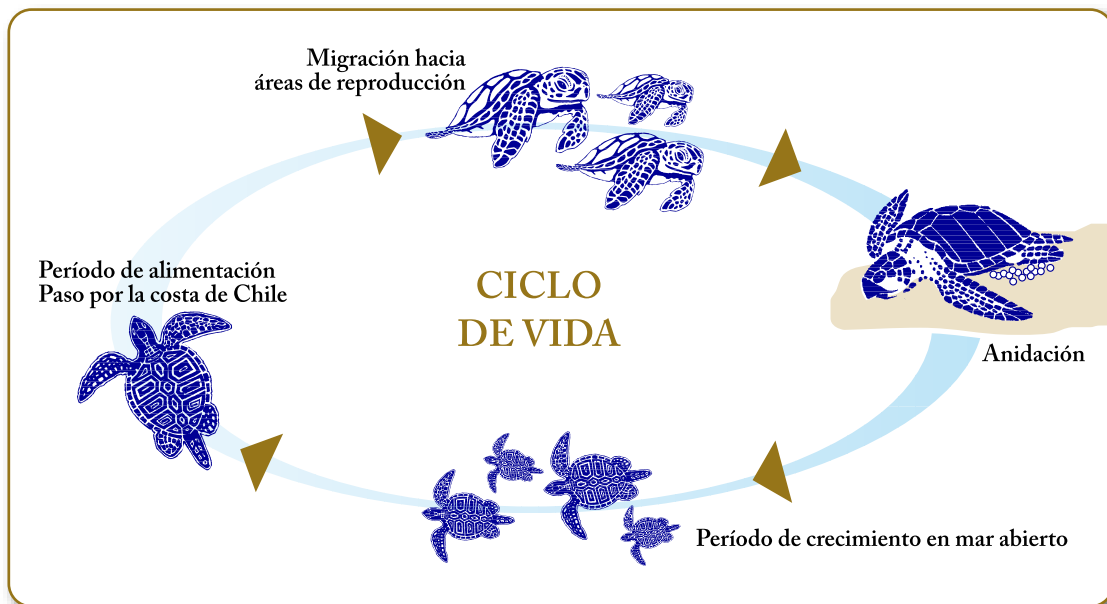


Figura 10.2. Ciclo de vida de una tortuga marina.

Adaptaciones al medio marino

Las tortugas marinas presentan una serie de adaptaciones en su estructura morfológica externa asociadas a la vida marina. Destacan principalmente las extremidades anteriores en forma de remo, la modificación de las glándulas lacrimales para eliminar el exceso de sales de los fluidos corporales acumulados por la ingesta de agua de mar, y la aparición de un caparazón hidrodinámico.

Estas tortugas son especies longevas, que poseen una extraordinaria capacidad de migración, dado que son excelentes nadadoras, lo cual les permite recorrer cientos a miles de kilómetros para trasladarse desde sus sitios de alimentación a los de anidación (Morreale et al. 1996). Por otra parte, las tortugas marinas pueden pasar gran parte de su tiempo (~ 26%) nadando en la superficie del agua en diferentes actividades (e.g., alimentación, orientación, apareamiento, respiración, descanso y baños de sol; Lutcavage & Lutz 1997, Hays et al. 2000). Las tortugas marinas aparte de tener una respiración pulmonar, han desarrollado estrategias de buceo como un sistema eficiente de transporte y almacenamiento de oxígeno, tolerancia a la hipoxia, alta capacidad inhalatoria y prolongado tiempo de inmersión (Byles 1988, Lutcavage et al. 1989, Lutcavage & Lutz 1997). Las profundidades a las cuales pueden bucear varía desde aproximadamente 100 m en *Chelonia mydas* (Lutcavage & Lutz 1997), 233 m en *Caretta caretta* (Sakamoto et al. 1990) a 1000 m en *Dermochelys coriacea* (Eckert et al. 1989).



Dermochelys coriacea, foto Alejandro Fallabrino.

Descripción de las especies

En Chile, se ha reconocido la presencia de entre cuatro a seis especies a lo largo de la costa, pertenecientes a dos familias: Dermochelyidae y Cheloniidae. Veloso et al. (1995) señalan la presencia de seis especies en Chile. Sin embargo, la presencia de *Eretmochelys imbricata* (tortuga Carey) hasta el momento no se ha comprobado y *Chelonia agassizii*, aún no ha sido definida como una especie nominal válida. Para este último caso, investigaciones sobre su morfología, diversidad genética y composición bioquímica arrojan resultados contradictorios (Figueroa & Alvarado 1990, Bowen et al. 1992, Karl et al. 1992, Karl & Bowen 1999, Meylan & Meylan 2000). Sin embargo, la mayoría de los estudios a nivel de marcadores moleculares mitocondriales y nucleares indican que no existe evidencia suficiente para designar a *Ch. agassizii* como un linaje evolutivo discreto, y que las diferencias morfológicas observadas sólo se deben a un polimorfismo del color y tamaño (Karl & Bowen 1999). Por tal motivo, a menos que se aumenten los avistamientos y registros de esta especie para las costas de Chile, y se aclare su estatus taxonómico, se mantiene la postura tradicional de considerarla como *Chelonia mydas*. Por otra parte, Pincheira-Donoso (2002) indica la presencia de seis especies, pero considera válida la presencia de *Chelonia japonica* en vez de *Ch. mydas*, basado sólo en un análisis de revisión bibliográfica y carente de una revisión de ejemplares, por lo tanto, el estatus taxonómico de las tres especies mencionadas anteriormente es incierto, por lo cual este trabajo reconoce la presencia de cuatro especies a lo largo de la costa de Chile, las que se describen a continuación a modo de una clave taxonómica y una breve diagnosis de cada una de ellas.

Clave para las especies de tortugas marinas posibles de encontrar en Chile

1. Caparazón sin escudos córneos y placas, con siete quillas *Dermochelys coriacea*
Caparazón de tipo óseo, con presencia de placas y sin quillas 2
2. Con cuatro pares de placas queratinosas costales *Chelonia mydas*
Con más de cuatro pares de placas costales 3
3. Caparazón más largo que ancho, con 5 pares de placas costales *Caretta caretta*
Caparazón con seis o más pares de placas costales *Lepidochelys olivacea*

Familia Dermochelidae

Esta familia monotípica corresponde a las tortugas de mayor tamaño en el mundo y la más derivada de todas las especies (Bowen & Karl 2007). Se caracterizan por presentar pequeñas placas óseas debajo de la piel y la ausencia de escudos en el caparazón, plastrón, y uñas en sus extremidades.

Dermochelys coriacea (Vandelli 1761) “Tortuga laúd”

Sinonimia: *Testudo coriacea* Linnaeus, 1766; *Testudo arcuata* Catesby, 1771; *Testudo lyra* Lacépède, 1788; *Testudo tuberculata* Pennant, 1801 (in Schoepff); *Chelonia lutaria* Rafinesque, 1814; *Sphargis mercurialis* Merrem, 1820 (nom. subst. pro. *T. coriacea* Linnaeus); *Dermochelis atlantica* Lesueur, 1829 (nomen nudum); *Dermatochelys porcata* Wagler, 1830 (nomen subst. pro. *T. coriacea* Linnaeus); *Sphargis coriacea* Gray, 1831; *Dermatochelys coriacea* Günther, 1864; *Sphargis coriacea* var. *schlegelii* Garman, 1884; *Sphargis angusta* Philippi, 1899.

Características diagnósticas: (Figura 10.3) Caparazón alargado con siete quillas longitudinales sobresalientes en el dorso, con un espesor de 4 cm. El caparazón termina en forma acintada en la parte posterior y lleva una capa continua de pequeños huesos dermales que se ubican bajo la piel. El caparazón y el plastrón presentan una unión entre sí, que le da una forma de barril a la coraza del animal. Ausencia de escudos en adultos (piel lisa), y las crías están cubiertas con pequeñas escamas en forma de cuentas. La longitud recta del caparazón puede llegar hasta 180 cm y pesar 500 kg. La “tortuga laúd” más grande

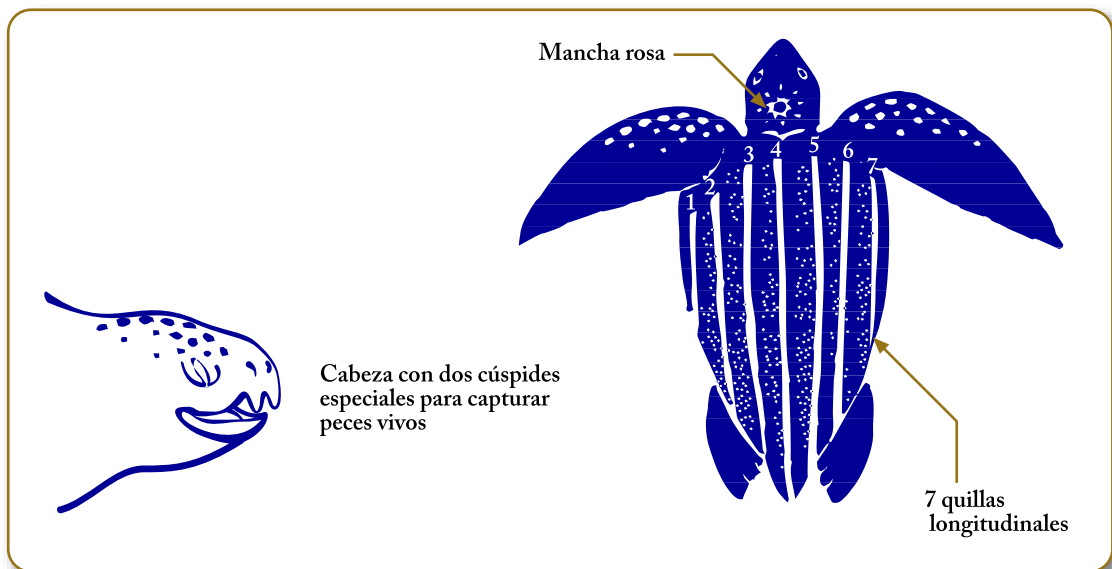


Figura 10.3. Caracteres diagnósticos de *Dermochelys coriacea*.

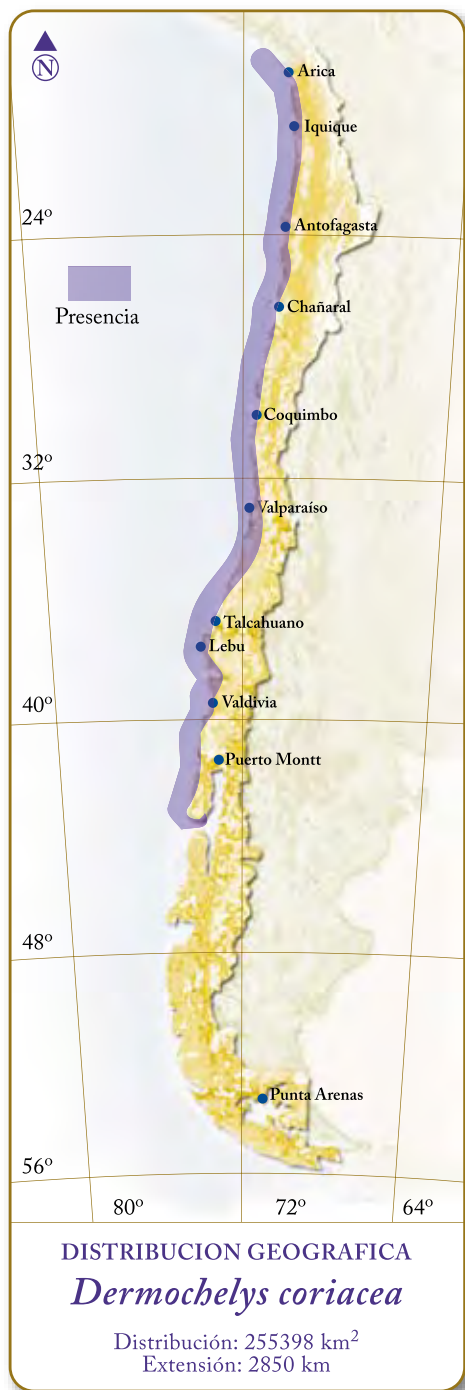


Figura 10.4. Distribución geográfica de *Dermochelys coriacea* a lo largo de la costa de Chile.

registrada hasta ahora, fue un macho en Gales (Gran Bretaña) y midió cerca de 300 cm desde la cabeza a la cola y pesó 916 kg (Morgan 1989, <http://seamap.env.duke.edu>). La cabeza es triangular de hasta 25 cm de ancho; posee dos cúspides maxilares conspicuas en forma de W sin escamas (Márquez 1990). Las aletas delanteras son extremadamente largas y desprovistas de uñas, al igual que las aletas traseras. Su coloración es negra en la parte dorsal, con una gama variable de manchas blancas o más claras, las que pueden ser azulosas o rosadas en el cuello y la base de las aletas. El plastrón es relativamente pequeño y flexible (con muy pocos elementos óseos) y presenta pigmentación clara (Pritchard & Mortimer 2000).

Esta especie presenta algunas características que le permiten desplazarse por aguas muy frías sin mayores dificultades. Estas características incluyen una alta inercia térmica debido a su gran masa corporal, una capa aislante de grasa subepidérmica, intercambio de calor por contracorriente en las aletas, tejido adiposo pardo potencialmente generador de calor y un punto de congelamiento para los lípidos relativamente bajo (Mrosovsky & Pritchard 1971, Frair et al. 1972).

Hábitat: Especie pelágica que se aproxima a la costa solamente durante la temporada de anidación. Los sitios de anidación se localizan casi exclusivamente en los trópicos, con unas pocas áreas subtropicales (Florida y Sudáfrica). Anidan en playas con una escasa plataforma continental con zonas de fuerte oleaje y accesos despejados. Se han reconocido colonias de anidación en el Caribe, desde Costa Rica a Colombia, Guyana Francesa a Surinam, a lo largo de la costa central de Brasil, Gabón, Trinidad y Tobago, República Dominicana, St. Croix, Malasia, Tailandia, Indonesia, y a lo largo

de la costa oeste de México y sur de Panamá. Sus rutas de migración en busca de alimento, han sido estudiadas mediante monitoreo satelital y registros de marcaje y recaptura (Eckert & Sarti 1997, Eckert 1995). En Chile, su área de ocupación podría alcanzar los 255398 km² (Figura 10.4).

Alimentación: Los adultos consumen principalmente invertebrados planctónicos de cuerpo blando como cnidarios (medusas Scyphomedusae y sifonóforos) y tunicados (salpas y pirocómidos). Encuentran su alimento en zonas de surgencias costeras y convergencia de corrientes.

Epibiontes: Estos incluyen especies de crustáceos cirripedios (*Conchoderma*, *Lepas*, *Chelonibia*) e isópodos (*Excorallana*) para el mar Caribe (Eckert & Eckert 1988). En el Pacífico nororiental se ha registrado cirripedios del género *Conchoderma*. No existe información para el Pacífico suroriental.

Familia Cheloniidae

Se caracterizan por sus extremidades en forma de remos provistas de uñas, poseen placas córneas, dorsales y ventrales visibles.

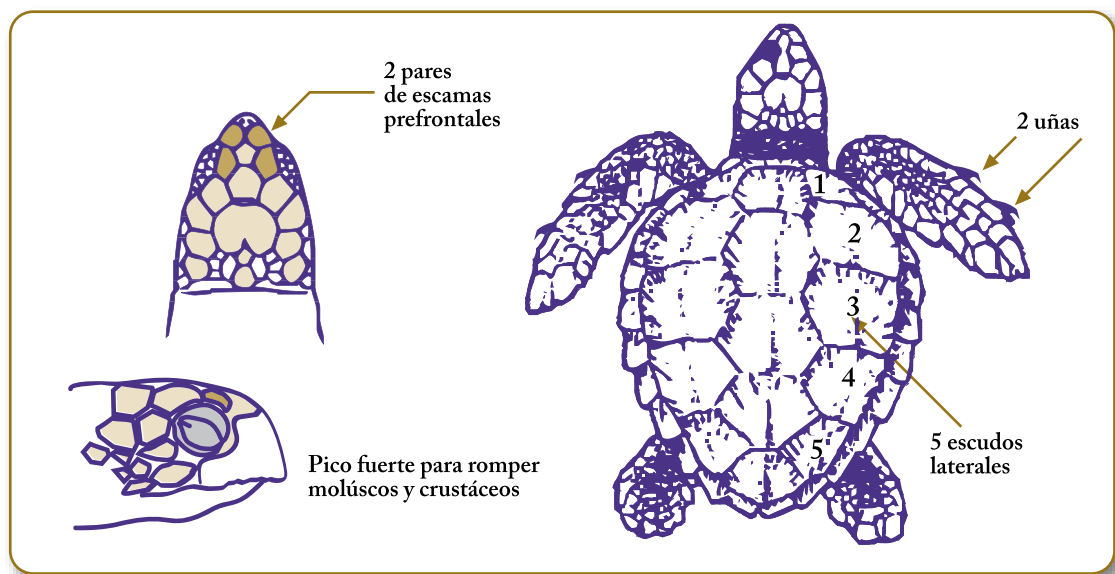


Figura 10.5. Caracteres diagnósticos de *Caretta caretta*.

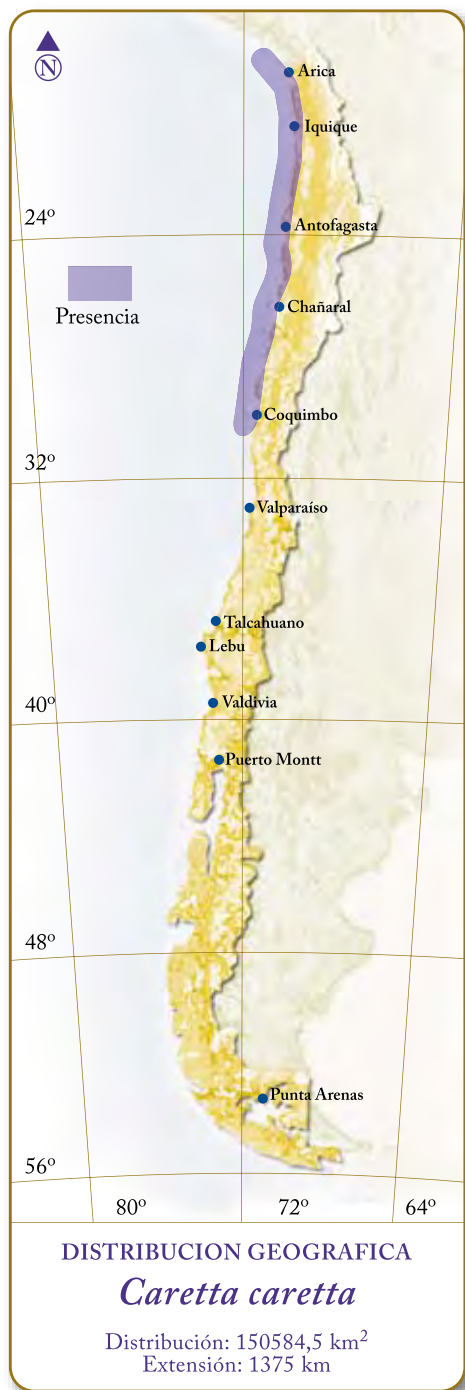


Figura 10.6. Distribución geográfica de *Caretta caretta* a lo largo de la costa de Chile.

Caretta caretta (Linnaeus 1758)

“Tortuga cabezona” o “Tortuga boba”

Sinonimia: *Testudo caretta* Linnaeus, 1758; *Cephalochelys oceanica* Gray, 1873; *Thalassiochelys tarapacona* Philippi, 1887; *Chelonia dubia* Bleeker, 1889 (*nomen nudum*); *Chelonia polyaspis* Bleeker, 1889 (*nomen nudum*); *Thalassochelys controversa* Philippi, 1899; *Caretta gigas* Deraniyagala, 1933; *Caretta caretta gigas* Deraniyagala, 1939.

Características diagnósticas: (Figura 10.5) caparazón moderadamente ancho, con cinco pares de placas laterales o costales. Las placas anteriores tocan la parte cervical (nucal) del animal. Los escudos vertebrales son más anchos que largos y poseen crestas mediales, las cuales se alisan con la edad. El caparazón es ligeramente aserrado en el margen posterior de los juveniles; presentan un área más gruesa en el caparazón por arriba de la base de la cola en adultos y subadultos, con el primer par del extremo anterior más pequeño. La longitud recta del caparazón va desde los 82 a hasta 105 cm. Los adultos pesan hasta 180 kg y las crías por su parte, pesan cerca de 20 gr y miden aproximadamente 45 mm de largo. La cabeza es grande y triangular de hasta 28 cm de ancho, con dos pares de escamas prefrontales (Pritchard et al. 1983) y varía en color desde el rojizo o castaño amarillento al verde café, a menudo con escamas bordeadas de amarillo (<http://seamap.env.duke.edu>). Las aletas delanteras son más cortas en comparación al resto de las especies, con dos uñas en cada aleta. Los machos tienen el caparazón comparativamente más estrecho y más largo, el cual gradualmente se va acintando hacia la parte posterior. La cola es angosta y se extiende sobresaliendo del borde posterior del caparazón (Ernst & Barbour 1989). El plastrón posee tres pares de escudos inframarginales sin presencia de poros (Pritchard & Mortimer 2000).

Distribución geográfica: Se distribuye ampliamente en costas de aguas tropicales y subtropicales alrededor de todo el mundo. Esta especie comúnmente se desplaza en aguas templadas. Está presente en el norte y suroeste del Océano Índico, este de Australia, Japón, sureste de Estados Unidos, Golfo de México, Colombia, en el Mar Mediterráneo y sur de Brasil (<http://seamap.env.duke.edu>). En Chile ha sido descrita en la costa de Arica (18°29'S) (Donoso- Barros 1966) hasta Coquimbo (29°58'S) (Codoceo 1956) con una distribución que se extiende por sobre los 66 km (Figura 10.6). Recientemente, Donoso & Dutton (2007) registraron su presencia en aguas oceánicas frente a los 32°S.

Hábitat: Residen en los bordes continentales comúnmente en aguas someras. Además, es capaz de vivir en una variedad de ambientes (e.g., aguas de lagunas costeras salobres y bocas de ríos). Sus áreas de anidación se concentran en la zonas templadas y subtropicales, principalmente en Omán, el Caribe y costa de México (Yucatán). Un gran número de nidos han sido encontrados a lo largo de la costa del Atlántico en Florida los que se extienden a la costa de Carolina del Norte en Estados Unidos (<http://seamap.env.duke.edu>). En el Pacífico suroriental no se han registrado zonas de anidación, sin embargo, esta especie utiliza las aguas peruanas y chilenas como sitios de forrajeo (Alfaro et al. 2007). El área de ocupación en la costa de Chile alcanza los 150584 km² (Figura 10.6).

Alimentación: Especie carnívora que se alimenta de una amplia variedad de presas de fauna bentónica, como cnidarios, poríferos, moluscos, crustáceos y equinodermos (Broderick et al. 2001).

Epibiontes: Se incluyen algas filamentosas (*Cladophora*) (Frazier et al. 1985), algas verdes (*Bryopsis*) (Frick et al. 2000), cnidarios como *Obelia*, *Tubularia*, *Anemonia*, *Leptogorgia* y *Porites* (Caine 1986) y *Astrangia*, *Diadumene* y *Stylactis* (Frick et al. 2000), moluscos gastrópodos (*Anomia*, *Crepidula* y *Mitrella*) (Caine 1986) y (*Costoanachis* y *Mitrella*) (Frick et al. 2000), moluscos bivalvos (*Argopecten*, *Atrina*, *Crassostrea*, *Gouldia*, *Ostrea*, *Sphenia*), anélidos poliquetos (*Filograna*, *Sabellaria* y *Serpula*), crustáceos cirripedios (*Balanus*, *Chelonibia*, *Lepas*) (Caine 1986), tanaidáceos (*Zeuxo*), anfípodos (*Caprella*, *Paracaprella*, *Amphitoe*, *Elasmopus*, *Erichthonius*, *Hyale*, *Podocerus* y *Stenothoe*), isópodos (*Sphaeroma*) Brachyura (*Neopanope*, *Pachygrapsus*, *Panopeus* y *Planes*) (Caine 1986), briozoos (*Bugula*) y urocordados (*Molgula*) (Caine 1986, Frazier et al. 1991). Todas las especies están citadas para las costas del Pacífico nororiental y costas Atlánticas frente a EEUU. No existe información para el Pacífico suroriental.

Chelonia mydas (Linnaeus 1758) “Tortuga verde” o “Tortuga negra”

Sinonimia: *Testudo mydas* Linnaeus, 1758; *Testudo japonica* Thunberg, 1787; *Testudo rugosa* Daudin 1802 (non *Testudo rugosa* Shaw); *Caretta thunbergi* Merrem, 1820 (nomen subst. pro *T. japonica* Thunberg); *Chelonia mydas* var. *japonica* Gray, 1831; *Chelonia formosa* Girard, 1858;

Chelonia tenuis Girard, 1858; *Chelonia agassizii* Bocourt, 1868; *Chelonia lata* Philippi, 1887; *Natator tessellatus* McCulloch, 1908; *Chelonia mydas agassizii* Stebbins, 1985.

Características diagnósticas: Caparazón oval (Figura 10.7), con margen ocasionalmente festoneado pero no aserrado. Sin escotadura a la altura de las aletas traseras; cuatro pares de escudos costales; cinco escudos centrales de forma hexagonal y yuxtapuestos, 11 pares marginales, un par de supracaudales y un nugal ancho. La parte interna de la porción del maxilar superior con forma de gancho y surcada de crestas verticales, con el maxilar inferior muy dentado (Donoso-Barros 1966). La longitud recta del caparazón llega hasta 85 cm, con un peso promedio de 90 kg. Plastrón con cuatro pares de escudos inframarginales sin poros. La cabeza relativamente pequeña tiene forma redondeada anteriormente, de hasta 15 cm de ancho, con un par de escamas prefrontales, cuatro pares de escamas postorbitales, una frontoparietal grande, una frontal pequeña. Presenta una uña en cada aleta delantera. La coloración de las crías es negra en el dorso con un plastrón blanco, miden cerca de 50 mm de largo y pesan 25 gr (<http://seamap.env.duke.edu>), el que se modifica a café con vetas radiales en los inmaduros y es muy variable en los adultos, generalmente negra o grises en las poblaciones del Pacífico suroriental por lo que en algunos lugares se le conoce como “tortuga negra”. El plastrón tiene un tono amarillo. Los machos son más pequeños que las hembras.

Distribución geográfica: distribución circunglobal de aguas tropicales y subtropicales (Zwinenberg 1976). En Chile, su presencia se extiende por 3925 km (Figura 10.8), desde Iquique (21°20'S) hasta Isla Desolación (53°S) (registro más austral) (Guzmán & Campodónico 1973), e islas oceánicas. Los registros de avistamientos y varamientos ocurridos a lo largo de la costa de Chile se presentan en la Tabla 10.2. A partir de 1999, en Bahía de Mejillones del Sur (23°06'S) se ha registrado como un área de forrajeo de una población residente cercana a una planta

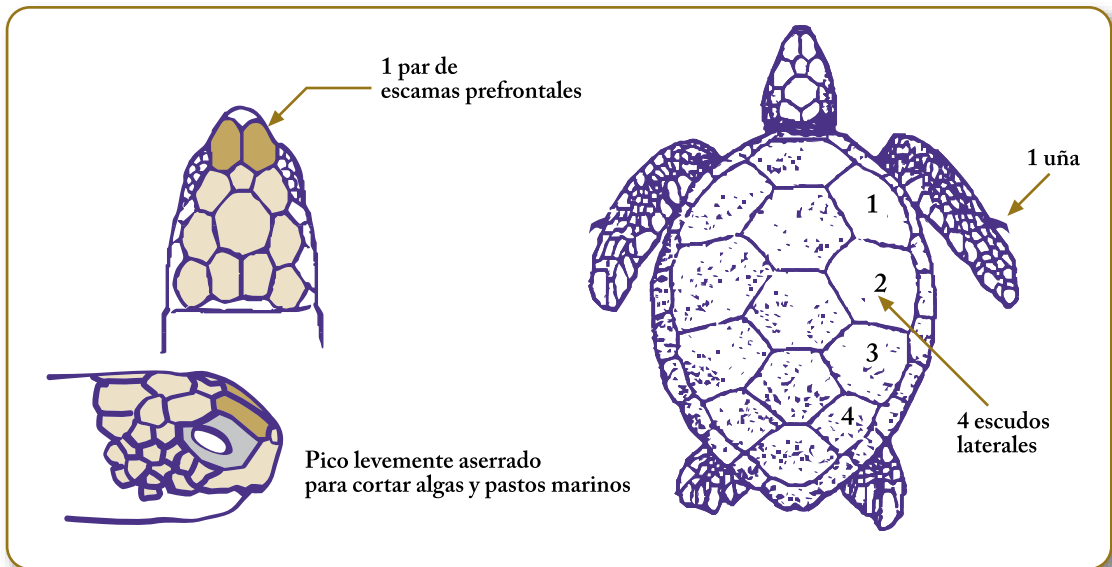


Figura 10.7. Caracteres diagnósticos de *Chelonia mydas*.

TABLA 10.2

Registros de avistamientos desde 1887 hasta 2007 de *Chelonia mydas* en la costa de Chile.

Año de registro	Ubicación geográfica	Nº Ejemplares	Referencia
1884	Chiloé (42°S)	1	Philippi (1887)
1886	Valparaíso (33°S)	1	Philippi (1887)
1886	Chiloé (42°S)	1	Philippi (1889)
1963	Lirquén (37°07'; 73°11'WS)	1	Ibarra-Vidal & Ortiz (1990)
1965	Punta Corona (41°47'S; 73°53'W)	1	Bahamonde (1972)
1967	Costa Canal King (44°30'S)	1	Bahamonde (1972)
1972	Costa de Concepción (36°S)	1	Ibarra-Vidal & Ortiz (1990)
1973	Isla Desolación (53°00'S; 74°10'W)	1	Guzmán & Campodónico (1973)
1974	Punta Queule (39°22'S; 73°13'W)	1	Formas (1976)
1976	Playa Taiguén, Concepción (36°S)	1	Ibarra-Vidal & Ortiz (1990)
1984	Isla de Pascua (27°09'S; 109°26'W)	1	CODEFF (1984), Datos no publicados
1984	Isla de Pascua (27°09'S; 109°26'W)	1	CODEFF (1984), Datos no publicados
1985	Lirquén (37°07'; 73°11'WS)	1	Ibarra-Vidal & Ortiz (1990)
1988	Caleta Lo Rojas (36°S)	1	Troncoso (1988)
1988	Caleta El Blanco, Lota (37°04'S; 73°10'W)	1	Troncoso (1988)
1989	Bahía de Dichato (36°33'S; 72°56'W)	1	Troncoso (1988)
1993	Isla Robinson Crusoe (38°55'S; 79°50'W)	1	Donoso (1999)
1998	Punta Chipana (21°19'S; 70°05'W)	1	Donoso (1999)
1998	Isla Robinson Crusoe (38°55'S; 79°50'W)	1	Donoso (1999)
1999	Isla Robinson Crusoe (38°55'S; 79°50'W)	1	Donoso (1999)
1999	Mejillones (23°00'S; 70°25'W)	26	Donoso (1999)
1999	Bahía Punta Sarmentia, Iquique (20°28'; 70°10'W)	2	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2000	Bahía Iquique (20°12'S; 70°10'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2000	Laraquete (37°10'S; 73°11'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2001	Playa Chipana, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	2	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2002	Playa Chipana, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2003	Bahía Punta Sarmentia, Iquique (20°28'; 70°10'W)	2	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2004	Playa Chipana, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2004	Playa El Colorado, Iquique (21°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2004	Los Vilos (31°55'S; 71°31'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2004	Caleta Lo Rojas, Coronel (37°01'S; 73°08'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2005	Coquimbo (29°58'S; 71°21'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2005	Talcahuano (36°43'S; 73°07'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2005	Punta Lavapié (37°09'S; 73°35'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2006	Pichilemu (34°23'S; 72°00'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2007	Constitución (35°20'S; 72°25'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2007	Caleta Chascos, Bahía Salado (27°41'S; 71°00'W)	15	Brito et al. (2007), Marambio et al. (2007)
2007	Bahía Mejillones del Sur (23°05'S; 70°25'W)	127	Bolados et al. (2007)
2001-2007	Playa Chipana (21°19'S; 70°03'W)	108	Salinas & Sielfeld (2007)
Total de Registros		314	

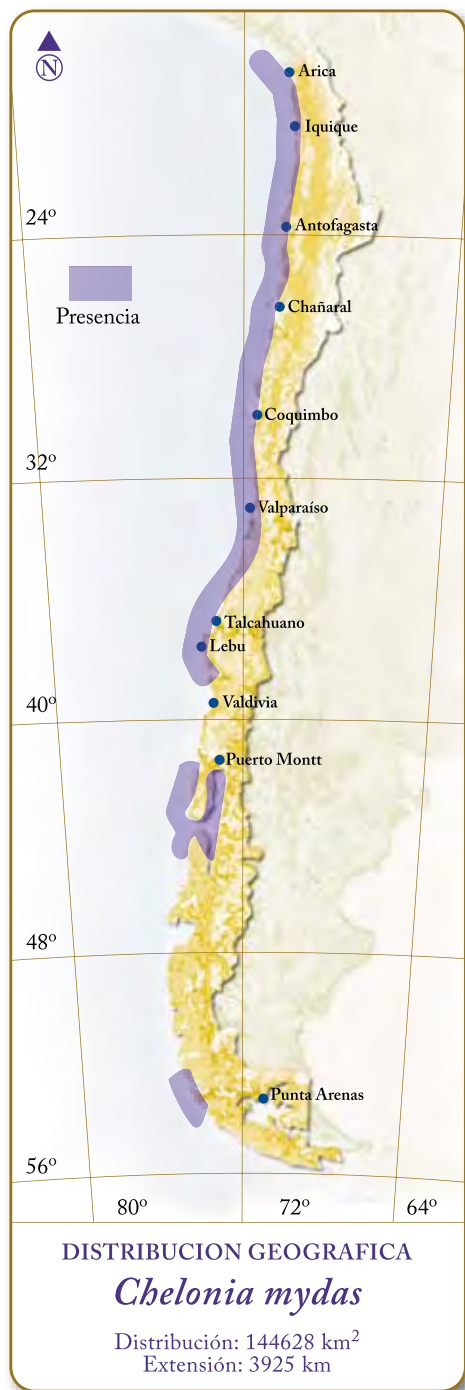


Figura 10.8. Distribución geográfica de *Chelonia mydas* a lo largo de la costa de Chile.

termoeléctrica instalada en esa zona (Donoso & Dutton 2000, Bolados et al. 2007, Guerra et al. 2007). Recientemente, Marambio et al. (2007) y Brito et al. (2007), registraron una nueva zona de forrajeo en Bahía Salado (27°41'S) en el norte de Chile.

Hábitat: Especie típicamente solitaria, de hábitos pelágicos. Forma agregaciones para alimentarse en áreas de aguas someras con abundantes algas (Forbes 1994). Las mayores colonias de anidación se encuentran en Costa Rica, Isla de Aves, Isla Ascensión, Nueva Caledonia, Queensland Australia, Surinam, Bahía de Maruata, México e Islas Galápagos (<http://seamap.env.duke.edu>). En Chile, se han registrado zonas de forrajeo en áreas costeras poco profundas de Antofagasta, Península de Mejillones (Isla Santa María) y Bahía de Mejillones del Sur (Silva et al. 2007, Guerra et al. 2007) y Playa Chipana (Brito et al. 2007, Salinas & Sielfeld 2007). El área de ocupación en la costa de Chile alcanza los 144628 km² (Figura 10.8)

Alimentación: Es la única tortuga marina que una vez terminada su fase pelágica, es herbívora (Mortimer 1982, Bjorndal 1985, Márquez 1990). Se alimentan durante el día de pastos marinos, frutos de mangles y algas que crecen en aguas someras (Forbes 1994, Pendoley & Fitzpatrick 1999). También pueden alimentarse de pequeñas cantidades de invertebrados como complemento a su dieta (Forbes 1994, Seminoff et al. 2002), aunque en muchos casos tal ingestión es accidental y usualmente representa menos de un 2% del total del peso seco del contenido estomacal (Márquez 1990). En el Pacífico suroriental frente a la costa del norte de Chile, Silva et al. (2007) registraron como ítems alimentarios a las algas *Gracilaria* sp. y *Ulva lactuca*.

Epibiontes: Frazier et al. (1985) señalan registros fotográficos para un ejemplar de 80 cm de largo

en Islas Galápagos con moluscos gastrópodos (*Pleuroploca*) y para un ejemplar inmaduro en el sector de Río Grande del Sur, Brasil con hidrozooos (*Tubularia*), moluscos bivalvos (*Mytilus*) y briozoos. Recientemente, para el Pacífico suroriental de la costa del norte de Chile, López et al. (2007) registraron la presencia de un gastrópodo juvenil del género *Crepidula* y anfípodos de las familias Gammaridae, Aoridae y Talitridae.

Lepidochelys olivacea (Eschscholtz 1829) “Tortuga olivácea” o “Tortuga Golfina”

Sinonimia: *Chelonia olivacea* Eschscholtz, 1829; *Caretta olivacea* Rüppell, 1835; *Lepidochelys olivacea* van Denburgh, 1896; *Thalassochelys tarapacana* Philippi, 1899; *Thalassochelys controversa* Philippi, 1899; *Lepidochelys olivacea olivacea* Mertens & Wermuth, 1955.

Características diagnósticas: Es la más pequeña (Figura 10.9) de todas las tortugas marinas, posee un caparazón corto y ancho. Doce placas marginales y cuatro placas inframarginales que unen el caparazón con el plastrón. Posee de cinco a nueve escudos costales (comúnmente seis a ocho) con una configuración asimétrica (Donoso-Barros 1966). Longitud recta del caparazón puede llegar hasta 78 cm, con un peso promedio de 38 kg. La cabeza es relativamente grande, ligeramente triangular, de hasta 13 cm de ancho con dos pares de escamas prefrontales, y un pico córneo no aserrado con reborde alveolar (Márquez 1990). Presenta dos uñas en cada aleta, aunque algunos adultos pueden perder la uña secundaria en las aletas delanteras. Los inmaduros poseen coloración dorsal gris, la que cambia a color verde olivo intermedio a oscuro en los

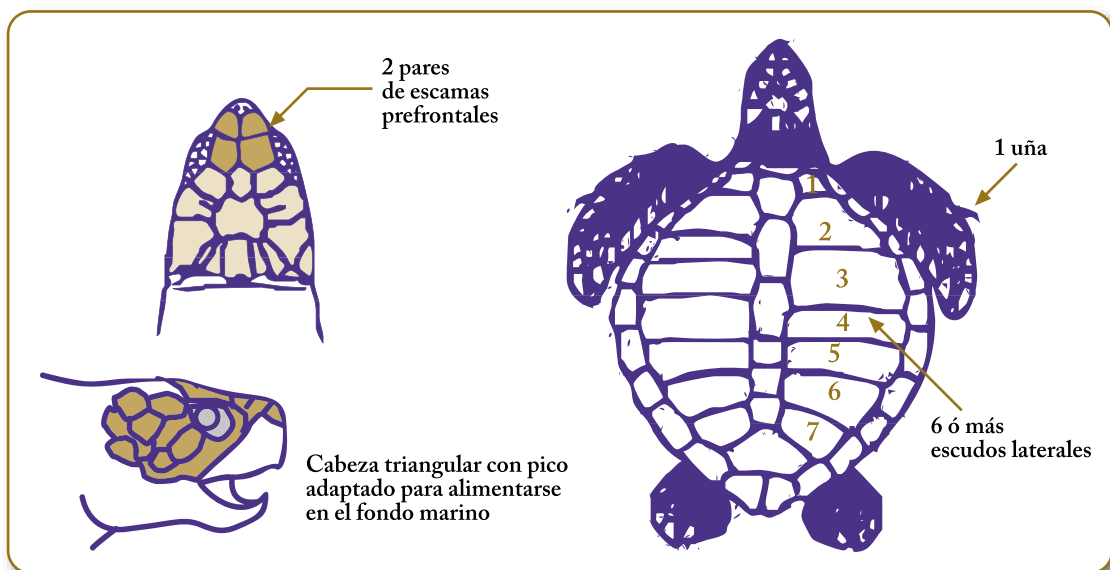


Figura 10.9. Caracteres diagnósticos de *Lepidochelys olivacea*.

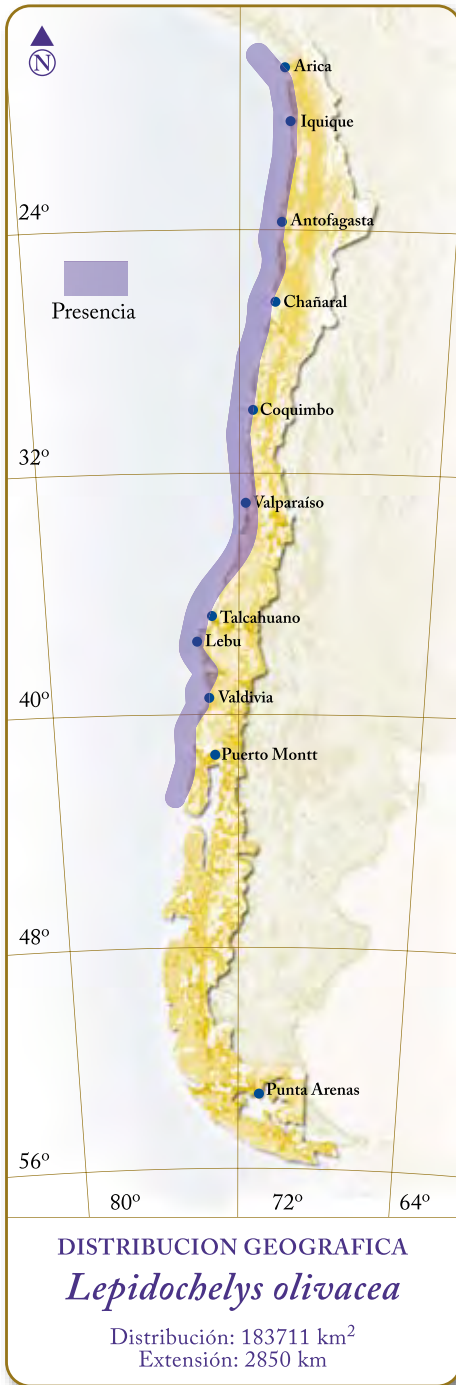


Figura 10.10. Distribución geográfica de *Lepidochelys olivacea* a lo largo de la costa de Chile.

adultos; la parte ventral es blanca en inmaduros y amarillo crema en adultos. El plastrón tiene pequeños poros cerca del margen posterior de cada uno de los cuatro escudos inframarginales (Pritchard & Mortimer 2000). La función de tales poros todavía no se ha resuelto, aunque se ha especulado que exudarían secreciones feromonales para ayudar en el reconocimiento de la especie y en el apareamiento (Cornelius 1986).

Distribución geográfica: Especie pantropical que habita principalmente en aguas tropicales y subtropicales de la zona central de los océanos Pacífico y Atlántico. Es la tortuga más abundante en el mundo (Limpus 1995, Pritchard 1997, Shanker et al. 2003). En el Océano Pacífico oriental anida desde Sonora meridional en México a Colombia y en las Islas Galápagos (Márquez 1990). A pesar de su amplio rango de distribución, se desconoce si habita alrededor de islas oceánicas, a excepción de un único registro proveniente de Hawaii (Márquez 1990). En Chile presenta una amplia distribución geográfica a lo largo de la costa, extendiéndose sobre los 2800 km (Figura 10.10), además de un registro en la Isla Robinson Crusoe (38°55'S; 79°50'W) (Miguel Donoso com. pers. Instituto de Fomento Pesquero, Valparaíso-Chile). Los registros de avistamientos y varamientos ocurridos a lo largo de la costa de Chile se presentan en la Tabla 10.3.

Hábitat: Zonas costeras, pero realizan migraciones de millares de kilómetros para explotar diversos sitios de alimentación y alcanzar sitios de anidación. Las mayores colonias de anidación se encuentran en la costa del Pacífico Mexicano, Costa Rica, y en el noreste de la India, con algunos sitios de anidación menores en Nicaragua (Pritchard 1997). En el Pacífico suroriental de la costa de Chile no se ha observado sitios de anidación. González et al. (2003) registraron la presencia de 96 huevos en estado final de desarrollo en los oviductos de una hembra grávida muerta varada en la costa Laraquete (37°S). Sin

embargo, no es evidencia suficiente para sospechar la existencia de algún sitio de anidación. En Chile se ha estimado un área de ocupación que alcanza los 183711 km².

Alimentación: Carnívora y su dieta incluye medusas, briozoos, sipuncúlidos, moluscos, crustáceos galateidos, colonias de urocordados del género *Pyrosoma*, huevos de peces (Márquez 1990). Sin embargo, se ha registrado la presencia de algas Phaeophytas en su estómago (González et al. 2003).

Epibiontes: Los registros de epibiontes para el Pacífico suroriental señalan la presencia de hidrozooos, crustáceos cirripedios *Lepas anatifera*, *Balanus laevis* y *Verruca laevigata* y el decápodo

TABLA 10.3

Registros de avistamientos desde 1887 hasta 2007 de *Lepidochelys olivacea* en la costa de Chile.

Año de registro	Ubicación geográfica	Nº Ejemplares	Referencia
1887	Iquique (20°12'S; 70°10'W)	1	Philippi (1887)
1887	Costa de Tarapacá (19°40'S; 69°33'W)	1	Yañez (1951)
1889	Quintero (32°46'S; 71°31'W)	1	Philippi (1899)
1960	Lirquén (37°41'S 71°58'W)	1	Ibarra-Vidal & Ortiz (1990)
1966	Tarapacá (20°S)	1	Frazier & Salas (1982)
1966	Antofagasta (23°S)	1	Frazier & Salas (1982)
1986	Isla de Chiloé (42°29'S 73°46'W)	1	Ortiz & Núñez (1986)
1990	Punta Lavapié, Arauco (36°S)	1	Ibarra-Vidal & Ortiz (1990)
1993	Punta Toro (33°46'S; 71°49'W)	1	Brito (1995)
1994	Arica (18°28'S; 70°19'W)	2	Donoso (1999)
1999	Isla Robinson Crusoe (38°55'S; 79°50'W)	1	Donoso (1999)
1999	Playa Chipana, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
1999	Playa 4 Esquinas, Coquimbo (29°58'S; 71°21'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
1999	Calbuco (41°46'S; 73°08'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2000	Playa Lobito, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2000	Valparaíso (33°02'S; 71°37'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2000	Caleta Lengua (36°47'S; 73°07'W)	1	Miranda & Moreno (2002)
2000	Laraquete (37°07'S; 73°11'W)	1	Miranda & Moreno (2002)
2001	Iloca, Talca (34°56'S; 72°11'W)	1	Sernapesca (2008), A. Palma (com. pers.)
2001	Bahía de Concepción (36°50'S; 73°03'W)	2	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2001	Golfo de Arauco (37°15'S; 73°19'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2001	Coronel (37°04'S; 73°10'W)	1	Miranda & Moreno (2002)
2001	Pingüeral, (36°33'S; 72°56'W)	1	Miranda & Moreno (2002)
2002	Caleta Pacheco, San Antonio (33°35'S; 71°38'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2004	Sector Albatros, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2005	Las Brisas, Matanzas (33°57'S; 71°50'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2005	Lebu (37°37'S; 73°39'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2006	Poza de Los Caballos, Iquique (20°20'S; 70°05'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2006	Talcahuano (36°43'S; 73°07'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2006	Playa de Penco (36°44'S; 72°59'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2006	Chalcas, Puerto Montt (41°28'S; 72°57'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
2007	San Marcos, Iquique (20°12'S; 70°10'W)	1	Sernapesca (2007), A. Palma (com. pers.)
Total de Registros		34	

Planes cyaneus (Miranda & Moreno 2002) y briozoos (González et al. 2003). Para el Océano Índico frente a las costas de India se señala moluscos bivalvos del género *Crassostrea* (Frazier et al. 1985).

Tendencias poblacionales, amenazas y estados de conservación

En la actualidad todas las especies de las tortugas marinas presentes en la costa de Chile están catalogadas como en “Peligro” o “Peligro Crítico” en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales. Además, están incluidas en la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) y en el Convenio sobre la Conservación de Especies Migratorias de Fauna Silvestre, convenios de los cuales nuestro país es signatario (Decreto Supremo N°141 de 1975 y Decreto Supremo N° 868 de 1981 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile). De hecho, en nuestro país existe una veda por treinta años para cinco especies de tortugas marinas, incluida la dudosa presencia de *Eretmochelys imbricata* en la costa de Chile (Decreto Supremo N°225 de 1995 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile). Sin embargo, este decreto fue rectificado recientemente y eliminó a *E. imbricata* de la lista (Decreto Supremo N°225 de 2005 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile). Las clasificaciones y medidas de protección mencionadas, se basan en criterios tales como tamaño poblacional, tendencias de las poblaciones, rutas migratorias, la probabilidad de extinción en el medio natural y las amenazas de tipo antropogénicas a las que se enfrentan, ya sea en sus áreas de alimentación, durante sus migraciones, o cuando anidan (Meylan & Meylan 2000). A continuación se detallan brevemente algunos de estos aspectos para los cuales se dispone de información para las cuatro especies presentes en la costa de Chile.

Dermochelys coriacea

Tendencias poblacionales actuales: Se ha documentado un decline en las áreas de anidación superior al 80% en la mayor población registrada en el Pacífico frente a Costa Rica. En otras áreas de este rango, el decline observado no ha sido severo y algunas poblaciones han mostrado una tendencia a incrementar o mantener estables la actividad de anidación. Un análisis del tamaño poblacional global sugiere una reducción superior al 70% de las hembras adultas en un lapsus menor a una generación (Pritchard 1982, Spotila et al. 1996). La población del Océano Pacífico ha sufrido un drástico declive en la última década, con una mortalidad anual de las hembras anidadoras estimada de alrededor de un 30% (Sarti Martínez et. al. 1996, Sarti Martínez 2000, Spotila et al. 2000). Sin embargo, en el Océano Índico (Islas Nicobar) se ha observado un incremento de >1000 individuos en actividades de anidación (Andrews & Shanker 2002). En Chile sólo se disponen de datos de avistamientos y no hay datos acerca de la biología poblacional de esta especie.

Principales amenazas actuales y potenciales: Donoso-Barros (1966) planteó su uso para la extracción de aceite, carne y huevos. Las principales amenazas son la extracción de huevos, la captura incidental en pesquerías de palangre del pez espada (*Xiphias gladius*) frente a la costa de Chile (Donoso & Dutton 2007), la introducción de depredadores en las colonias de anidación y contaminación marina por aceites y plásticos.

Estado de Conservación y/o Protección: Es una especie cuya caza y captura está prohibida en Chile por el Decreto Supremo N° 225 de 1995 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile. Posteriormente, la Comisión Nacional del Medio Ambiente de Chile (CONAMA) consideró y clasificó a esta especie como “Insuficientemente Conocida” en toda su área de distribución (Núñez et al. 1997). Sin embargo, está incluida en el apéndice I de CITES (2007) y es considerada en “Peligro Crítico” (CR) en la categoría CR A1 abd por la IUCN (2006).

Caretta caretta

Tendencias poblacionales actuales: Se ha documentado un decline en las áreas de anidación de esta especie, sin embargo, en la costa sur de Florida (EEUU), se ha registrado un aumento en



Caretta caretta, con balánidos epizóicos en su caparazón. Observe la uña en la aleta derecha, foto Thomas Fusch.

la actividad de anidación. Hasta el momento en Chile sólo se disponen de datos de avistamientos y no hay datos acerca de la biología poblacional de esta especie.

Principales amenazas actuales y potenciales: Las principales amenazas de la especie se encuentran relacionadas con la extracción tanto de adultos como de los huevos para el consumo humano. En Chile, Donoso-Barros (1966) establece que su carne era muy estimada en Arica (18°20'S), donde se consumía en forma eventual. Sin embargo, en la actualidad esta costumbre ha desaparecido. Se ha reportado la captura incidental en pesquerías de palangre del pez espada (*Xiphias gladius*) frente a la costa de Chile (Donoso & Dutton 2007).

Estado de Conservación y/o Protección: Especie cuya caza y captura está prohibida en Chile por el Decreto Supremo N° 225 de 1995 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile. Posteriormente, la Comisión Nacional del Medio Ambiente de Chile (CONAMA) consideró y clasificó a esta especie como “Insuficientemente Conocida” en toda su área de distribución (Núñez et al. 1997). Sin embargo, la especie está incluida en el apéndice I de CITES (2007) y está incluida en la categoría “En Peligro” (EN) A1 por la IUCN (2006).



Chelonia mydas, foto Dominique Marion - Dominique Séna.

Chelonia mydas

Tendencias poblacionales actuales: Los análisis históricos y recientes, indican una fuerte declinación de las poblaciones en todos los océanos. Estos estudios se basan en el análisis de las últimas tres generaciones, las que habrían sufrido este decline debido a la fuerte sobreexplotación de huevos y hembras adultas en las zonas de anidación, complementado con la sobreexplotación de los juveniles y adultos en las áreas de forrajeo. En forma accidental, se informa de un efecto adicional, por parte de las actividades pesqueras y la degradación del ambiente marino, así como áreas de anidación. Los análisis de los cambios poblacionales de 32 sitios distribuidos globalmente, han indicado un 48% a 67% de decline en el número de hembras maduras anidando anualmente en las últimas tres generaciones (Seminoff 2004). Sin embargo, Balazs & Chaloupka (2004) mediante el análisis de una serie de tiempo de 30 años indican que el número poblacional de *Ch. mydas* en Hawái ha experimentado una notable recuperación, después de la aplicación de medidas de conservación en 1978 (Hays 2004). En Chile sólo se disponen de datos de avistamientos y no hay datos acerca de la biología poblacional de esta especie.

Principales amenazas actuales y potenciales: La especie es conocida mundialmente como “Tortuga comestible” por lo que ha sido objeto de una fuerte captura tanto de adultos por su carne como de los huevos. De esta manera, la sobreexplotación a que ha sido objeto, está provocando una fuerte declinación poblacional, dado que se están capturando las hembras



Lepidochelys olivacea, foto Alejandro Fallabrino.

que emergen a las playas a anidar, junto con sus nidadas, con el consiguiente doble efecto, que elimina a los adultos reproductores, así como a la progenie. Para las especies de gran longevidad los efectos de este tipo de actividad son muy drásticos (Groombridge 1982). En general, las tortugas se ven amenazadas en forma directa por actividades humanas como la pesca de individuos, la matanza de hembras en playas de anidación y el saqueo de huevos (Lutcavage et al. 1997). Además, se ven afectadas negativamente por actividades humanas no dirigidas a ellas, como la contaminación de sus hábitats, la captura en las redes de arrastres como fauna acompañante por los barcos industriales en las redes agalleras, palangres e incluso en anzuelos que son utilizados en las actividades de pesca artesanal (Lagueux et al. 2003). Frente a la costa de Chile se ha reportado la captura incidental en pesquerías de palangre del pez espada (*Xiphias gladius*) (Donoso & Dutton 2007).

Estado de Conservación y/o Protección: La caza y captura de *Ch. mydas* está prohibida en Chile por el Decreto Supremo N° 225 de 1995 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile. Posteriormente, la Comisión Nacional del Medio Ambiente de Chile (CONAMA) consideró y clasificó a esta especie como “Insuficientemente Conocida” en toda su área de distribución (Núñez et al. 1997). Sin embargo, se encuentra incluida en el apéndice I de CITES (2007), y es considerada “En Peligro” (EN) en la categoría A1 abd por la IUCN (2006).

Lepidochelys olivacea

Tendencias poblacionales actuales: Se ha determinado una disminución de su población desde 1960 cercana al 50%. Estos datos sugieren una reducción superior al 50% en un plazo de tres generaciones, cuyas principales causas son la acción antropogénica, entre las que se incluyen explotación, destrucción de hábitat y mortalidad asociada a la actividad pesquera (Pritchard 1997, Pandav et al. 1998). En Chile sólo se disponen de datos de avistamientos y no hay datos acerca de la biología poblacional de esta especie.

Principales amenazas actuales y potenciales: La razón principal señalada para explicar la disminución del número de hembras anidadoras es la captura incidental por la pesca de arrastre, donde las tortugas son atrapadas por las redes y mueren asfixiadas o por los golpes que reciben en el proceso (Hasbun et al. 1992). Otra de las causas de su disminución a nivel mundial es la amplia extracción de huevos para consumo humano. Los principales puntos en donde se practica este tipo de actividad se encuentran en la costa del Caribe, específicamente el Salvador, Honduras y México (Arauz 1999). En Chile, sus amenazas se reducen a eventuales capturas para comercialización de su caparazón como elemento de ornato.

Estado de Conservación y/o Protección: *L. olivacea* es una especie cuya caza y captura está prohibida en Chile por el Decreto Supremo N° 225 de 1995 del Ministerio de Economía, Fomento y Reconstrucción de Chile. Posteriormente, la Comisión Nacional del Medio

Ambiente de Chile (CONAMA) consideró y clasificó a esta especie como “Insuficientemente Conocida” en toda su área de distribución (Núñez et al. 1997). Sin embargo, se encuentra incluida en el apéndice I de CITES (2007) y es considerada “En Peligro” (EN) en la categoría A1 abd por la IUCN (2006).

Comentarios finales

En la actualidad existen varios programas internacionales de recuperación de poblaciones de las distintas especies de tortugas marinas, que incluyen resguardo legal y restricciones en artes de pesca industrial (DET: Dispositivos Excluidores de Tortugas) (Villaseñor 1997). Además, existe protección de áreas de alimentación, instalación de campamentos tortugeros en las principales zonas de anidamiento (e.g., Costa Rica, México), donde se protegen los huevos y los neonatos hasta que son liberados al mar, lo cual evita la depredación desde que se encuentran en su nido hasta su llegada al mar, a lo que se agrega la cooperación internacional en el marcaje y recaptura de ejemplares. Las tortugas marinas tienen alto valor comercial como fuente de proteínas, primordialmente como “delicatessen” (Frazier & Salas 1983). Esto asociado a la contaminación de los océanos, el “bycatch” captura colateral de especies que no son objetivo de las flotas pesqueras (Frazier & Brito 1990, Donoso & Dutton 2007), destrucción de zonas de forrajeo, anidación y descanso, ha contribuido a la disminución de las poblaciones en todo el mundo (Márquez 1990, Hays 2004).

En Chile, los registros de tortugas marinas acumulados desde 1782 (Molina 1782) hasta la fecha, permiten señalar que su presencia en la costa de Chile no son sucesos aislados generados por eventos azarosos productos de anomalías oceanográficas-atmosféricas como El Niño-Oscilación del sur, o por desorientación de sus rutas regulares como lo han señalado diferentes autores (Philippi 1899, Donoso-Barros 1961, 1966, Formas 1976, Frazier & Salas 1982, Ibarra-Vidal & Ortiz 1990). La gran cantidad de registros costeros y oceánicos de tortugas marinas en Chile, permite sugerir una explicación alternativa a la señalada históricamente, donde se postula que las aguas de la costa de Chile forman parte de corredores migratorios regulares, donde se conformarían zonas de forrajeo (e.g., 23°05'S, 27° 41'S).

Finalmente, en Chile no se han realizado estudios a largo plazo sobre las causas de los varamientos, procedencia de ejemplares, estado de salud (carga parasitaria y epibiótica), alimentación y dinámica poblacional, a pesar de la gran cantidad de registros con los que se cuenta a la fecha. Es por este motivo que se hace necesario realizar investigaciones enfocadas en tópicos tales como ecofisiología, genética y dinámica poblacional y el efecto del cambio climático global sobre las poblaciones de tortugas marinas, principalmente como base fundamental para mejorar la toma de decisiones y la agenda de trabajo sobre el manejo y conservación de este antiguo linaje de vertebrados ectotermos marinos.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Marcela Vidal y Antonieta Labra por los comentarios editoriales y a María de los Ángeles Rondón Médicci (CIEZA-UNEFM, Venezuela) por sus comentarios que ayudaron a mejorar la calidad del presente trabajo. Rodrigo A. Moreno agradece el apoyo del proyecto de la Comunidad Europea CENSOR “Climate variability and El Niño Southern Oscillation: Impacts for natural resources and management” contract 511071 (Publicación CENSOR 0070), Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad (IEB), Universidad de Chile, y a la beca doctoral de la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT) Chile.

Literatura citada

- Andrews H & K Shanker (2002) A significant population of leatherback turtles in the Indian Ocean. *Kacchapa* 6: 19.
- Alfaro J, JMangel, MPajuelo, CCáceres, JSeminoff & P Dutton (2007) La tortuga cabezona *Caretta caretta* en el Perú y la necesidad de esfuerzos regionales. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 24. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Arauz RM (1999) Conservación e investigación de tortugas marinas utilizando como base de apoyo las organizaciones comunales costeras. Informe Técnico. PRETOMA. Costa Rica. 22 pp.
- Bahamonde N (1972) Límite austral de *Chelonia mydas agassizii* Bocourt, en el Pacífico suroriental. Noticiario Mensual Museo Nacional Historia Natural (Chile) 189: 9-10.
- Balazs GH & M Chaloupka (2004) Thirty-year recovery trend in the once depleted Hawaiian green sea turtle stock. *Biological Conservation* 117: 491-498.
- Bjorndal K (1985) Nutritional ecology of sea turtles. *Copeia* 1985: 736-751.
- Bolados P, C Guerra, C Guerra & A Silva (2007) Estudio poblacional de la congregación de tortuga verde, *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758), presente en Bahía Mejillones del Sur, Antofagasta-Chile. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 18. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Brito JL (1995) New hunting regulations in Chile protect sea turtles for the first time. *Marine Turtle Newsletter* 68: 20-22.
- Brito JL, G Dominguez, M Marambio & P Gysel (2007) La necesidad de proteger a las tortugas marinas de Chascos, Bahía Salado, Región de Atacama, Chile. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 20. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Broderick AC, BJ Godley & G Hays (2001) Trophic status drives interannual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society of London* 268B: 1481-1487.
- Bowen BW, AB Meylan, JP Ross, CJ Limpus, GH Balazs & JC Avise (1992) Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution* 46: 865-881.

- Bowen BW, WS Nelson & JC Avise (1993) A molecular phylogeny for marine turtles: trait mapping, rate assessment, and conservation relevance. *Proceedings of National Academy of Sciences (USA)* 90: 5574-5577.
- Bowen BW & SA Karl (2007) Population genetics and phylogeography of sea turtles. *Molecular Ecology* 16: 4886-4907.
- Byles RA (1988) The behavior and ecology of sea turtles in Virginia. Tesis de Doctorado. Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary, Gloucester Point, VA, 112 pp.
- Caine EA (1986) Carapace epibionts of nesting loggerhead sea turtles: Atlantic coast of USA *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology* 95: 15-26.
- Carr A (1952) *Handbook of turtles*. Ithaca, New York, Cornell University Press. 542 pp.
- Cites (2007) Convention on international trade in endangered species of wild fauna and flora. <http://www.cites.org>. Obtenido el 28 Marzo 2007.
- Codoceo M (1956) Guía de las secciones: Sección Herpetología. *Noticiero Mensual Museo Nacional Historia Natural (Chile)* 1: 1-2.
- Cornelius S (1986) The sea turtles of Santa Rosa National Park. *Fundación de Parques Nacionales, Costa Rica*. 64 pp.
- Decreto Supremo N° 141. Min. Relaciones Exteriores. Publicado el 25 de Marzo de 1975.
- Decreto Supremo N° 868. Min. Relaciones Exteriores. Publicado el 12 de Diciembre de 1981.
- Decreto Supremo N° 225. Min. Relaciones Exteriores. Publicado el 11 de Noviembre de 1995.
- Decreto Supremo N° 225. Min. Relaciones Exteriores. Publicado el 18 de Enero de 2005.
- Donoso JM (1999) Investigación de tortugas marinas en Chile: 101-102. *Resúmenes XIX Congreso de Ciencias del Mar, Antofagasta, Chile*.
- Donoso JM & P Dutton (2000) Forage area identified for green turtles in northern Chile. En: *Proceedings of the twenty annual sea turtles symposium*. Orlando, Florida USA NOAA-NMFS Tech. Memo.
- Donoso JM & P Dutton (2007) Distribución y abundancia relativa de tortugas marinas capturadas incidentalmente por la flota palangrera industrial chilena de pez espada en el Pacífico sur oriental. En: *Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 16. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente*. Antofagasta, Chile.
- Donoso-Barros R (1961) Los reptiles del mar chileno. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 5: 1-3.
- Donoso-Barros R (1966) *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. 604 pp.
- Dutton P, SK Davis, T Guerra & D Owens (1996) Molecular phylogeny for marine turtles based on sequences of the ND4-leucine tRNA and control regions of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 5: 511-521.
- Eckert KL & SA Eckert (1988) Pre-reproductive movements of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in the Caribbean. *Copeia* 1988: 400-406.
- Eckert SA & L Sarti (1997) Distant fisheries implicated in the loss of the world's largest leatherback nesting population. *Marine Turtle Newsletter* 78: 2-7.

- Eckert SA (1995) Telemetry and the behaviour of sea turtles. En: KA Bjorndal (ed), The biology and conservation of sea turtles: 583-584. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Eckert SA, KL Eckert, P Ponganis & GL Kooyman (1989) Diving and foraging behavior of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*). Canadian Journal of Zoology 67: 2834-2840.
- Ernst CH & RW Barbour (1989) Turtles of the world. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 313 pp.
- Figueroa A & J Alvarado (1990) Morphometric comparison of the *Chelonia* populations of Michoacan, Mexico and Tortuguero, Costa Rica. En: Richardson TH, JI Richardson & M Donnelly (eds), Proceedings of the 10th annual workshop on sea turtle biology and conservation. National Oceanic and Atmospheric Administration technical memorandum (NMFS-SEFC-278): 179-182. National Technical Information Service, Springfield, Virginia.
- Forbes G (1994) The diet of the green turtle in an algal-based coral reef community, Heron Island, Australia. En: Schroeder B & Whiting B (eds), Proceedings of 13th annual simposium sea turtle biology and conservation: 56-59. NOAA. Tech. Memo. NMFS-SEFSC-341. Miami, FL.
- Formas CR (1976) Encuentro de *Chelonia mydas agassizi* (Testudinata; Cheloniidae) en la costa de Valdivia. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 5: 213-214.
- Frair W, RG Ackman & N Mrosovsky (1972) Body temperature of *Dermochelys coriacea* warm turtle from cold water. Science 177: 791-793.
- Frazier J & S Salas (1982) Tortugas marinas en Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 39: 63-73.
- Frazier J & S Salas (1983) Tortugas marinas del Pacífico oriental: ¿El Recurso que nunca acabará? Simposio Conservación y Manejo Fauna Silvestre Neotropical. Resúmenes IX Congreso Latinoamericano de Herpetología (Perú): 87-98.
- Frazier J & JL Brito (1990) Incidental capture of marine turtles by the swordfish fishery at San Antonio, Chile. Marine Turtle Newsletter 49: 8-13.
- Frazier J, D Margaritoulis, K Muldoon, CW Potter, J Rosewater, C Ruckdeschel & S Salas (1985) Epizoan communities on marine turtles: I. Bivalve and gastropod mollusks. Marine Ecology 6: 127-140.
- Frazier JG, I Goodbody & CA Ruckdeschel (1991) Epizoan communities on marine turtles: II. Tunicates. Bulletin of Marine Science 48: 763-765.
- Frick MG, K Williams, D Veljacic, L Pierrard, JA Jackson & S Knight (2000) Newly documented epibiont species from nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Georgia, (USA). Marine Turtle Newsletter 88: 3-5.
- González A, L Miranda, JC Ortiz & JM Donoso (1999) Presencia de tortugas marinas en las costas de Chile. Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo-Uruguay) 50: 67.
- González A, L Miranda & JC Ortiz (2003) First record of a gravid marine turtle from Chile. Chelonian Biology & Conservation 4: 716.
- Groombridge B (1982) IUCN Amphibia-Reptilia red data book. Part 1. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. IUCN Publ., Gland, Switzerland.

- Guerra C, C Guerra-Correa, P Bolados & A Silva (2007) Congregación de tortugas marinas *Chelonia mydas* y la utilización de una descarga térmica de agua para la termorregulación, en el litoral de la Bahía de Mejillones del sur, Mejillones-Chile. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 23. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Guzmán ML & GI Campodónico (1973) Presencia de *Chelonia mydas agassizi* Bocourt, 1868, en Magallanes. Anales del Instituto de la Patagonia (Chile) 4: 439-441.
- Halliday T & K Adler (1991) Anfibios y Reptiles. Ediciones Folio. Andrómeda Oxford Ltd. 143 pp.
- Halliday T & K Adler (1991). The Encyclopedia of Reptiles and Amphibians. Facts on File Inc. New York. 143 pp.
- Hasbún CR, M Vásquez, E León & F Rivas (1992) Plan de Acción para el inventario y diagnóstico de las playas de arribo de la tortuga marina y de la población que explota dicho recurso. Secretaria Ejecutiva del Medio Ambiente, San Salvador, El Salvador. 21 pp.
- Hays GC, CR Adams, AC Broderick, BJ Godley, DJ Lucas, JD Metacalfe & AA Prior (2000) The diving behaviour of green turtles at Ascension Island. Animal Behaviour 59: 577-586.
- Hays GC (2004) Good news for sea turtles. Trends in Ecology & Evolution 19: 349-351.
- Ibarra-Vidal H & JC Ortiz (1990) Nuevos registros y ampliación de la distribución geográfica de algunas tortugas marinas en Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 61: 149-151.
- IUCN (2006). IUCN Red List of threatened species. www.iucnredlist.org. Obtenido el 28 Marzo 2007.
- Karl SA, BW Bowen & JC Avise (1992) Global population structure and male-mediated gene flow in the green turtle (*Chelonia mydas*): RFLP analyses of anonymous nuclear DNA regions. Genetics 131: 163-173.
- Karl SA & BW Bowen (1999) Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). Conservation Biology 13: 990-999.
- Lagueux C, Joseph K & C Cambell (2003) Valor socioeconómico de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) y preferencia alimenticias de las regiones autónomas de Atlántica norte (RAAN) y sur (RAAS) de Nicaragua. 38 pp. Wildlife Conservation Society, Pearl Lagoon, Raas, Nicaragua y Universidad de Las Regiones Autónomas de la Costa Caribe Nicaraguense, Bluefield.
- Limpus CJ (1995) Global overview of the status of marine turtles: A 1995 viewpoint. En: Bjorndal KA (ed), Biology and conservation of sea turtles: 605-609. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- López C, M Marambio & JL Brito (2007) Primer registro de epibiontes en una población de *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) residente en la III región de Chile. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 40. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Lutcavage ME, PL Lutz & H Baier (1989) Respiratory mechanics of the loggerhead sea turtle. Respiratory Physiology 76: 13-24.
- Lutcavage M & Lutz PL (1997) The diving physiology of sea turtles. En: Lutz PL & JA Musick (eds), The biology of sea turtles: 277-296. Boca Raton, FL, CRC Press.
- Lutcavage ME, P Plotkin, B Witherington & PL Lutz (1997) Human impacts on sea turtle survival. En: Lutz PL & JA Musick (eds), The biology of sea turtles: 387-409. Boca Raton, FL, CRC Press.

- Marambio M, M López & JL Brito (2007) Nuevo registro de una población de *Chelonia mydas* residente en un área de alimentación en la costa de la región de Atacama, norte de Chile. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 39. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Márquez MR (1990) FAO species catalogue. Sea turtles of the world. An annotated and illustrated catalogue of sea turtle species known to date. FAO Fisheries Synopsis. N° 125, Vol. 11. Rome, FAO. 81 pp.
- Meylan AB & PA Meylan (2000) Introducción a la evolución, historias de vida y biología de las tortugas marinas. En: Eckert KL, KA Bjorndal, FA Abreu-Grobois & M Donnelly (eds), (Traducción al español), Técnicas de investigación y manejo para la conservación de las tortugas marinas: 3-5. Grupo especialista en tortugas marinas UICN/CSE Publicación N° 4.
- Miller JD (1997) Reproduction in sea turtles. En: Lutz PL & JA Musick (eds), The biology of sea turtles: 51-81. Boca Raton, FL, CRC Press.
- Miranda L & RA Moreno (2002) Epibiontes de *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) (Reptilia: Testudinata: Cheloniidae) en la región centro-sur de Chile. Revista de Biología Marina & Oceanografía (Chile) 37: 145-146.
- Molina JI (1782) Saggio sulla storia naturale et civile del Chili. Bologna, 367 pp.
- Morgan PJ (1989) Occurrence of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) in the British Islands in 1988 with reference to a record specimen. En: SA Eckert, KL Eckert & TH Richardson (eds). Proceedings of the 19th Annual conference on sea turtle conservation and biology: 109-120. NOAA Tech. Memo. (NMFS-SEFC-232). US. Department of Commerce.
- Morreale S, E Standora, J Spotila & F Paladino (1996) Migration corridor for sea turtles. Nature 384: 319-320.
- Mortimer J (1982) Feeding ecology of sea turtles. En: Bjorndal K (ed), Biology and conservation of sea turtles: 103-109. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Mrosovsky N & PCH Pritchard (1971) Body temperatures of *Dermochelys coriacea* and other sea turtles. Copeia 1971: 624-631.
- Near TJ, PA Meylan & HB Shaffer (2005) Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: an example using turtles. American Naturalist 165: 137-146.
- Núñez H, VM Maldonado & RP Pérez (1997) Reunión de trabajo con especialistas en herpetología para categorización de especies en estados de conservación. Noticiario Mensual de Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (Chile) 329: 12-19.
- Ortiz JC & H Núñez (1986) Catálogo crítico de los tipos de reptiles conservados en el Museo Nacional de Historia Natural de Santiago, Chile. Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 43: 1-23.
- Pandav B, BC Choudhury & K Shanker (1998) The Olive Ridley sea turtle (*Lepidochelys olivacea*) in Orissa: an urgent call for an intensive and integrated conservation programme. Current Science 75: 1323-1328.
- Parkinson R & R Brantly (2000) Physical monitoring workshop: Survey results and summary. Marine Turtle Newsletter 89: 17-20.
- Pendoley K & J Fitzpatrick (1999) Browsing on mangroves by green turtles in Western Australia. Marine Turtle Newsletter 84: 10.

- Philippi RA (1887) Los fósiles terciarios i cuaternarios de Chile, 58 láms. Imprenta Brockhaus, Leipzig. 256 pp.
- Philippi RA (1899) Las tortugas chilenas. Anales de la Universidad de Chile 104: 727-736.
- Pincheira-Donoso D (2002) Comentarios sobre la presencia de tortugas marinas en la costa de Chile (Reptilia-Testudinata). Noticiario Mensual Museo Nacional Historia Natural (Chile) 347: 15-22.
- Pritchard PCH (1979) Encyclopedia of turtles. TFH Publications, Inc., New Jersey. 859 pp.
- Pritchard P (1982) Nesting of the leatherback turtle, *Dermochelys coriacea*, in Pacific México, with a new estimate of the world population status. Copeia 1982: 741-747.
- Pritchard PCH (1997) Evolution, phylogeny, and current status. En: Lutz PL & JA Musick (eds), The biology of sea turtles: 1-28. Boca Raton, FL, CRC Press.
- Pritchard PCH & P Trebbau (1984) The turtles of Venezuela. Society for the study of Amphibians and Reptiles. Contributions to herpetology. Fundación de Internados Rurales, Caracas, Venezuela. 402 pp.
- Pritchard PCH & JA Mortimer (2000) Taxonomía, morfología externa e identificación de las especies. En: Eckert KL, KA Bjorndal, FA Abreu-Grobois & M Donnelly (eds), (Traducción al español), Técnicas de investigación y manejo para la conservación de las tortugas marinas: 23-41. Grupo especialista en Tortugas Marinas UICN/CSE Publicación.
- Pritchard PCH, P Bacon, F Berry, A Carr, J Fletmeyer, R Gallagher, S Hopkins, R Lankford, R Márquez, L Ogren, W Pringle, H Reichart & R Witham (1983) Manual of sea turtle research and conservation techniques. 2da. edición. Center for Environmental Education, Washington, DC. 126 pp.
- Quijada B (1916) Catálogo sistemático de los reptiles chilenos i extranjeros conservados en el Museo Nacional de Historia Natural. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 9: 22-47.
- Sakamoto W, I Uchida, Y Naito, K Kureha, M Tijimura & K Sato (1990) Deep diving behavior of the loggerhead turtle near the frontal zone. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 56: 1435-1443.
- Salinas P & W Sielfeld (2007) Registros de cadáveres de tortuga negra *Chelonia agassizii* (Bocourt, 1868) en Bahía Chipana (21°19'S-70°03'W) Iquique-Chile. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 21. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Sarti Martínez AL, A Barragán, N García & S Eckert (1996) Variabilidad genética y estimación del tamaño de la población de tortuga laúd *Dermochelys coriacea* en el Pacífico mexicano. Temporada 1995-1996. Informe final de investigación. Laboratorio de tortugas marinas, Facultad de Ciencias-UNAM, México DF. 34 pp.
- Sarti Martínez AL (2000) *Dermochelys coriacea*. En: 2007 IUCN Red List Threatened Species. www.iucnredlist.org. Obtenido el 20 Enero 2008.
- Seminoff JA, A Resendiz & Wj Nichols (2002) Diet of East Pacific green turtles (*Chelonia mydas agassizii*) in the central Gulf of California, México. Journal of Herpetology 36: 447-453.
- Seminoff JA (2004) *Chelonia mydas*. En: IUCN 2007. 2007 IUCN Red list of threatened species. www.iucnredlist.org. Obtenido el 03 Noviembre 2007.
- Shanker K, B Pandav & BC Choudhury (2003) An assessment of the olive ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*) nesting population in Orissa, India. Biological Conservation 115: 149-160.

- Silva A, C Guerra, C Guerra & P Bolados (2007) Descripción de áreas de forrajeo y su incidencia en la presencia de tortugas marinas. En: Estado actual y perspectivas de investigación y conservación de las tortugas marinas en las costas del Pacífico Sur Oriental: 19. Resúmenes del VII Simposio sobre Medio Ambiente. Antofagasta, Chile.
- Spotila JR, AE Dunham, AJ Leslie, Ac Steyermark, PT Plotkin & FV Paladino (1996) Worldwide population decline of *Dermochelys coriacea*: are leatherback turtles going extinct? Chelonian Conservation Biology 2: 209-222.
- Spotila JR, R Reina, C Steyermark, P Plotkin & F Paladino (2000) Pacific leatherback turtle face extinction. Nature 405: 529-530.
- Troncoso JF (1988) Registro de *Chelonia mydas agassizii* Bocourt, 1868 en el litoral de la VIII Región, Chile. Comunicaciones del Museo Regional de Concepción (Chile) 2: 29-30.
- Troncoso JF (1990) Nuevo registro de *Chelonia mydas agassizii* Bocourt, 1868 en el Pacífico sur, VIII Región, Chile. Comunicaciones del Museo Regional de Concepción (Chile) 4: 61.
- Veloso A, JC Ortiz, J Navarro, H Núñez, P Espejo & MA Labra (1995) Reptiles. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds), Diversidad biológica de Chile: 326-335. CONICYT. Santiago, Chile.
- Villaseñor R (1997) Dispositivos excluidores de tortugas marinas. FAO Documento Técnico de Pesca. N° 372. Roma, FAO. 116 pp.
- Yañez P (1951) Vertebrados marinos chilenos. III Reptiles. Revista de Biología Marina (Chile) 3: 1-18.
- Zwinnenberg AJ (1976) The olive ridley, *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829): probably the most numerous marine turtle today. Bulletin of Maryland Herpetology Society 12: 75-95.



Interacciones ecológicas y adaptaciones al medio



11.	Parásitos de anfibios y reptiles	301
12.	Desarrollo larvario y estrategias reproductivas en anfibios	333
13.	Desarrollo embrionario en reptiles	359
14.	Estrategias reproductivas en reptiles	385
15.	Ecología nutricional y flexibilidad digestiva en anfibios	419
16.	Dieta de anfibios y reptiles	445
17.	Ecofisiología de anfibios y reptiles	475
18.	Comunicación acústica en anfibios	509
19.	Sistemas de comunicación en reptiles	537



Interacciones ecológicas y adaptaciones al medio



11.	Parásitos de anfibios y reptiles	303
12.	Desarrollo larvario y estrategias reproductivas en anfibios	333
13.	Desarrollo embrionario en reptiles	359
14.	Estrategias reproductivas en reptiles	391
15.	Ecología nutricional y flexibilidad digestiva en anfibios	427
16.	Dieta de anfibios y reptiles	453
17.	Ecofisiología de anfibios y reptiles	483
18.	Comunicación acústica en anfibios	517
19.	Sistemas de comunicación en reptiles	547





Liolaemus nigroviridis, foto Yamil Hussein E.

Parásitos de anfibios y reptiles

Carlos F. Garin A. y Daniel González-Acuña

En el presente capítulo se entregan los antecedentes sobre la composición taxonómica, ciclos de vida, especificidad de hospedero y ecología de los parásitos de anfibios y reptiles de Chile. En el caso de los anfibios, se han reportado cerca de 16 taxa parásitos en 12 especies hospederas, limitándose casi en su totalidad a helmintos endoparásitos. En reptiles, se han registrado 12 taxa parásitos en 12 especies de hospederos, incluyendo un protozoo, un pentastómido, dos estadios larvales de garrapatas y ocho helmintos endoparásitos. En ambos grupos de herpetozoos, el número de parásitos por taxón hospedero fluctuó entre uno y cinco especies. Del total de taxa parásitos registrados para los herpetozoos presentes en Chile, uno es de vida libre en estado adulto, 10 son monoxenos y 16 son heteroxenos, siendo estos últimos los menos representados dentro de los nemátodos, incluyendo a la totalidad de acantocéfalos, platelmintos y pentastómidos. Los helmintos mostraron una alta especificidad de hospedero en anfibios, no así en reptiles. Los ectoparásitos fueron poco específicos. Se concluye que el conocimiento del parasitismo en herpetozoos de Chile es escaso, situación debida principalmente al reducido esfuerzo de muestreo sobre individuos, poblaciones y especies hospederas.



ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Generalidades sobre las interacciones parasitarias	305
Composición taxonómica	306
Diversidad de parásitos de anfibios	307
Diversidad de parásitos de reptiles	308
Historia natural	318
Ciclos de vida	318
Especificidad de hospedero	321
Ecología	324
Comentarios finales	327
Agradecimientos	327
Literatura citada	327



CARLOS F. GARIN A.

Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB),
Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.

DANIEL GONZÁLEZ-ACUÑA

Departamento de Ciencias Pecuarias,
Facultad de Medicina Veterinaria,
Universidad de Concepción. Chillán, Chile.

Generalidades sobre las interacciones parasitarias

Un parásito es un organismo que vive dentro o sobre un organismo hospedero, del cual obtiene sus recursos nutricios. Para esto presenta generalmente alguna especialización en su estructura y puede, al menos potencialmente, causar daño a su hospedero (Poulin 1998). Si consideramos la diversidad de taxa parásitos y el número de ocasiones que se ha adoptado este modo de existencia en la evolución animal, el parasitismo se erige como una de las formas de vida más exitosas dentro de los metazoos (Poulin & Morand 2000). Sólo a nivel de estos últimos, se han producido a lo menos 60 transiciones independientes al parasitismo en la historia evolutiva y en la actualidad se reconocen alrededor de 10 phyla de metazoos con linajes parásitos, entre ellos Platyhelminthes, Nematoda, Mollusca y Arthropoda (Poulin & Morand 2000). Si a esto se agrega el hecho de que prácticamente todos los metazoos de vida libre portan al menos una especie parásita (Poulin & Morand 2000), y que todavía queda una gran proporción de organismos hospederos desconocidos para la ciencia, se deduce la gran diversidad que este modo de vida representaría dentro de los metazoos vivientes.

Los herpetozoos se encuentran entre los vertebrados con menor diversidad de especies parásitas. Al considerar la riqueza de especies y tamaño comunitario únicamente de helmintos parásitos (i.e., Platyhelminthes, Acanthocephala, Nematoda), los herpetozoos son sólo comparables a peces de aguas continentales, presentando menores valores que peces marinos, aves y mamíferos (Aho 1990). Este patrón sería principalmente función de la ectotermia (Kennedy et al. 1986). A diferencia de los taxa endotermos, anfibios y reptiles presentan bajos niveles de actividad metabólica, con menores requerimientos energéticos y una consecuente menor ingesta de alimento (Pough et al. 2004), lo que disminuye la transmisión parasitaria dependiente de interacciones tróficas. Conjuntamente con esto, los herpetozoos exhiben una limitada vagilidad (excepción dada por las tortugas marinas), por lo que se reduce la probabilidad de colonización por nuevos taxa parásitos, produciéndose de esta forma comunidades parásitas de baja magnitud en comparación al resto de los hospederos vertebrados (Aho 1990).

En el presente capítulo se aborda el tema del parasitismo en herpetozoos de Chile, partiendo con una síntesis de toda la información disponible en cuanto a la diversidad de parásitos conocida en Chile. Se consideraron fundamentalmente organismos metazoos y teniendo en cuenta que muchas de las interacciones hospedero-parásito no constituyen necesariamente antagonismos, aún cuando los numerosos registros existentes en la literatura mundial sobre parásitos de herpetozoos no indican, por lo general, el daño producido por estos a sus hospederos (Greiner & Schumacher 2000). Finalmente, se discuten antecedentes sobre ciclos de vida, especificidad de hospedero y ecología, para lo cual se siguen las directrices de Bush et al. (1997), en cuanto a la terminología poblacional y comunitaria utilizada.

Composición taxonómica

El conocimiento de la parasitofauna de anfibios y reptiles de Chile es escaso en términos de cantidad de taxa parásitos y hospederos examinados, comparado con lo registrado para otros vertebrados autóctonos como peces de aguas continentales (Olmos & Muñoz 2006), peces marinos (George-Nascimento 1991), aves (Hinojosa-Sáez & González-Acuña 2005) y mamíferos (Cattan & George-Nascimento 1982). Esta ignorancia en la biodiversidad parasitaria de herpetozoos, muy superior a la de otros países del cono sur sudamericano, especialmente en reptiles (ver Ramallo & Díaz 1998, Ramallo et al. 2002a, Goldberg et al. 2004, Bursley & Goldberg 2004a, Bursley et al. 2005) es producto de la carencia de especialistas y consecuentemente de estudios en el tema, los que se limitan en gran medida a la exclusiva y fructífera labor de una autora, para el caso de los anfibios (Puga 1979, 1980, 1981, 1982, 1986, 1994, 1996, Puga & Franjola 1983, Puga & Torres 1997, Puga & Torres 1999, Puga & Formas 2005), y la reducida existencia de estos en publicaciones oficiales para el caso de los reptiles (Contreras et al. 1990, Daszak & Ball 1998, Goldberg et al. 2001, González-Acuña et al. 2004, 2006, Fredes & Rafo 2005).

De todos los trabajos, sólo dos se refieren a ectoparásitos de reptiles autóctonos (González-Acuña et al. 2004, 2006), aún cuando existen contribuciones en reptiles exóticos introducidos al país con fines comerciales (González-Acuña et al. 2003, 2005), centrándose el resto en la composición taxonómica de helmintos endoparásitos mayoritariamente de anuros. Sin embargo, diversos estudios sobre la fauna ectoparasitaria de reptiles altioplánicos y altoandinos del centro-sur de Chile se encuentran actualmente en desarrollo por uno de los autores (DGA), por lo que se espera un importante incremento en el conocimiento de este grupo de parásitos a futuro.



Individuo de *Liolaemus jamesi* con una garrapata sobre la extremidad anterior derecha. Foto Mariana Acuña Retamar.

Diversidad de parásitos de anfibios

La diversidad de parásitos de anfibios de Chile se limita a metazoos pertenecientes a cuatro phyla, cinco clases, nueve órdenes, 10 familias, 11 géneros y 16 especies (15 helmintos endoparásitos y un ácaro ectoparásito), a partir de 12 taxa hospederos distribuidos mayormente en el bosque templado austral (Tabla 11.1).

Entre los acantocéfalos o gusanos de cabeza espinosa, se han registrado dos taxa: *Acanthocephalus caspanensis* Fernández & Ibarra, 1989 y *Centrorhynchus* sp. El género *Acanthocephalus* Koelreuther, 1771 está conformado por parásitos cuyos estadios adultos se encuentran en peces, anfibios y reptiles. En anfibios de Sudamérica se ha observado parasitando especies de los géneros *Bufo* (Fernández & Ibarra 1989, Tantaleán et al. 2005, Smales 2007), *Hyla* (Fernández & Ibarra 1989), *Scinax* y *Leptodactylus* (Smales 2007), entre otros. Las especies del género *Centrorhynchus* Lühe, 1911 son parásitos de aves de los órdenes Falconiformes y Strigiformes, con unas pocas especies conocidas de mamíferos y reptiles (Dimitrova & Gibson 2005). En anfibios de Chile sólo se ha registrado como cistacanto, i.e., como estadio larval infestante (Torres & Puga 1996).

Para anfibios de Chile, se han señalado seis especies de platelmintos o gusanos planos: tres tremátodos digeneos y tres céstodos. Entre los tremátodos, *Gorgoderina* Looss, 1902, con dos especies, corresponde a un taxón parásito de la vejiga urinaria de anfibios de los órdenes Anura y Caudata (Mata-López et al. 2005). *Rudolphitrema* Travassos, 1924 constituye un taxón de tremátodos digeneos exclusivos del intestino delgado de anuros sudamericanos, con tres especies: *R. rudolphi* en *Bufo crucifer* de Brasil, *R. physalaemi* en *Physalemus gracilis* de Uruguay, y *R. chilensis* en *Eupsophus roseus* de Chile (Puga 1986). Los géneros de céstodos *Ophiotaenia* La Rue, 1911 y *Baerietta* Hsü, 1935 son propios del intestino de anfibios y reptiles de todo el mundo (Puga & Franjola 1983, de Chambrier et al. 2006). En Sudamérica se han descrito, además de las especies citadas en Chile, otras cuatro especies de *Ophiotaenia*, encontradas en anuros de los géneros *Leptodactylus* y *Ceratophrys* en Argentina e *Hyla* en Ecuador (de Chambrier et al. 2006). *Baerietta chilensis* constituiría la única especie del género presente en Sudamérica y región Neotropical (Puga & Franjola 1983). Sin embargo, el género ha sido considerado sinónimo de *Cylindrotaenia* Jewell, 1916, taxón distribuido en las regiones afrotropical, australiana, neotropical y oriental (Jones 1987). Olmos & Muñoz (2006), a partir de una comunicación personal de Sonia Puga, señalan la posibilidad de sinonimia entre *B. chilensis* y *Cylindrotaenia americana* Jewell, 1916.

Se han registrado cuatro géneros de nemátodos o gusanos redondos en anuros en Chile, todos con dos especies a excepción de *Rhabdias* Stiles & Hassall, 1905. Este último constituye un taxón cosmopolita de parásitos pulmonares principalmente de anfibios, aunque también se encuentra, en mucho menor medida, en serpientes y saurios (Martínez-Salazar & León-Règagnon 2006). Nemátodos del género *Aplectana* Railliet & Henry, 1916 son parásitos intestinales de reptiles y anfibios de África, América, Asia y Europa, con cerca de 19

especies para anuros sudamericanos (Puga & Torres 1997). Los taxa de *Cosmocerca* Diesing, 1861 son parásitos del intestino delgado y grueso de anfibios y reptiles. De las 12 especies con distribución neotropical, sólo una se halla en reptiles, parasitando el resto a anfibios (Burse & Goldberg 2004b). *Oswaldocruzia* Travassos, 1917, género cosmopolita parásito de anfibios y reptiles, se representa en el neotrópico por 13 especies encontradas en el intestino delgado de anuros, serpientes y saurios (Burse & Goldberg 2004b).

El único parásito descrito para anfibios chilenos, no helminto, es el estado larval de *Hannemania pattoni* Sambon, 1928, ácaro trombicúlido registrado en *Batrachyla taeniata* (Wharton & Fuller 1952). Las especies del género *Hannemania* Oudemans, 1911 poseen larvas que parasitan exclusivamente a anfibios de América, produciendo en el hospedero quistes intradérmicos los cuales se visualizan como pequeñas excrescencias cutáneas (de Alzuet & Mauri 1987).

Diversidad de parásitos de reptiles

Al igual que en anfibios, en los reptiles ha existido un bajo esfuerzo de muestreo en cuanto a individuos, poblaciones y especies hospederas examinadas, lo que ha generado un reducido número de taxa parásitos identificados. Sin embargo, y a diferencia de lo que ocurre en anfibios, existe una mayor proporción de parásitos no helmintos, con representantes de Protozoa, Pentastomida y ácaros ectoparásitos (Tabla 11.1).

En reptiles que habitan en Chile se ha registrado un único protozoo, el coccidio *Eimeria liolaemi* Daszak & Ball, 1998, descrito en ejemplares de *Liolaemus pictus* y *L. tenuis* importados, por distintos motivos, desde Chile a Inglaterra y USA respectivamente (Daszak & Ball 1998). Los protozoos son considerados los parásitos más frecuentes en reptiles (Greiner & Schumacher 2000), representados principalmente por Apicomplexa de los géneros *Eimeria* e *Isoospora* (Lainson 2002), así como por el hemoparásito *Plasmodium*, el cual a pesar de tener una baja diversidad de especies, es capaz de parasitar a una gran variedad de reptiles (Perkins 2000). Los taxa de *Plasmodium* son habitualmente encontrados en reptiles (Schall et al. 1982), sin embargo Carothers & Jaksic (2001) no reportan su presencia al analizar 300 muestras de sangre de lagartijas del género *Liolaemus* de los Andes de Chile central.

Para el caso de parásitos metazoos, 11 especies se han descrito para Chile, pertenecientes a cuatro phyla, seis clases, ocho órdenes, nueve familias y 10 géneros (Tabla 11.1). El número de hospederos se limita a 12 especies, y cinco taxa parásitos son aportados, aunque no exclusivamente, por un único taxón hospedero con un importante esfuerzo de muestreo (*Liolaemus nigroviridis*), lo que subraya la importancia de este sesgo en esta clase de estudios. Sin embargo, antecedentes históricos demuestran la frecuente presencia de individuos parásitos en varias especies de saurios de Chile, los que no han

TABLA 11.1

Taxa parásitos de anfibios (Amph) y reptiles (Rep) de Chile. Se detalla el estadio encontrado del parásito (Ooq= oocistas, Cist= cistacanto, Pleroc= pleroceroide), ciclo de vida (Het= heteroxeno, Mon= monoxeno), localización geográfica, prevalencia (n° individuos parasitados/n° individuos examinados), sitio de infestación y referencia. NE= no especificado.

Taxón	Hospedero	Clase	Estadio	Ciclo	Localidad	Prevalencia (%)	Sitio infestación	Referencia
Phylum Apicomplexa								
Clase Sporozoa								
Orden Eucoccidida								
Familia Eimeriidae								
<i>Eimeria tiataemi</i>	<i>Liolaemus pictus</i>	Rep	Ooq	Mon	Chile ²	1/1 (100)	Intestino	2
	<i>Liolaemus tenuis</i>	Rep	Ooq		NE	4/4 (100)	Intestino	2
Phylum Acanthocephala								
Clase Palaeacanthocephala								
Orden Echinorhynchida								
Familia Echinorhynchidae								
<i>Acanthocephalus caspanensis</i>	<i>Bufo spinulosus</i>	Amph	Adulto	Het	Caspana (22°20'S; 68°14'W)	5/6 (86)	Estómago, Intestino delgado	3
Fernández & Ibarra, 1989								
Orden Polymorphida								
Familia Centrotrichnchidae								
<i>Centrotrichnchus</i> sp.	<i>Eupsophus calcaratus</i>	Amph	Cist	Het	Yaldad (43°06'S; 73°40'W)	3/27 (11)	Hígado, Peritoneo	19
	<i>Eupsophus roseus</i>	Amph	Cist		Isla Teja (39°48'S; 73°15'W)	1/10 (10)	Hígado	19
	<i>Philodryas chamissonis</i>	Rep	Cist		Santiago (33°27'S; 70°40'W)	3/20 (15)	Mesenterios	22
Phylum Platyhelminthes								
Clase Trematoda								
Orden Plagiorchiida								
Familia Gorgoderidae								
<i>Gorgoderina chilensis</i> Dioni, 1947	<i>Rhinoderma darwini</i>	Amph	Adulto	Het	Barra del Río Bueno (40°14'S; 73°43'W)	NE	Vejiga urinaria	13
	<i>Caudicrbera caudicrbera</i>	Amph	Adulto	Het	Valdivia (39°40'S; 73°14'W)	2/7 (29)	Vejiga urinaria	11
<i>Gorgoderina valdiviensis</i> Puga, 1979								
Familia Omphalometridae								
<i>Rudolpfitrema chilensis</i> Puga, 1986	<i>Eupsophus roseus</i>	Amph	Adulto	Het	Mehuín (39°26'S; 73°13'W)	8/8 (100)	Intestino delgado	12
					Cordillera Pelada (40°08'S; 37°40'W)		Intestino delgado	12
					Isla Teja (39°48'S; 73°15'W)	2/44 (5)	Intestino delgado	17

TABLA 11.1. Continuación.

Taxa parásitos de anfibios (Amph) y reptiles (Rep) de Chile. Se detalla el estado encontrado del parásito (Ooq= ooquistes, Cist= cistacanto, Pleroc= pleroceroide), ciclo de vida (Het= heteroxeno, Mon= monoxeno), localidad geográfica, prevalencia (n° individuos parasitados/n° individuos examinados), sitio de infestación y referencia. NE= no especificado.

Taxón	Hospedero	Clase	Estadio	Ciclo	Localidad	Prevalencia (%)	Sitio infestación	Referencia
Familia Opisthogonimidae <i>Opisthogonimus</i> Lühe, 1900	<i>Philodryas chamissonis</i>	Rep	Adulto	Het	Santiago ³	1/1 (100)	Cavidad bucal	20
Clase Cestoda Orden Proteocephalidea Familia Proteocephalidae <i>Ophiotaenia noei</i> Wolffügel, 1948	<i>Candiverbera candiverbera</i>	Amph	Adulto, Pleroc ⁴	Het	Maipú, Santiago (Río Mapocho) (33°30'S; 70°52'W) Maipú, Santiago (Vertientes) (33°30'S; 70°52'W) Malvilla, San Antonio (33°36'S; 71°34'W) Calama (22°29'S; 68°58'W)	16/29 (55) 15/34 (44) 7/12 (58) 3/8 (38)	Intestino delgado, Hígado, Páncreas ⁵ Intestino delgado, Hígado, Páncreas ⁵ Intestino delgado, Hígado, Páncreas ⁵ Intestino delgado	10 10 10 18
<i>Ophiotaenia calamensis</i> Puga & Formas, 2005	<i>Telmatoebius dankoi</i>	Amph	Adulto	Het				
Orden Cyclophyllidea Familia Nematotaeniidae <i>Baerietta chilensis</i> Puga & Franjola, 1983	<i>Batrachyla taeniata</i> <i>Eupsophus calcaratus</i>	Amph Amph	Adulto Adulto	Het? Het?	Puntra (42°06'S; 73°50'W) Yaldad (43°06'S; 73°40'W)	25/25 (100) 9/27 (33)	Intestino delgado Intestino delgado	15 14
Familia Anoplocephalidae <i>Oocboristia</i> sp.	<i>Liolaemus nigroviridis</i>	Rep	Adulto	Het	Farellones (33°21'S; 70°17'W) Embalse El Yeso (33°38'S; 70°03'W) Cerro El Roble (32°58'S; 71°00'W) Altos de Cantillana (33°56'S; 70°57'W)	2/30 (7) 1/29 (3) 2/27 (7) 1/25 (4)	Intestino delgado Intestino delgado Intestino delgado Intestino delgado	5 5 5 5
Phylum Nematoda Clase Secernentea Orden Rhabditida Familia Rhabdiasidae <i>Rhabdias</i> sp.	<i>Pleurodema thaul</i>	Amph	Adulto Larva	Mon	Concepción (36°50'S; 73°03'W)	25/70 (36) (A)	Pulmones, Celoma ⁶	1

TABLA 11.1. Continuación.

Taxa parásitos de anfibios (Amph) y reptiles (Rep) de Chile. Se detalla el estadio encontrado del parásito (Ooq= oquistes, Cist= cistacanto, Pleroc= pleroceroide), ciclo de vida (Het= heteroxeno, Mon= monoxeno), localización geográfica, prevalencia (n° individuos parasitados/n° individuos examinados), sitio de infestación y referencia. NE= no especificado.

Taxón	Hospedero	Clase	Estadio	Ciclo	Localidad	Prevalencia (%)	Sitio infestación	Referencia
Orden Oxyurida								
Familia Pharyngodonidae								
<i>Parapharyngodon scleratus</i> (Travassos, 1923)	<i>Liolaemus nigroviridis</i>	Rep	Adulto, Larva	Mon	Farellones (33°21'S; 70°17'W) Cerro El Roble (32°58'S; 71°00'W) Altos de Cantillana (33°56'S; 70°57'W)	21/30 (70) 27/27 (100) 5/25 (20)	Intestino grueso (Ciego) Intestino grueso (Ciego) Intestino grueso (Ciego)	5 5 5
<i>Spauligodon maytacapaci</i> (Vicente & Ibáñez, 1968)	<i>Liolaemus nigroviridis</i>	Rep	Adulto, Larva	Mon	Farellones (33°21'S; 70°17'W) Embalse El Yeso (33°38'S; 70°03'W) Altos de Cantillana (33°56'S; 70°57'W)	12/30 (40) 26/29 (90) 23/25 (92)	Intestino grueso (Ciego) Intestino grueso (Ciego) Intestino grueso (Ciego)	5 5 5
	<i>Liolaemus lemnicatus</i>	Rep	Adulto		Lenga, Talcahuano (36°45'S; 73°10'W)	6/36 (17)	NE	6
	<i>Liolaemus tenuis</i>	Rep	Adulto		Lenga, Talcahuano (36°45'S; 73°10'W) Río Clarillo (33°46'S; 70°27'W) Cerro Santa Lucía (33°26'S; 70°39'W)	19/27 (70) 28/33 (85) 17/30 (57)	NE Intestino grueso (Ciego) Intestino grueso (Ciego)	6 9 9
Orden Ascaritida								
Familia Cosmoceridae								
<i>Aplectana artigasi</i> Puga & Torres, 1997	<i>Eupsophus calcaratus</i>	Amph	Adulto	Mon	Yaldad (43°06'S; 73°40'W)	3/3 (100)*	Intestino*	16
	<i>Eupsophus rosaeus</i>	Amph	Adulto		Isla Teja (39°48'S; 73°15'W)	10/44 (23)	Intestino grueso (Recto)	17
<i>Aplectana chilensis</i> Lent & Freitas, 1948	<i>Rhinoderma darwini</i>	Amph	Adulto	Mon	Río Bueno (40°20'S; 72°57'W)	NE	Intestino grueso (Recto)	13
	<i>Pleurodema thaul</i>	Amph	Adulto		Concepción (36°50'S; 73°03'W)	45/70 (64)	Intestino grueso	1
<i>Cosmoerca thilensis</i> Lent & Freitas, 1948	<i>Rhinoderma darwini</i>	Amph	Adulto	Mon	Río Negro (40°48'S; 73°14'W)	NE	Intestino grueso (Recto)	13
<i>Cosmoerca</i> sp.	<i>Eupsophus rosaeus</i>	Amph	Adulto	Mon	Isla Teja (39°48'S; 73°15'W)	20/44 (46)	Intestino grueso (Recto)	17

TABLA 11.1. Continuación.

Taxa parásitos de anfibios (Amph) y reptiles (Rep) de Chile. Se detalla el estadio encontrado del parásito (Ooq= ooquistes, Cist= cistacanto, Pleroc= pleroceroide), ciclo de vida (Het= heteroxeno, Mon= monoxeno), localidad geográfica, prevalencia (n° individuos parasitados/n° individuos examinados), sitio de infestación y referencia. NE= no especificado.

Taxón	Hospedero	Clase	Estadio	Ciclo	Localidad	Prevalencia (%)	Sitio infestación	Referencia
Familia Seuratidae <i>Skjabinelazia</i> sp.	<i>Liolaemus nigroviridis</i>	Rep	Adulto	Het	Farellones (33°21'S; 70°17'W)	1/30 (3)	Intestino delgado	5
Orden Spirurida Familia Physalopteridae <i>Physaloptera</i> cf. <i>lutzi</i> Cristóforo, Guimarás & Rodríguez, 1976	<i>Liolaemus nigroviridis</i>	Rep	Adulto	Het	Farellones (33°21'S; 70°17'W) Cerro El Roble (32°58'S; 71°00'W) Altos de Cantillana (33°56'S; 70°57'W)	1/30 (3) 5/27 (19) 3/25 (12)	Estómago Estómago Estómago	5 5 5
<i>Physaloptera</i> sp.	<i>Liolaemus tenuis</i>	Rep	Adulto	Het	Río Clarillo (33°46'S; 70°27'W) Cerro Santa Lucía (33°26'S; 70°39'W)	5/33 (15) 1/30 (3)	Estómago Estómago	9 9
Orden Strongylida Familia Molineidae <i>Oswaldocruzia neghmei</i> Puga, 1981	<i>Eupsophus miguelti</i>	Amph	Adulto	Mon	Mehuín (39°26'S; 73°13'W) Fundo San Martín (39°33'S; 73°06'W)	1/15 (7) 1/20 (5)	Intestino delgado Intestino delgado	13 13
	<i>Eupsophus roseus</i>	Amph	Adulto		La Piedad (41°04'S; 72°26'W)	2/5 (40)	Intestino delgado	13
	<i>Eupsophus emilitopugini</i> ?	Amph	Adulto		Mehuín (39°26'S; 73°13'W) Fundo San Martín (39°33'S; 73°06'W)	5/13 (38) 4/6 (67)	Intestino delgado Intestino delgado	13 13
	<i>Hylorina sylvatica</i>	Amph	Adulto		Puyehue (40°42'S; 72°19'W)	6/6 (100)	Intestino delgado	13
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	<i>Pleurodema thaul</i>	Amph	Adulto	Mon	Concepción (36°50'S; 73°03'W)	5/70 (7)	Intestino delgado	1
Phylum Arthropoda Clase Pentastomida Orden Cephalobaenida Familia Raillietellidae <i>Raillietella</i> sp.	<i>Philodryas thamissonis</i>	Rep	Adulto	Het	Santiago	2/2 (100)	Pulmones	4

TABLA 11.1. Continuación.

Taxa parásitos de anfibios (Amph) y reptiles (Rep) de Chile. Se detalla el estadio encontrado del parásito (Ooq= ooquistes, Cist= cistacanto, Pleroc= pleroceroide), ciclo de vida (Het= heteroxeno, Mon= monoxeno), localidad geográfica, prevalencia (n° individuos parasitados/n° individuos examinados), sitio de infestación y referencia. NE= no especificado.

Taxón	Hospedero	Clase	Estadio	Ciclo	Localidad	Prevalencia (%)	Sitio infestación	Referencia
Phylum Arthropoda								
Clase Arácnida								
Orden Acari								
Familia Argasidae								
<i>Orritodoros puertoricensis</i>	<i>Phymaturus pulluma</i>	Rep	Larva	Het	Nevados de Chillán, Waldorf (36°52'S; 71°23'W)	36/123 (29)	Piel (zona cloacal)	8
Fox, 1947	<i>Liolaemus bisignatus</i> ⁸	Rep	Larva		Sur de Copiapó (28°03'S; 70°35'W)	2/6 (33)	Piel (flancos)	8
	<i>Liolaemus chillanensis</i>	Rep	Larva		Nevados de Chillán, Waldorf (36°52'S; 71°23'W)	18/86 (21)	Piel (zona cloacal, flancos)	8
Familia Ixodidae								
<i>Amblyomma parvitarsum</i>	<i>Liolaemus jamesi</i>	Rep	Larva	Het	Salar de Surire (18°50'S; 69°06'W)	1/1 (100)	Piel (flancos)	7
Neumann, 1901	<i>Liolaemus ornatus</i>	Rep	Larva		Llullaillaco (24°19'S; 68°04'W)	1/2 (50)	Piel (zona cloacal, oído, flancos)	21
	<i>Liolaemus andinus</i>	Rep	Larva		Llullaillaco (24°19'S; 68°04'W)	1/5 (20)	Piel (flancos)	21
Familia Trombiculidae								
<i>Hannemania pattoni</i> Sambon, 1928	<i>Liolaemus nigriceps</i>	Rep	Larva		Llullaillaco (24°19'S; 68°04'W)	1/3 (33)	Piel (zona gular, oído)	21
	<i>Batrachyla taeniata</i> ⁹	Amph	Larva	---	Chile	NE	Intradermal	20

1. Referencias: 1- Benavides et al. 1996, 2- Daszak & Ball 1998 3- Fernández & Ibarra 1989, 4- Fredes & Raffo 2005 5- Garín 2006, 6- Goldberg et al. 2001, 7- González-Acuña et al. 2004, 8- González-Acuña et al. 2006, 9- Jiménez 2005, 10- Noé & Lira 1946, 11- Puga 1979, 12- Puga 1986, 13- Puga 1994, 14- Puga 1996, 15- Puga & Frajola 1983, 16- Puga & Torres 1997, 17- Puga & Torres 1999, 18- Puga & Formas 2005, 19- Torres & Puga 1996, 20- Wharton & Fuller 1952, 21- Daniel González-Acuña, en preparación, 22- Mario George-Nascimento, comunicación personal.

2. Ejemplares vivos de *L. pictus* obtenidos desde colecciones particulares de Inglaterra, importados desde Chile.

3. Ejemplar de *P. chamissonis* obtenido de un zoológico de Santiago, Región Metropolitana, desconociéndose la localidad exacta de captura.

4. Adultos de *O. noei* en individuos delgado, pleroceroide en hígado y páncreas.

5. Adultos de *O. noei* en intestino delgado, pleroceroide en hígado y páncreas.

6. Adultos (hembras) de *Rhabdias* sp. en pulmones, larvas en celoma.

7. Considerado como *E. vertebralis* en la publicación original, los individuos de La Picada atribuidos a *E. vertebralis* fueron descritos como *E. emiltopugini* por Formas (1989).

8. Considerado como *L. copiapensis* en la publicación original, Pincheira-Donoso & Núñez (2005) incluyen a este taxón bajo la sinonimia de *L. bisignatus*.

9. Sinónimo de *Borborocoetes taeniatus* y *Eupsophus taeniatus*, taxa considerados en la publicación de Wharton & Fuller (1952).

sido determinados taxonómicamente debido a la naturaleza del trabajo donde estos han sido documentados. Ejemplo de ello, es lo señalado por Ortiz (1980), quién al realizar una revisión taxonómica del género *Microlophus* (= *Tropidurus*) en Chile, señala la existencia de ácaros en la superficie corporal, nemátodos en el estómago, y nemátodos y tenias en el intestino en varias de las especies de *Microlophus* analizadas (*M. atacamensis*, *M. tarapacensis*, *M. theresioides* y *M. yanexi*). Otros antecedentes son reportados en el contexto de estudios ecológicos, como los de Jaksic & Fuentes (1980) sobre *L. nitidus* e Ipinza (1985) en *L. monticola*. En ambos trabajos se documenta la presencia de nemátodos en el estómago de estas especies, sin pronunciarse mayormente sobre la identidad genérica o específica de ellas. Por otro lado, Tamayo (1991) indica el hallazgo de “numerosos gusanos nemátodos” en el ciego de *Phymaturus palluma*, mientras que Carothers & Jaksic (2001), al comparar las distribuciones a lo largo de un transecto altitudinal de 10 especies de *Liolaemus* de Chile central con las de sus parásitos, mencionan la existencia de nemátodos, ácaros y garrapatas en diversos reptiles del genero *Liolaemus*, sin pronunciarse sobre la composición taxonómica ni magnitud parasitaria.

Centrorhynchus sp. constituye el único acantocéfalo que se ha encontrado en reptiles de Chile, específicamente en mesenterios de la culebra de cola larga, *Philodryas chamissonis* (Mario George-Nascimento, com. pers.). De igual manera que en anfibios, el parásito sólo se ha registrado en estadio larval (cistacanto), lo que subraya el rol de los herpetozoos como hospederos paraténicos para este taxón acantocéfalo (ver ciclos de vida).



Figura 11.1. *Parapharyngodon sceleratus* obtenidos del intestino grueso de *Liolaemus nigroviridis*. A- Hembra adulta (40x). B- Macho adulto (40x). C- Macho adulto, extremo posterior (100x). Tomado de Garin 2006.

En cuanto a gusanos planos, dos géneros se han señalado para reptiles de Chile, ambos con un taxón no identificado a nivel de especie: *Opisthogonimus* Lühe, 1900 (Trematoda) y *Oochoristica* Lühe, 1898 (Cestoda). *Opisthogonimus* sp. ha sido recientemente aislado desde la cavidad bucal de un ejemplar de *Philodryas chamissonis* procedente del Zoológico Nacional de Chile (González-Acuña, en preparación. Dado que los taxa de Opisthogoniminae corresponden a tremátodos parásitos del tracto digestivo superior (boca y esófago) exclusivos de serpientes neotropicales (Volonterio et al. 2006), es posible pensar que este hallazgo no se debería a una infestación de dicho ejemplar en dependencias del zoológico, lo que es necesario comprobar mediante la inspección de individuos de vida libre. Los céstodos del género *Oochoristica* Lühe, 1898 parasitan el intestino de reptiles y pequeños mamíferos de todo el mundo (Brooks et al. 1999), y seis especies se han descrito para saurios sudamericanos (Burse et al. 2005).

Dentro de los nemátodos, destacan los taxa de Pharyngodonidae, familia de oxyuridos característicos de reptiles (Petter & Quentin 1976) con dos especies: *Parapharyngodon sceleratus* (Travassos, 1923) (Figura 11.1) y *Spauligodon maytacapaci* (Vicente & Ibáñez, 1968) (Figura 11.2). Esta última sobresale por su número de hospederos y localidades registradas (Tabla 11.1). Por otra parte, Contreras et al. (1990) indican la presencia en Chile de los géneros de Oxyurida *Pharyngodon* Diesing, 1861 y *Veversia* Thapar, 1925, a partir de cinco vermes obtenidos de un único ejemplar de *Liolaemus tenuis*, lo que es reafirmado por Cattán (1995) al revisar los helmintos parásitos de vertebrados silvestres chilenos.

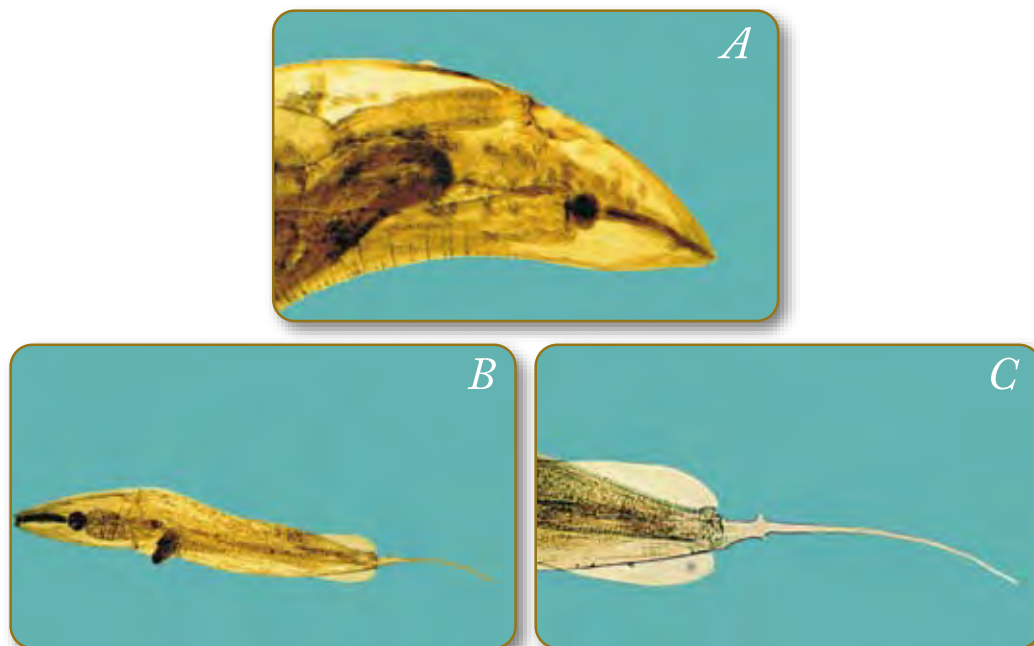


Figura 11.2. *Spauligodon maytacapaci* obtenidos del intestino grueso de *Liolaemus nigroviridis*. A- Hembra adulta, extremo anterior (40x). B- Macho adulto (40x). C- Macho adulto, extremo posterior (100x). Tomado de Garin 2006.

Contreras et al. (1990) expresan la “ausencia de machos en el material recolectado”, lo que hace imposible su determinación a nivel de género, mediante las claves del Commonwealth Institute of Helminthology (Petter & Quentin 1976), utilizadas en la identificación según la publicación original. Luego, ninguno de los géneros reportados por estos autores se encuentran en saurios del cono sur sudamericano (Burseley & Goldberg 2004a, Goldberg et al. 2004b, Bursey et al. 2005). Estos antecedentes sumados al gran esfuerzo de muestreo de Jiménez (2005), quién halló dentro de Oxyurida exclusivamente a *Spauligodon maytacapaci* en 84 individuos de *L. tenuis* originarios de Santiago y alrededores (región metropolitana), la procedencia más probable del individuo estudiado por Contreras et al. (1990), le quitan validez al trabajo de Contreras et al. (1990), por lo que los géneros antes mencionados no fueron considerados dentro de la presente revisión, eliminándolos como componentes de la parasitofauna de Chile (Tabla 11.1).

Otros dos géneros de nemátodos han sido registrados en reptiles de Chile, *Skrjabinelazia* Sypliaxov, 1930 (Ascaridida) y *Physaloptera* Rudolphi, 1819 (Spirurida). *Skrjabinelazia* constituye un género de parásitos exclusivos de reptiles con dos especies indicadas para Sudamérica, *S. intermedia* (Freitas, 1940) Chabaud, 1973 y *S. galliardi* Chabaud, 1973 (Burseley et al. 2005). Por su parte, *Physaloptera* presenta un amplio rango de hospederos vertebrados (reptiles, aves, mamíferos), habiéndose registrado en Sudamérica cuatro especies (Burseley et al. 2005), de las cuales a lo menos una existe en Chile, taxón cuya identidad a nivel de especie es dudosa, aún cuando es altamente probable que corresponda a *P. lutzi* Cristóforo, Guimarães & Rodríguez, 1976 (Garin 2006).

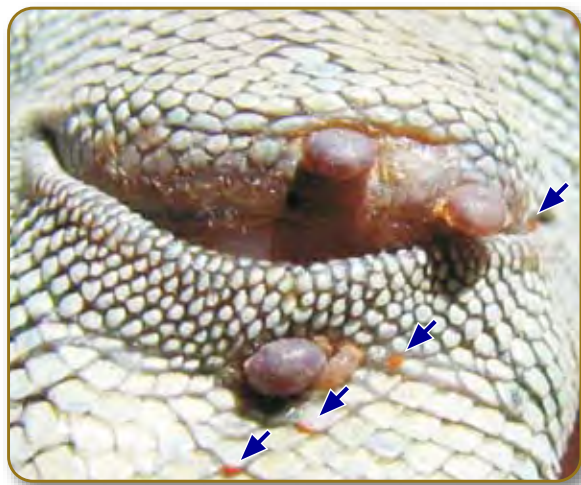


Figura 11.3. *Ornithodoros puertoricensis* en zona cloacal de *Liolaemus chillanensis*. Las flechas señalan la presencia de ácaros trombiculidos. Foto Daniel González-Acuña.

En cuanto a los parásitos no helmintos, Fredes & Raffo (2005) reportan el pentastómido *Raillietiella* sp. desde los pulmones de dos individuos de *Philodryas chamissonis* procedentes de un zoológico de la región metropolitana de Chile. Por constituir la cautividad una situación especial, se destaca una vez más la necesidad de confirmar el hallazgo en ejemplares obtenidos directamente de la naturaleza. El género *Raillietiella* Sambon, 1910 está conformado por cerca de 30 especies en el mundo, parásitas del aparato respiratorio de una amplia variedad de tetrápodos con un marcado dominio de saurios y serpientes (Ali et al. 1985).

Referente a ectoparásitos, existen dos registros de garrapatas, el argásido *Ornithodoros puertoricensis* Fox, 1947 (Figura 11.3) y el ixódido *Amblyomma parvitarsum* Neumann, 1901 (Figura 11.4), los cuales utilizan a reptiles como hospederos en su fase larval. En ambos casos, las ninfas y adultos parasitan mamíferos (González-Acuña et al. 2004, 2006). Con respecto a los ácaros, se han encontrado en altas prevalencias larvas correspondientes a la familia Trombiculidae, parasitando a distintas especies de reptiles del centro y sur de Chile (González-Acuña, en preparación). Finalmente, recientes reportes indican hallazgos de garrapatas en reptiles introducidos al país con fines comerciales. *Amblyomma argentiniae* ha sido aislada en diversas ocasiones desde ejemplares de la tortuga de tierra Argentina (*Chelonoidis chilensis*), ingresados a Chile clandestinamente para su venta como mascota (González-Acuña et al. 2003). *Amblyomma latum* fue encontrada en un individuo de pitón bola (*Python regius*) internado desde África vía Estados Unidos al Zoológico Metropolitano de Santiago (González-Acuña et al. 2005). Estos ejemplos destacan el rol de las especies exóticas en cuanto al ingreso de nuevos taxa parásitos y su potencial transmisión hacia hospederos autóctonos, evento de baja probabilidad de ocurrencia para los casos señalados debido a la especificidad de ambas garrapatas por testudinidos y boídos, ambos grupos no representados en Chile (González-Acuña et al. 2005).



Figura 11.4. *Amblyomma parvitarsum* en conducto auditivo externo de *Liolaemus nigriceps*. Foto Daniel González-Acuña.

Historia natural

Ciclos de vida

Un organismo parásito puede alcanzar a su hospedero directamente, sin participación de algún hospedero intermediario (parásito monoxeno), o bien presentar un ciclo de vida complejo en donde interviene uno o más hospederos intermediarios (parásito heteroxeno) (Anderson 2000). La evolución hacia ciclos de vida complejos ha sido producto de accidentes históricos o de presiones selectivas orientadas a asegurar una alta eficiencia de transmisión (Poulin 1998). En general, las especies heteroxenas son más dependientes de factores locales (ecológicos) como la disponibilidad de hospederos intermediarios, transmitiéndose entre hospederos a través de las relaciones tróficas en el caso de los endoparásitos (Sharpilo et al. 2001) o por el uso de un hábitat común en el caso de los ectoparásitos. Del total de taxa parásitos registrados para los herpetozoos de Chile, uno es de vida libre en estado adulto, 10 son monoxenos y 16 son heteroxenos, siendo estos últimos unos pocos nemátodos y la totalidad de acantocéfalos, platelmintos y pentastómidos (Tabla 11.1). No existen estudios específicos sobre los ciclos de vida de parásitos de herpetozoos de Chile, existiendo sólo una aproximación en el trabajo experimental de Noé & Lira (1946). Sin embargo estos autores plantean conclusiones erradas (ver detalle más abajo). Por lo tanto, la aproximación será a nivel de género y las interpretaciones deben ser tomadas con cautela.



Ejemplar de *Liolaemus zapallarensis* en el cual se puede apreciar una mancha roja en el pliegue posterior de la pata trasera, lo que corresponde a una agrupación de acaros. Foto Mariana Acuña Retamar.

Las especies del género *Acanthocephalus* presentan como hospederos intermediarios crustáceos acuáticos, principalmente isópodos (Kakizaki 2003) y en menor medida anfípodos (Trejo et al. 2000). Fernández & Ibarra (1989) señalan la presencia de *A. caspanensis* exclusivamente en cinco individuos de *Bufo spinulosus* de Caspana (n= 6), estando ausente en las muestras poblacionales de El Tatio (n= 15), Isluga (n= 7) y Lo Valdés (n= 3). Estos autores señalan como posible explicación, la diferencia entre localidades en cuanto a la oferta de recursos tróficos. Los hospederos definitivos de las especies de *Centrorhynchus*, como ya ha sido señalado, los constituyen principalmente aves rapaces diurnas y nocturnas, siendo sus hospederos intermediarios crustáceos isópodos o insectos de los ordenes Orthoptera y Coleoptera (Torres & Puga 1996). En Chile sólo se ha encontrado en estadio de cistacanto, encapsulado en hígado y peritoneo de *Eupsophus* sp. y en mesenterios de la culebra *Philodryas chamissonis*, constituyendo estos taxa hospederos paraténicos (i.e., hospedero en donde el estadio infestante de un parásito persiste aunque sin mayor crecimiento ni desarrollo), desconociéndose sus hospederos intermediarios y definitivos (Torres & Puga 1996). En relación a esto, la paratenesis o proceso en el cual un estadio infestante pasa desde un hospedero paratenico a otro intermediario o definitivo ha sido demostrada dentro de varios grupos parásitos, e.g., *Metastrongyloidea* y *Spirurida* (Anderson 2000).

Los miracidios del género de tremátodo *Gorgoderina* se desarrollan en moluscos bivalvos y sus metacercarias en estadios larvales de anfibios, pasando al hospedero definitivo por carnivoría (Rankin 1939). Esto explicaría su presencia en *Caudiverbera caudiverbera* (Puga 1979), batracio de gran tamaño y voracidad, consumidor habitual de larvas incluso de su propia especie (Ceí 1962). No ocurriría lo mismo con el otro hospedero identificado para este taxón, *Rhinoderma darwinii*, anfibio de reducido tamaño consumidor de pequeños artrópodos, cuyas larvas no presentan vida libre y son incubadas en la bolsa gular del macho (Ceí 1962), por lo que el ciclo debiera presentar otras desconocidas características. Puga (1979) señala la infructuosa búsqueda de las especies de *Gorgoderina* en vejigas urinarias de ejemplares de *R. darwinii*, lo que agrega más incertidumbre a la situación de este género en Chile.

Miembros del género *Ophiotaenia* exhiben el ciclo de vida proteocéfalo típico, el que involucra el desarrollo de larvas procercoides y plerocercoides en el hemocele de copépodos (e.g., *Cyclops*, *Mesocyclops*) que son ingeridos por el hospedero definitivo (Puga & Formas 2005). *Ophiotaenia noei* fue descrita por Wolffhügel en 1946 como *nomen nudum* (Wolffhügel 1948), a partir del material estudiado por Noé & Lira (1946). Estos autores encuentran tenias maduras en el intestino de individuos adultos de *Caudiverbera caudiverbera*, y plerocercoides en la superficie del hígado, páncreas y vértice del espiral intestinal de larvas del mismo hospedero, llegando a la conclusión a partir de un estudio experimental, que el ciclo se completa dentro de la misma especie en distintos estadios de desarrollo ontogénico, transmitiéndose por canibalismo, denominando a esta forma de parasitosis como “paraxenobiosis”. Sin embargo, esto es desestimado por Wolffhügel (1948), quien indica

fallas experimentales en el trabajo de Noé & Lira (1946), y la certidumbre de la existencia de dos hospederos intermediarios en este grupo de céstodos, correspondiendo siempre a copépodos los primarios, por lo que el ciclo de *O. noei* permanece sin ser descifrado.

El ciclo de vida de los nematotaenidos, familia del género *Baerietta*, no ha sido determinado con seguridad. Jones & Delvinquier (1991) argumentan la existencia de un ciclo heteroxeno con un hospedero intermediario artrópodo. Sin embargo, *Nematotaenia dispar* y *Cylindrotaenia americana* son especies monoxenas, por lo que la transmisión ocurre por ingestión directa de huevos (Goldberg & Bursey 2002). Los céstodos del género *Oochoristica* presentan insectos como hospederos intermediarios, e.g., *O. anolis*, cuyo hospedero intermediario lo constituyen escarabajos (Conn 1985). El taxón pentastómido *Raillietiella* utiliza insectos y lagartos insectívoros como hospederos intermediarios. Al ser consumidos por el hospedero definitivo, las larvas enquistadas en sus tejidos se liberan en el intestino, atraviesan la pared de éste y migran hasta los pulmones del depredador en donde se convierten en adultos (Fredes & Raffo 2005).

Dentro de Nematoda, los géneros *Skrjabinelazia* y *Physaloptera* presentan ciclos de vida complejos. Las larvas infectivas de tercer estadio de ambos géneros se desarrollan en insectos, e.g., en Orthoptera en el caso de *S. galliardi*, y Dermaptera, Orthoptera, Blattodea y Coleoptera en los casos de *P. hispida*, *P. maxillaris*, *P. praeputialis* y *P. rara* (Bursey et al. 2005). Los nemátodos de ciclo simple alcanzan a su hospedero predominantemente por ingestión directa de los estadios infestantes libres en el ambiente. Sin embargo, para el caso de *Rhabdias* sp., las larvas libres de tercer estadio ingresarían al hospedero vía penetración



Eupsophus calcaratus, foto Helen Díaz Páez.

epidérmica, para luego migrar al celoma y posteriormente a los pulmones, lo que explicaría la completa segregación de sitio de localización entre larvas (celoma) y adultos (pulmones) encontrada en *Pleurodema thaul* (Benavides et al. 1996). De manera similar, la infestación por *Cosmocerca sp.* ocurre por penetración cutánea de los estadios larvales infestantes (Burse & Goldberg 2004b). Las dos especies de garrapatas registradas en herpetozoos de Chile corresponden a estadios larvales en donde los reptiles constituyen hospederos intermediarios. *Amblyomma parvitarsum* parasita en estadio adulto a camélidos de los géneros *Lama* y *Vicugna* (González-Acuña et al. 2004). El adulto de *Ornithodoros puertoricensis* parásita en Chile probablemente a roedores caviomorfos (González-Acuña et al. 2006).

Los miembros de la familia Trombiculidae se caracterizan por ser ectoparásitos obligados, en estadio larval, con un amplio rango de hospederos vertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), siendo sus ninfas y adultos depredadores de vida libre (Wharton & Fuller 1952).

Especificidad de hospedero

La especificidad parasitaria se refiere a la extensión a la que se restringe un taxón parásito, en relación al número de especies hospederas en un determinado estadio de su ciclo de vida (Poulin 1998). A mayor número de hospederos, menor será la especificidad parasitaria. El que un parásito sea hospedero “especialista” o “generalista”, dependerá de fenómenos coevolutivos de mutua adaptación que actúan maximizando o minimizando la probabilidad de encontrar, sobrevivir y desarrollarse en un hospedero (coacomodación *sensu* Brooks 1979), los cuales son de naturaleza diversa (e.g., ecológica, etológica, morfológica, fisiológica, inmunológica) (Poulin 1998). Aún cuando existen grupos altamente especialistas, como los platelmintos monogéneos utilizados como marcadores biológicos y taxonómicos en peces de aguas continentales (Lambert & El Gharbi 1995), los parásitos frecuentemente explotan a más de un hospedero, aunque típicamente el nivel de infestación es más alto en uno, el hospedero principal, que en los otros, los hospederos auxiliares (Poulin 2004).

La presentación por parte de un taxón parásito de baja especificidad de hospedero será consecuencia de dos eventos principales: cambio de hospedero y/o ausencia de coespeciación hospedero-parásito (Poulin 1998). Entre hospederos simpátricos y relacionados filogenéticamente existirá una mayor posibilidad de intercambio parasitario, ya que los hábitats (hospederos) son homólogos en diversas variables (e.g., ecológicas, fisiológicas), generándose procesos evolutivos de cambio de hospedero como ha sido demostrado en ecto y endoparásitos de peces de aguas continentales de Canadá (Poulin 1992). Al analizar las relaciones sistemáticas de diversos parásitos metazoos, ha quedado en evidencia la alta frecuencia en sus historias evolutivas de estos fenómenos, inclusive entre taxa hospederos distanciados filogenéticamente como mamíferos y aves (Barker 1994). Por su parte, la falla en la especiación parasitaria como

respuesta a la especiación hospedera requerirá que el flujo génico entre las poblaciones parásitas continúe aún cuando se encuentre interrumpido entre los nuevos taxa hospederos derivados de la especie ancestral (Johnson et al. 2003).

Para el caso de los endoparásitos de anfibios que habitan en Chile, 10 de los 11 taxa de helmintos identificados a nivel de especie son endémicos. El número de hospederos fluctúa entre uno y cinco. Más del 50% se encuentran sólo en una especie hospedera y de estos el 67%

TABLA 11.2

Hospederos reconocidos para los helmintos parásitos identificados a nivel de especie de reptiles de Chile (modificado de Garin 2006)

Taxón parasitario	Familia hospedero	Género hospedero	Especie hospedera	País	Referencia	
<i>Parapharyngodon sceleratus</i>	Teiidae	<i>Ameiva</i>	<i>A. ameiva</i>	Brasil, Perú	2	
		<i>Cnemidophorus</i>	<i>C. ocellifer</i>	Brasil	2	
		<i>Kentropyx</i>	<i>K. pelviceps</i>	Perú	2	
	Gekkonidae	<i>Hemidactylus</i>	<i>H. mabouia</i>	Brasil	2	
	Scincidae	<i>Mabuia</i>	<i>M. agilis</i>	Brasil	2, 8	
			<i>M. caissara</i>	Brasil	8	
			<i>M. bistriata</i>	Perú	2	
			<i>M. frenata</i>	Brasil	2	
			<i>M. macrorhyncha</i>	Brasil	2, 8	
			<i>Eurolophosaurus</i>	<i>E. nanuzae</i>	Brasil	3
			<i>Liolaemus</i>	<i>L. nigroviridis</i>	Chile	4
			<i>Microlophus</i>	<i>M. albemarlensis</i>	Ecuador (Islas Galápagos)	2
	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i>	<i>T. guarani</i>	Paraguay	1	
			<i>T. itambere</i>	Brasil	2	
			<i>T. melanopleurus</i>	Bolivia	2	
<i>T. semitaeniatus</i>			Brasil	1		
<i>T. spinulosus</i>			Brasil	9		
<i>T. torquatus</i>			Brasil	2		
<i>Spauligodon maytacapaci</i>			Tropiduridae	<i>Leiocephalus</i>	<i>Leiocephalus</i> sp.	Perú
	<i>Liolaemus</i>	<i>L. andinus</i>		Argentina	6	
		<i>L. chiliensis</i>		Argentina	6	
		<i>L. elongatus</i>		Argentina	6	
		<i>L. lemniscatus</i>		Chile	5	
		<i>L. nigroviridis</i>		Chile	4	
		<i>L. pictus</i>		Argentina	6	
		<i>L. tenuis</i>		Argentina, Chile	5, 6	
<i>Physaloptera lutzi</i>	Teiidae	<i>Ameiva</i>	<i>A. ameiva</i>	Brasil	1	
		<i>Cnemidophorus</i>	<i>C. ocellifer</i>	Brasil	1	
	Tropiduridae	<i>Eurolophosaurus</i>	<i>E. nanuzae</i>	Brasil	3	
		<i>Liolaemus</i>	<i>L. nigroviridis</i>	Chile	4	
			<i>Liolaemus</i> sp.	Argentina	7	
		<i>Tropidurus</i>	<i>T. guarani</i>	Paraguay	1	
			<i>T. itambere</i>	Brasil	1	
			<i>T. spinulosus</i>	Brasil	9	
			<i>T. torquatus</i>	Bolivia, Brasil	1	

Referencias: 1- Bursery & Goldberg 2004, 2- Bursery et al. 2005, 3- Fontes et al. 2003, 4- Garin 2006, 5- Goldberg et al. 2001, 6- Goldberg et al. 2004, 7- Ramallo & Díaz 1998, 8- Rocha & Vrcibradic 2003, 9- Vicente 1981.

son exclusivos de una localidad (Tabla 11.1), lo que señala la gran especificidad de hospedero en los parásitos de este grupo de vertebrados. De los endémicos, tres taxa parásitos presentaron dos hospederos y sólo una especie, el nemátodo *Oswaldocruzia neghmei*, demostró una baja especificidad con cinco especies hospederas, aunque la mayoría dentro de un mismo género, *Eupsophus*. El único taxón no endémico lo constituye *Acanthocephalus caspanensis*, especie con un reciente reporte en cuatro anuros (*Bufo granulatus*, *B. fernandezae*, *Leptodactylus bufonis* y *Scinax acuminatus*) provenientes de Paraguay (Smales 2007).

Distinto es el caso para los helmintos de reptiles, en donde ninguna de las tres especies identificadas es exclusiva de Chile, ya que se han encontrado en otros taxa de Sudamérica (Tabla 11.2). La especificidad a nivel de especie hospedera es baja, con 18 especies para *Parapharyngodon sceleratus*, ocho para *Spauligodon maytacapaci* y nueve para *Physaloptera lutzi*. Tanto *P. sceleratus* y *P. lutzi* evidencian una gran plasticidad en la elección del lagarto hospedero, los cuales pertenecen a familias de clados muy distintos dentro de Squamata (Pough et al. 2004). Esto sugiere una baja relevancia de los factores filogenéticos en la estructuración de estas faunas parasitarias, y la ocurrencia de múltiples fenómenos de cambio de hospedero debido a la simpatría (actual o histórica), en que estos taxa de saurios se encuentran. Caso opuesto es lo que ocurre con *S. maytacapaci*, ya que esta especie demuestra casi exclusiva afinidad por tropidurinos del género *Liolaemus*, por lo que resulta un taxón con alta especificidad a este



Liolaemus bisignatus, foto Mariana Acuña Retamar.

nivel, particularmente a los miembros del clado del subgénero *Liolaemus* (*sensu* Schulte et al. 2000), presente tanto en Chile como Argentina pero mayormente en el lado occidental de la cordillera de los Andes. Esto sería una posible señal de una evolución conjunta parásito-clado hospedero.

En relación a los ectoparásitos, los antecedentes hasta la fecha demuestran una baja especificidad a nivel de especie hospedera. Carothers & Jaksic (2001) reportan, sin caracterizarlos taxonómicamente, ácaros en *Liolaemus bellii* (= *altissimus*), *L. chilensis*, *L. fuscus*, *L. lemniscatus*, *L. leopardinus*, *L. monticola*, *L. nigroviridis*, *L. nitidus* y *L. tenuis*. En recientes estudios realizados en reptiles de la precordillera de Chillán, se han aislado altas cargas de ácaros trombiculidos (presumiblemente la misma especie encontrada por Carothers & Jaksic 2001) en las especies *L. chillanensis*, *L. lemniscatus*, *L. monticola*, *L. tenuis* y *Phymaturus palluma* (González-Acuña, en preparación). En referencia a las garrapatas, Carothers & Jaksic (2001), sin entregar categorías taxonómicas, aíslan ejemplares desde *L. lemniscatus*, *L. leopardinus*, *L. monticola*, *L. nigroviridis* y *L. nitidus*. Se tratarían probablemente de *Ornithodoros puertoricensis*, identificada por González-Acuña et al. (2006) en *L. chillanensis*, *L. bisignatus* y *P. palluma*. Nuevos hospederos para el estadio larval de *Amblyomma parvitarsum* se han agregado a *L. jamesi* y los lagartos altioplánicos *L. andinus*, *L. nigriceps* y *L. ornatus* (González-Acuña, en preparación).

Ecología

Los parásitos viven en hábitats discretos, fácilmente replicables y de límites claros. Estos pueden considerarse desde el individuo hospedero hasta la especie hospedera, abarcando todo el rango distribucional de ésta (fauna parasitaria). Esta jerarquización en los ensambles parasíticos ha permitido utilizarlos como modelos para responder preguntas básicas dentro de la ecología, tales como ¿qué determina el número de especies en un ensamble? o ¿forman éstas una comunidad verdaderamente estructurada o constituyen un ensamble aleatorio? (Poulin 1997). De esta forma, y principalmente durante las últimas décadas, han sido variados los modelos de hospederos vertebrados estudiados a múltiples escalas, identificándose una diversidad de procesos ecológicos y evolutivos que dan cuenta de la estructura de las comunidades (o ensambles) parasíticas, y que permiten generar hipótesis a nivel de comunidades (Esch et al. 1990).

En Chile, los estudios en el ámbito de la ecología parasitaria se restringen mayormente a ensambles de parásitos de peces marinos (George-Nascimento 1987, 1991, George-Nascimento & Iriarte 1989, Garcías et al. 2001, Díaz & George-Nascimento 2002, George-Nascimento et al. 2002, Muñoz et al. 2002) y micromamíferos (Cattan 1992). Para el caso de los herpetozoos, los trabajos se limitan a reptiles como hospederos. En orden a establecer si el grado de intervención del ambiente es un factor diferenciador en las

comunidades parásitas, Jiménez (2005) comparó la composición y magnitud de helmintos gastrointestinales de tres poblaciones hospederas de *Liolaemus tenuis* de la región metropolitana: de ambiente natural (Reserva Nacional Río Clarillo), de ambiente semiurbano (parque Cerro Santa Lucía) y de ambiente urbano (casas comuna El Bosque). De los 84 individuos examinados, 46 (55%) presentaron algún helminto parásito, con prevalencias por población de 85% para Río Clarillo, 60% para Cerro Santa Lucía y no encontrándose parásitos en la población de El Bosque. Las abundancias medias fueron de siete vermes para Río Clarillo y tres vermes para Cerro Santa Lucía. Las comunidades componentes estuvieron conformadas por dos especies de helmintos, *Spauligodon maytacapaci* y *Physaloptera* sp. Las poblaciones presentaron diferencias en la composición y magnitud parasitaria, lo que fue atribuido por Jiménez (2005) a las diferencias ambientales existentes entre las tres poblaciones hospederas, dando como posibles explicaciones la composición del ensamble de lagartijas (sólo *L. tenuis* en Cerro Santa Lucía y El Bosque), la densidad poblacional de *L. tenuis* (muy baja en El Bosque en comparación a las otras dos localidades) y el historial de colonización (zonas antrópicas colonizadas por pocos individuos, con menor “pool” de parásitos y posible pérdida de hospederos intermediarios).

Para comprobar si el aislamiento entre las poblaciones hospederas incide sobre sus comunidades parásitas, Garin (2006) comparó las comunidades componentes de helmintos gastrointestinales de *Liolaemus nigroviridis*, provenientes de cuatro localidades de Chile Central de similares características ecológicas: dos de la cordillera de los Andes (Farellones



Liolaemus platei, foto Mariana Acuña Retamar.

y Embalse El Yeso) y dos de la cordillera de la Costa (Cerro El Roble y Altos de Cantillana). *Liolaemus nigroviridis* constituye un taxón exclusivamente altoandino, cuyas poblaciones se encuentran aisladas en las altas cumbres de ambas cordilleras en un discreto rango latitudinal (Pincheira-Donoso & Núñez 2005). Cada comunidad fue caracterizada y comparada en términos de su composición, magnitud (prevalencia y abundancia media parasitarias) y complejidad (riqueza media de especies, diversidad y dominancia parasitaria), conjuntamente con medidas de similitud cualitativa y cuantitativa. A partir de 111 infracomunidades analizadas, Garin (2006) encuentra cinco taxa de helmintos parásitos: los nemátodos *Parapharyngodon sceleratus*, *Spauligodon maytacapaci*, *Physaloptera cf. lutzi* y *Skrjabinelazia* sp., y el céstodo *Oochoristica* sp. Las comunidades fueron distintas en cuanto a composición, riqueza de helmintos, abundancia media y complejidad, no así en la prevalencia que fue alta en las cuatro poblaciones (sobre 90%).

Un interesante patrón señalado por Garin (2006) fue el generado al relacionar las comunidades por similitud cuantitativa ya que se originaron claramente dos grupos, diferenciados por latitud (norte-sur) y no por longitud (cordilleras de Andes-Costa), lo que podría estar indicando un menor aislamiento evolutivo entre ellas. Finalmente, este autor hipotetiza sobre la composición actual de las comunidades componentes parásitas, explicándolas por eventos históricos como falla en la coespeciación hospedero-parásito, cambio de hospedero y extinción de linajes parásitos.



Alsodes australis, foto Helen Díaz-Páez.

Comentarios finales

El parasitismo sobre los herpetozoos que habitan en Chile permanece aún desconocido en muchos aspectos. Un conocimiento básico es contar con la composición de especies parásitas, información todavía muy limitada para los herpetozoos presentes en Chile. De alrededor 55 especies de anfibios, únicamente en 12 de ellas existen registros sobre parásitos, con un rango entre uno y cinco especies por hospedero. Situación similar ocurre con los reptiles, en donde también sólo doce de las 120 especies, han recibido atención en cuanto a sus parásitos, con un máximo de cinco especies registradas. A esto se agrega el bajo esfuerzo de muestreo, principal sesgo en esta clase de estudios (Poulin 1997), con pocas poblaciones e individuos hospederos analizados, superando en escasos trabajos los 40 o 50 por muestra poblacional, magnitud bajo la cual se ha comprobado la no detección de una o dos especies de endoparásitos (Poulin 1998). Sin lugar a dudas, un incremento en los muestreos a distintos niveles de organización se traducirá en un significativo aumento en el número de taxa parásitos, muchos de ellos seguramente nuevos para la ciencia. Esto constituye una información básica y necesaria para el conocimiento de la biodiversidad del país, y el primer paso para estudios en otros ámbitos de la biología, tales como la determinación de la real naturaleza de la interacción hospedero-parásito y de los procesos ecológicos y evolutivos involucrados en estas interacciones.

Agradecimientos

CG agradece al Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB), en particular a Pablo Marquet, por su apoyo constante durante la realización de este capítulo. DGA agradece a Alberto Guglielmono (Argentina) y José Venzal (Uruguay), por su cooperación en la determinación de las especies ectoparásitas, y a todos los estudiantes que colaboraron con gran entusiasmo durante las recolecciones de campo. Los autores agradecen a dos revisores anónimos por los comentarios realizados a este capítulo.

Literatura citada

- Aho JM (1990) Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. En: Esch GW, AO Bush & JM Aho (eds), *Parasite communities: Patterns and processes*: 157-195. Chapman and Hall, New York.
- Ali JH, J Riley & Jt Self (1985) A review of the taxonomy and systematics of the pentastomid genus *Raillietiella* Sambon, 1910 with a description of a new species. *Systematic Parasitology* 7: 111-123.
- Anderson RC (2000) *Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission*. 2da Ed. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK. 650 pp.
- Barker SC (1994) Phylogeny and classification, origins, and evolution of host associations of lice. *International Journal for Parasitology* 24: 1285-1291.
- Benavides M, JC Ortiz & V Jerez (1996) Primer registro parasitológico en *Pleurodema thaul* Lesson, 1826. (Anura; Leptodactylidae). *Parasitología al Día (Chile)* 20: 59-62.

- Brooks DR (1979) Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Systematic Zoology* 28: 299-307.
- Brooks DR, G Pérez-Ponce De León & L García-Prieto (1999) Two new species of *Oochoristica* Lühe, 1898 (Eucestoda: Cyclophyllidea: Anoplocephalidae: Linstowiinae) parasitic in *Ctenosaura* spp. (Iguanidae) from Costa Rica and Mexico. *Journal of Parasitology* 85: 893-897.
- Bursey CR & SR Goldberg (2004a) Helminths of *Tropidurus guarani* (Sauria: Tropiduridae) from Paraguay. *Comparative Parasitology* 71: 203-207.
- Bursey CR & SR Goldberg (2004b) *Cosmocerca vrcibradici* n. sp. (Ascaridida: Cosmocercidae), *Oswaldocruzia vitti* n. sp. (Strongylida: Molineoidae), and other helminths from *Prionodactylus eigenmanni* and *Prionodactylus oshaughnessyi* (Sauria: Gymnophthalmidae) from Brazil and Ecuador. *Journal of Parasitology* 90: 140-145.
- Bursey CR, SR Goldberg & JR Parmelee (2005) Gastrointestinal helminths from 13 species of lizards from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. *Comparative Parasitology* 72: 50-68.
- Bush AO, KD Lafferty, JM Lotz & AW Shostak (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Carothers JH & FM Jaksic (2001) Parasite loads and altitudinal distribution of *Liolaemus* lizards in the central Chilean Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 681-686.
- Cattan PE (1992) Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. 91 pp.
- Cattan PE (1995) Helmintos. En: Simonetti J, MK Arroyo, A Spotorno & E Lozada (eds), *Diversidad biológica de Chile*: 117-127. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT, Santiago, Chile.
- Cattan PE & M George-Nascimento (1982) Estado actual de la parasitología de los mamíferos silvestres chilenos. *Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 38: 117-127.
- Cei JM (1962) *Batracios de Chile*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. 128 pp.
- Conn DB (1985) Life cycle and postembryonic development of *Oochoristica anolis* (Cyclophyllidea: Linstowiidae). *Journal of Parasitology* 71: 10-16.
- Contreras A, P Cattan, V Leyton & H Reyes (1990) Oxyuroideos en un lacertido chileno autóctono. *Parasitología al Día (Chile)* 14: 93-94.
- Daszak P & SJ Ball (1998) Description of the oocysts of three new species of *Eimeria* (Apicomplexa: Eimeriidae) from iguanid lizards (Sauria: Iguanidae) of Central and South America. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz (Brasil)* 93: 471-475.
- De Alzuet ADB & RA Mauri (1987) Ácaros Trombiculidae del género *Hannemania* Oudemans, endoparásitos de anfibios. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 44: 111-116.
- De Chambrier A, SC Coquille & DR Brooks (2006) *Ophiotaenia bonneti* sp. n. (Eucestoda: Proteocephalides), a parasite of *Rana vaillanti* (Anura: Ranidae) in Costa Rica. *Folia Parasitologica (República Checa)* 53: 125-133.
- Dimitrova ZM & DI Gibson (2005) Some species of *Centrorhynchus* Lühe, 1911 (Acanthocephala: Centrorhynchidae) from the collection of the Natural History Museum, London. *Systematic Parasitology* 62: 117-134.

- Esch GW, AO Bush & JM Aho (1990) Parasite communities: Patterns and processes. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- Fernandez JC & HG Ibarra (1989) *Acanthocephalus caspanensis* n. sp. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) parásito de *Bufo spinulosus* Wiegmann en el altiplano chileno. Studies on Neotropical Fauna & Environment 25: 57-64.
- Fontes AF, JJ Vicente, MC Kiefer & M Van Sluys (2003) Parasitism by helminths in *Eurolophosaurus nanuzae* (Lacertilia: Tropicuridae) in an area of rocky outcrops in Minas Gerais state, southeastern Brazil. Journal of Herpetology 37: 736-741.
- Formas R (1989) A new species of *Eupsophus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 102: 568-576.
- Fredes F & E Raffo (2005) Hallazgo de *Raillietiella* sp. en culebra chilena de cola larga (*Philodryas chamissonis*) de un Zoológico de la Región Metropolitana. Parasitología Latinoamericana (Chile) 60: 189-191.
- Garín CF (2006) Comunidades de helmintos parásitos en *Liolaemus nigroviridis* (Reptilia, Tropicuridae): Rol de la segregación geográfica. Tesis para Médico Veterinario, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 71 pp.
- George-Nascimento MA (1991) La estructura de los ensambles comunitarios de helmintos parásitos de vertebrados marinos: un acercamiento a distintos niveles jerárquicos. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 332 pp.
- Goldberg S & CR Bursey (2002) Helminth parasites of seven anuran species from northwestern Mexico. Western North American Naturalist 62: 160-169.
- Goldberg SR, CR Bursey & M Morando (2004) Metazoan endoparasites of 12 species of lizards from Argentina. Comparative Parasitology 71: 208-214.
- Goldberg SR, G Muñoz, F Garcia & CR Bursey (2001) *Liolaemus lemniscatus* (wreath tree iguana), *Liolaemus tenuis* (thin tree iguana). Endoparasites. Herpetological Review 32: 41.
- González-Acuña D, JM Venzal, JE Keirans & AA Guglielmone (2003) The genus *Amblyomma* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae) in Chile, with new records of *A. argentiniae* Neumann, 1904 and *A. tigrinum* Koch, 1844. Systematic & Applied Acarology 8: 85-88.
- González-Acuña D, JM Venzal, M Fabry & AA Guglielmone (2004) *Liolaemus jamesi* (Boulanger, 1891) (Reptilia: Tropicuridae), a host for the larva of *Amblyomma parvitarsum* Neumann, 1901 (Acari: Ixodidae). Systematic & Applied Acarology 9: 33-36.
- González-Acuña D, PM Beldoménico, JM Venzal, M Fabry, JE Keirans & AA Guglielmone (2005) Reptile trade and the risk of exotic tick introduction into southern south american countries. Experimental & Applied Acarology 35: 335-339.
- González-Acuña D, JM Venzal, C Barrientos, KD Ardiles, L Moreno & AA Guglielmone (2006) Reptiles parasitados por *Ornithodoros puertoricensis*, una nueva garrapata para Chile. Actas Congreso Panamericano de Medicina Veterinaria, Santiago de Chile. Versión CD.
- Greiner EC & J Schumacher (2000) Parasitologie. En: Ackerman L. Atlas der Reptilien-Krankheiten. Band I, Bede-Verlag. 240 pp.
- Hinojosa-Sáez A & D González-Acuña (2005) Estado actual del conocimiento de helmintos en aves silvestres de Chile. Gayana (Chile) 69: 241-253.
- Ipinza JH (1985) Formicidos en el contenido gástrico de *Liolaemus monticola* (Reptilia). Revista Chilena de Entomología 12: 165-168.

- Jaksic FM & ER Fuentes (1980) Observaciones autoecológicas en *Liolaemus nitidus* (Lacertilia: Iguanidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 15: 109-124.
- Jiménez A (2005) Tasas de parasitismo gastrointestinal por helmintos en tres poblaciones de la lagartija *Liolaemus tenuis* en Chile Central. Tesis para Médico Veterinario, Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad Santo Tomás, Santiago, Chile. 64 pp.
- Johnson KP, RJ Adams, RDM Page & DH Clayton (2003) When do parasites fail to speciate in response to host speciation? *Systematic Biology* 52: 37-47.
- Jones MK & BLJ Delvignier (1991) Nematotaeniid cestodes from Australian Anura. *Memoirs of the Queensland Museum* 30: 492.
- Jones MK (1987) A taxonomic revision of the Nematotaeniidae Lühe, 1910 (Cestoda: Cyclophyllidae). *Systematic Parasitology* 10: 165-245.
- Kakizaki T, T Saito, A Ohtaka & K Nagasawa (2003) Effects of *Acanthocephalus* sp. (Acanthocephala: Echinorhynchidae) on the body size and reproduction of isopods (*Asellus hilgendorfi*). *Limnology* 4: 43-46.
- Kennedy CR, AO Bush & JM Aho (1986) Patterns in helminth communities: Why are birds and fish different? *Parasitology* 93: 205-215.
- Lainson R (2002) Intestinal coccidia (Apicomplexa: Eimeriidae) of Brazilian lizards, *Eimeria carmelinoi* n.sp., from *Kentropyx calcarata* and *Acroeimeria paraensis* n.sp. from *Cnemidophorus lemniscatus lemniscatus* (Lacertilia: Teiidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz (Brasil)* 97: 227-237.
- Lambert A & S El Gharbi (1995) Monogenean host specificity as a biological and taxonomic indicator for fish. *Biological Conservation* 72: 227-235.
- Martínez-Salazar EA & V León-Règagnon (2006) *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* 1257: 27-48.
- Mata-López R, V León-Règagnon & D Brooks (2005) Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. *Journal of Parasitology* 91: 403-410.
- Noé J & E Lira (1946) Estudios biológicos sobre un Cestode parásito de *Calyptocephalus gayi* (Dumeril y Bibron). Fenómeno de la Paraxenobiosis. *Biológica (Chile)* 4: 3-22.
- Olmos V & G Muñoz (2006) Estado de conocimiento de los parásitos eumetazoos de organismos dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Chile)* 70: 122-139.
- Ortiz JC (1980) Revisión taxonómica del género *Tropidurus* en Chile. I Reunión Iberoamericana Zoología de Vertebrados, La Rábida 1: 355-377.
- Perkins S (2000) Species concepts and malaria parasites: detecting a cryptic species of *Plasmodium*. *Proceedings of the Royal Society of London* 267B: 2345-2350.
- Petter AJ & JC Quentin (1976) Keys to genera of the Oxyuroidea. En: Anderson RC, AG Chabaud & S Willmott (eds), *CIH Keys to the Nematode parasites of vertebrates*: 1-30. CAB International, London.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae). *Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 59: 1-486.

- Pough FH, RM Andrews, ML Crump, JE Cadle, AH Savitzky & KD Wells (2004) Herpetology. Third edition. Prentice Hall, New York. 736 pp.
- Poulin R (1992) Determinants of host-specificity in parasites of fresh-water fishes. *International Journal for Parasitology* 22: 753-758.
- Poulin R (1997) Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology & Systematics* 28: 341-358.
- Poulin R (1998) Evolutionary ecology of parasites: From individuals to communities. Chapman and Hall, London. 212 pp.
- Poulin R (2000) The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology* 75: 277-293.
- Poulin R (2004) Relative infection levels and taxonomic distances among the host species used by a parasite: Insights into parasite specialization. *Parasitology* 130: 109-115.
- Puga S (1979) *Gorgoderina valdiviensis* sp. nov., un nuevo tremátodo digénico (Gorgoderidae) parásito de la rana chilena (*Caudiverbera caudiverbera*). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 14: 227-232.
- Puga S (1980) Three new host of *Oswaldocruzia neghmei* (Nematoda: Thrichostrongylidae) from Chile. *Indian Journal of Parasitology* 4: 109.
- Puga S (1981) *Oswaldocruzia neghmei* nov. sp. (Trichostrongylidae), un nuevo nematodo parásito del anuro chileno *Hylorina sylvatica* (Leptodactylidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 16: 107-111.
- Puga S (1982) Two platyhelminths from *Caudiverbera caudiverbera* (Anura: Leptodactylidae) in southern Chile. *Herpetological Review* 13: 13-14.
- Puga S (1986) *Rudolphitrema chilensis* sp. nov. Un nuevo tremátodo digénico parásito del anuro chileno *Eupsophus roseus* (Leptodactylidae). *Boletín Chileno de Parasitología* 41: 13-16.
- Puga S (1994) Fauna helmintológica en anuros chilenos. *Boletín Chileno de Parasitología* 49: 81-84.
- Puga S (1996) Nuevo huésped y notas taxonómicas para *Baerietta chilensis* (Cestoda: Nematotaeniidae). *Boletín Chileno de Parasitología* 51: 34-35.
- Puga S & R Franjola (1983) *Baerietta chilensis* sp. nov.: (Cestoda; Nematoteniidae); primera especie neotropical descrita en el anuro chileno *Batrachyla taeniata* (Leptodactylidae). *Zentralblatt für Veterinärmedizin Reihe 30B*: 521-525.
- Puga S & P Torres (1997) *Aplectana artigasi* n.sp. (Nematoda: Cosmocercidae) from the frog *Eupsophus calcaratus* (Anura: Leptodactylidae) in southern Chile. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz (Brasil)* 92: 767-770.
- Puga S & P Torres (1999) Helminths parasites of *Eupsophus roseus* (Anura: Leptodactylidae) from southern Chile. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz (Brasil)* 94: 725-726.
- Puga S & R Formas (2005) *Ophiotaenia calamensis*, a new species of proteocephalid tapeworm from the Andean aquatic frog *Telmatobius dankoi* (Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118: 245-250.
- Ramallo G & F Díaz (1998) *Physaloptera lutzii* (Nematoda, Physalopteridae) parásito de *Liolaemus* (Iguania, Tropiduridae) del noroeste argentino. *Boletín Chileno de Parasitología* 53: 19-22.
- Ramallo G, CR Bursey & SR Goldberg (2002a) *Spauligodon loboii* n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) parasite of *Liolaemus* spp. (Iguania: Liolaemidae) from northwestern Argentina. *Journal of Parasitology* 88: 370-374.

- Ramallo G, CR Bursey & SR Goldberg (2002b) *Parapharyngodon riojensis* n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) from the lizard *Phymaturus punae* (Squamata: Iguania: Liolaemidae) from northwestern Argentina. *Journal of Parasitology* 88: 979-982.
- Rankin JS (1939) The life cycle of the frog bladder fluke, *Gorgoderina attenuata* Stafford, 1902 (Trematoda: Gorgoderidae). *American Midland Naturalist* 21: 476-488.
- Rocha CFD & D Vrcibradic (2003) Nematode assemblages of some insular and continental lizard host of the genus *Mabuia* Fitzinger (Reptilia, Scincidae) along the eastern Brazilian coast. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 755-759.
- Schall J, A Bennett & R Putnam (1982) Lizards infected with malaria: Physiological and behavioral consequences. *Science* 217: 1057-1058.
- Schulte JA II, JR Macey, RE Espinoza & A Larson (2000) Phylogenetic relationships in the iguanid genus *Liolaemus*: Multiple origin of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Sharpilo VP, V Biserkov, A Kostadinova, JM Behnke & YI Kuzmin (2001) Helminths of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in the Palaearctic: Faunal diversity and spatial patterns of variation in the composition and structure of component communities. *Parasitology* 123: 389-400.
- Tamayo M (1991) Histología comparada del intestino de *Callopistes palluma* y de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Lacertilia). Tesis de Magister, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 59 pp.
- Tantaleán M, L Sánchez, L Gómez & A Huiza (2005) Acontocéfalos del Perú. *Revista Peruana de Biología* 12: 83-92.
- Torres P & S Puga (1996) Occurrence of cystacanths of *Centrorhynchus* sp. (Acanthocephala: Centrorhynchidae) in toads of the genus *Eupsophus* in Chile. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz (Brasil)* 91: 717-719.
- Trejo A, L Semenas & G Viozzi (2000) *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) of lake Gutiérrez, Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology* 86: 188-191.
- Vicente JJ (1981) Helminths of *Tropidurus* (Lacertilia, Iguanidae) da coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz. II. Nematoda. *Actas da Sociedad de Biología do Rio de Janeiro* 22: 7-18.
- Volonterio O, S Baletta & M MenegheL (2006) A new genus and species of Opisthogenimid (Digenea) of *Liophis anomalus* (Serpentes: Colubridae) from Uruguay. *Journal of Parasitology* 92: 1058-1063.
- Wharton GW & HS Fuller (1952) A manual of chiggers. *Memoirs of the Entomological Society of Washington, Washington DC, USA*. 185 pp.
- Wolffhügel K (1948) *Ophiotaenia noei* n. sp. (Cestoda). *Biológica (Chile)* 5: 15-27 (Reimpresión).



Bufo spinulosus, foto Mariana Acuña Retamar.

Desarrollo larvario y estrategias reproductivas en anfibios

**Eduardo R. Soto, Michel Sallaberry,
José J. Núñez y Marco A. Méndez**

Este capítulo revisa las estrategias reproductivas y los tipos de desarrollo larvario existentes en los anfibios de Chile, siendo posible indicar que la mayoría de las especies se caracterizan por tener un modo reproductivo asociado a ambientes acuáticos, las cuales depositan sus huevos en el agua (*Pleurodema*, *Caudiverbera*, *Hylorina*), a orillas de ríos (*Alsodes*, *Insuetophrynus*, *Telmatobius*) o en pozas de poca profundidad (*Bufo*), mientras que otras especies (*Batrachyla*, *Eupsophus*) depositan sus huevos en ambientes terrestres húmedos (depressiones en el suelo, cuevas o bajo troncos en descomposición). La única excepción corresponde a las especies del género *Rhinoderma*, donde los huevos y embriones son mantenidos por el macho en su saco vocal y luego son liberados como larvas (*R. rufum*) o mantenidos hasta completar la metamorfosis (*R. darwini*). Por otra parte, se documenta en *Rhinoderma*, *Eupsophus* y *Batrachyla* la presencia de cuidado parental, así como un tipo de desarrollo larvario especializado de tipo lecitotrófico (larvas que se alimentan de una gran cantidad de vitelo). Estos se diferencian de otros géneros por poner una menor cantidad de huevos y sin larvas de vida libre.

Finalmente, se revisa la información disponible en cuanto a variación intraespecífica de la vida larval, mostrando en dos especies del género *Bufo* y en *Caudiverbera caudiverbera* la existencia de variación morfológica, fisiológica y rasgos de historia de vida (e.g., tiempo a la cual ocurre la metamorfosis) en función de las variaciones en los factores abióticos.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Generalidades sobre la reproducción y desarrollo larvario en los anfibios	335
Modalidades reproductivas en especies que habitan en Chile	337
Variaciones en las estrategias reproductivas	337
Oviposición	337
Ciclos reproductivos	340
Cuidado parental	342
Desarrollo larvario	344
Variación intraespecífica en atributos reproductivos y de historia de vida	346
Comentarios finales	351
Agradecimientos	352
Literatura citada	352



EDUARDO R. SOTO

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile

MICHEL SALLABERRY

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile

JOSÉ J. NÚÑEZ

Instituto de Zoología,
Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

MARCO A. MÉNDEZ

Centro de Estudios Avanzados en Ecología & Biodiversidad (CASEB),
Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Laboratorio de Genómica Evolutiva, INTA,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Generalidades sobre la reproducción y desarrollo larvario en los anfibios

Uno de los aspectos más interesantes de los anuros, es tal vez la gran diversidad de estrategias reproductivas que han evolucionado dentro de este taxón, y su exitosa habilidad para explotar diversos ambientes. Según Duellman & Trueb (1986), una estrategia reproductiva puede ser definida como “la combinación de atributos fisiológicos, morfológicos y conductuales, los que conllevan a la producción de un número óptimo de descendientes en una especie, en relación a las condiciones ambientales en las cuales ésta habita”. Según estos autores, los principales componentes que caracterizan una estrategia reproductiva son: los factores endógenos o exógenos que controlan los ciclos gaméticos (e.g., temperatura, humedad, disponibilidad de agua); la fecundidad, que incluye el número y tamaño de los huevos, la frecuencia de oviposición y la proporción de hembras reproductivas; edad a la cual ocurre la primera reproducción y ciclo reproductivo; esfuerzo reproductivo (incluido el cuidado parental); la duración del desarrollo, cuya fracción más importante corresponde al desarrollo larvario; y las restricciones ambientales.

Si se consideran todos estos componentes, es coherente pensar que la diversidad en las estrategias de historia de vida de estos organismos, es una de las más amplias dentro de los vertebrados (Duellman & Trueb 1986, Pough et al. 1998, Biju 2003). De hecho, es posible reconocer alrededor de cuarenta estrategias reproductivas diferentes, de las cuales treinta se han descrito en la región Neotropical (Duellman & Trueb 1986, Hödl 1990, Haddad & Prado 2005). En general, se acepta que el modo reproductivo ancestral de los anuros es acuático. Dentro de este ambiente ocurre el apareamiento (o amplexo), la fertilización externa de los huevos y una fase larval de vida libre. Dentro de esta última, se incluye la metamorfosis



Bufo spinulosus

Amplexo. El macho se encuentra abrazando a la hembra. En la Figura 3.5A (Capítulo 3), es posible ver el tipo de cornificaciones que aparecen en las patas de los machos, que les facilita mantener a la hembra durante el amplexo.

Foto Marcela Vidal Maldonado.

que culmina con un juvenil (o postmetamórfico) que emerge del agua, con sus cuatro extremidades y una cola vestigial que se reabsorbe en pocas horas (Duellman & Trueb 1986). Este modo reproductivo es conocido como ovíparo y es el más común descrito en estos animales (Duellman & Trueb 1986, Pough et al. 1998). En forma paralela a la evolución de este modo de reproducción, otro grupo de anfibios evolucionó hacia una estrategia conocida como desarrollo directo, denominado de este modo pues no existe una fase acuática, emergiendo del huevo un adulto en miniatura (e.g., *Eleutherodactylus coqui*, Hanken et al. 1997).

En los anfibios, existe la fecundación externa (e.g., anuros) y la fecundación interna (e.g., salamandras) (Duellman & Trueb 1986). La mayoría de los anuros tienen fertilización externa, pero existen algunas excepciones como *Nectophrynoides* (Wake 1980) o *Ascaphus* en donde la “cola”, que realmente es una extensión de la cloaca, actúa como órgano copulatorio durante el apareamiento (Sever et al. 2001). Si bien, la fecundación es crucial dentro de una estrategia reproductiva, el cuidado parental es también relevante, debido a que tiene como objetivo básico, la protección de la progenie de potenciales depredadores. Dentro de este contexto, se ha descrito en Chile cuidado de los huevos (e.g., *Eupsophus*, *Batrachyla*), así como el transporte y alimentación de larvas hasta la metamorfosis (e.g., *Rhinoderma*), cuidado que reduciría el riesgo de depredación y aumentaría la probabilidad de sobrevivencia de la prole (Thibaudeau & Altig 1999).

Todos los componentes anteriormente detallados indican que la diversidad de estrategias reproductivas de los anfibios reflejan la diversificación evolutiva y ecológica que estos han logrado (Duellman & Trueb 1986). En esta contribución se pretende abordar diversos aspectos de la biología reproductiva de los anuros presentes en Chile, con especial énfasis en la información sobre la historia natural de las especies más estudiadas. De esta manera, se espera que la información aportada en este capítulo contribuya a aumentar el conocimiento de este conspicuo grupo de vertebrados y ayude a su valoración como entidades importantes de conservar.

TABLA 12.1
Diversidad (en número) de estrategias reproductivas en anfibios presentes en Chile.

Género	Número de especies	Número de estrategias reproductivas
<i>Alsodes</i>	14	1
<i>Atelognathus</i>	3	1
<i>Batrachyla</i>	4	1
<i>Bufo</i>	6	1
<i>Caudiverbera</i>	1	1
<i>Eupsophus</i>	11	2
<i>Hylorina</i>	1	1
<i>Insuetophrynus</i>	1	1
<i>Pleurodema</i>	3	1
<i>Rhinoderma</i>	2	2
<i>Telmatobius</i>	10	1
<i>Telmatobufo</i>	3	1
Total	59	14

Modalidades reproductivas en especies que habitan en Chile

El concepto de estrategias reproductivas en anuros fue definido por Salthe & Duellman (1973) como una combinación de rasgos que incluye sitios de ovipostura, características del huevo y postura, duración del desarrollo larval y tipo de cuidado parental, cuando este existe. Las marcadas variaciones, tanto latitudinales como altitudinales en las condiciones ambientales, han permitido la evolución de diversos patrones y estrategias reproductivas entre las especies de anfibios (Duellman & Trueb 1986).

Variaciones en las estrategias reproductivas

Si se considera que en Chile existen 59 especies de anfibios, el número de estrategias reproductivas no está relacionado con esta diversidad (Tabla 12.1). Sin embargo, se debe destacar que se desconocen los aspectos básicos de la biología reproductiva y desarrollo larval de muchas especies residentes en Chile (e.g., *Atelognathus* y algunas especies de *Alsodes*, *Eupsophus* y *Telmatobius*). Más aún, muchos de los trabajos disponibles en anfibios presentes en Chile se restringen a las descripciones de larvas en contextos mayoritariamente taxonómicos (e.g., Donoso-Barros 1975, Formas 1975, Veloso & Trueb 1976, Díaz et al. 1983, Formas 1988, Lavilla 1988, Formas 1992, Formas & Brieva 2004).

Oviposición

La amplia variedad de estrategias de reproducción de los anfibios pueden ser simplificadas en dos grupos principales: a) huevos depositados en ambientes acuáticos (e.g., *Bufo spinulosus*, Cei 1961, 1962), y b) huevos depositados en ambientes terrestres (e.g., *Batrachyla*, Díaz et al. 1987). Si bien existe una tercera categoría que corresponde a huevos retenidos en los oviductos, en Chile no se encuentran representantes con este tipo de reproducción (Duellman & Trueb 1986).

La mayor parte de los anfibios residentes de Chile presentan estrategias reproductivas asociadas a ambientes acuáticos (Tabla 12.2), ya sea porque depositan grupos de huevos en la vegetación sumergida en el agua (*Pleurodema*, *Caudiverbera*, *Hylorina*), a orillas de ríos (*Alsodes*, *Insuetophrynus*, *Telmatobius*), o en pozas de poca profundidad (*Bufo*) (Figura 12.1A y 12.1B) o arroyos de montaña (*Telmatobufo*) (Cei 1961, Díaz & Valencia 1985). En cambio, las especies que depositan sus huevos en ambientes terrestres, lo hacen en depresiones en el suelo, cuevas en las paredes de los sustratos o bajo troncos en descomposición, pero siempre asociados a sitios que muestran alta humedad, como es el caso de *Batrachyla* y *Eupsophus* (Díaz et al. 1987, Úbeda & Núñez 2006, Figura 12.1C y 12.1D). En la Tabla 12.3 se señalan las

principales características de las estrategias reproductivas de algunos anfibios presentes en Chile, de donde se desprende que cerca del 50% de las especies señaladas (17 especies en total) ponen sus huevos en aguas lénticas o a orillas de los ríos, mientras que las otras especies lo hacen donde existe abundante vegetación o en cuevas.

De las especies descritas, el 50% ponen sus huevos en racimos como *Eupsophus* (Figura 12.1C), el 31% en cordón como las especies de *Bufo* (Figura 12.1A) y el 19% son de tipo globular (Figura 12.1D) como en *Pleurodema*. Si bien es cierto que estos porcentajes están calculados solo para unas pocas especies, estos valores podrían cambiar notablemente en la medida que nuevas investigaciones entreguen datos para las demás especies faltantes. Así mismo, el número de huevos fluctúa desde unos pocos por postura como en *Rhinoderma rufum* (12-24 huevos; Jorquera et al. 1972, Formas 1979, Jorquera et al. 1981) hasta miles como en *C. caudiverbera* (1000 a 10000 huevos; Jorquera & Pugin 1975, Formas 1979) o *Bufo atacamensis* (3500 a 7500 huevos; E. Soto, observación personal). Sin embargo, es importante destacar que la información entregada aquí debe tomarse con cautela debido a que las especies de amplia distribución geográfica pueden presentar variaciones en sus estrategias de desarrollo. Por ejemplo, las poblaciones más australes de *Batrachyla taeniata* depositan sus huevos en condiciones de mucha humedad, mientras que en las poblaciones de la zona central, las posturas se hacen en la hierba, bajo condiciones limitadas de humedad. En este último caso, los huevos pueden mantenerse en una fase de resistencia intracapsular hasta el momento en que son cubiertos por el agua durante los períodos de precipitación invernal, durante el cual se produce la eclosión (Sallaberry 1979, Sallaberry et al. 1981, Díaz et al. 1987).

TABLA 12.2

Estrategias reproductivas en los anfibios de Chile.

Huevos depositados en el agua	
Modo 1	Huevos y larvas exotróficas en aguas lóaticas: <i>Alsodes</i> , <i>Telmatobius</i> , <i>Telmatobufo</i> , <i>Insuetophrynus</i> .
Modo 2	Huevos y larvas exotróficas en aguas lénticas: <i>Atelognathus</i> , <i>Bufo</i> , <i>Caudiverbera</i> , <i>Hylorina</i> , <i>Pleurodema</i> .
Modo 3	Huevos depositados en cámaras inundadas a orillas de ríos o lagunas, larvas endotróficas, cuidado parental: <i>Eupsophus</i> .
Huevos depositados en el suelo	
Modo 4	Huevos de tamaño mediano depositados en el suelo húmedo, la eclosión toma lugar cuando el terreno se inunda por las lluvias; larvas exotróficas, cuidado parental sobre los embriones: <i>Batrachyla</i> .
Modo 5	Huevos depositados en cámaras en el suelo, larvas endotróficas, desarrollo terrestre, cuidado parental: <i>Eupsophus</i> .
Modo 6	Huevos depositados en el suelo. El macho lleva los embriones en su saco bucal donde eclosionan y posteriormente libera las larvas en el agua o puede mantenerla en dicho saco hasta la metamorfosis: <i>Rhinoderma</i> .

Un caso particular dentro de los anfibios chilenos lo constituye el género *Rhinoderma* (Figura 12.2A), donde los huevos y embriones son mantenidos por el macho en su saco vocal y luego son liberados como larvas (*R. rufum*) o mantenidos hasta completar la metamorfosis (*R. darwini*). En anfibios con cuidado parental se ha descrito que las puestas son de un número reducido de huevos y con un alto contenido de vitelo (huevos relativamente grandes, los que pueden medir entre 3-6 mm de diámetro), siendo depositados en su mayoría en ambientes oscuros y en tierra o lugares húmedos (Duellman & Trueb 1986, Crump 2002, Pough et al. 1998, Úbeda & Núñez 2006).

Sallaberry (1979) observó cuidado parental en *Batrachyla taeniata* (Figura 12.2B) y más recientemente, Úbeda & Núñez (2006) describieron esta conducta en especies de *Batrachyla* y *Eupsophus*. Al igual que en *Rhinoderma*, estas especies muestran patrones reproductivos terrestres con un reducido número de huevos, pero de gran tamaño.

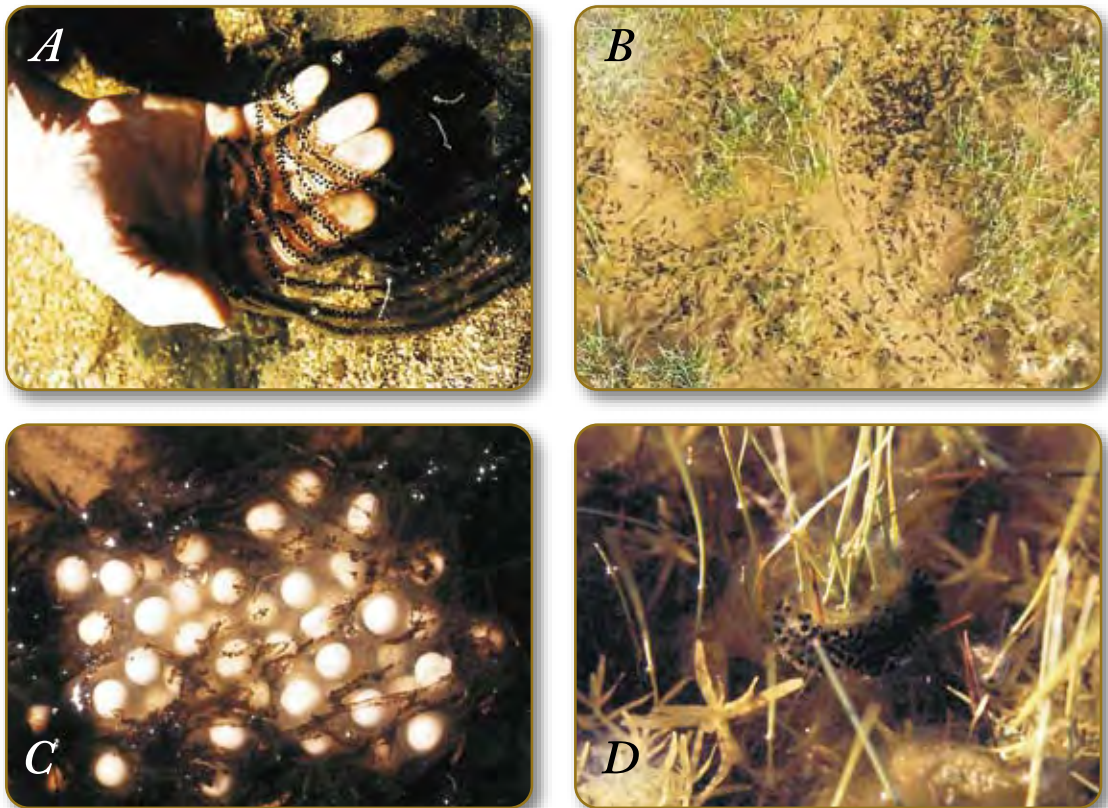


Figura 12.1. Tipos de postura en anfibios que habitan en Chile: A- Postura tipo cordón (“rosario”) de *Bufo arunco* en Rinconada de Maipú (foto Michel Sallaberry). B- Larvas recién eclosionadas de *Bufo atacamensis* en la localidad de Paposo, donde aún se distingue la disposición tipo cordón de la postura (foto Eduardo Soto). C- Puesta en racimo de *Eupsophus* sp. en Bosque Valdiviano (foto Michel Sallaberry). D- Puesta globular de *Pleurodema thaul* depositada en vegetación acuática en la localidad de Melipilla (foto Michel Sallaberry).

Ciclos reproductivos

Se ha documentado que los ciclos reproductivos de los anfibios, aunque están fuertemente controlados por variaciones hormonales y presentan restricciones a nivel genético, pueden presentar una fuerte componente ambiental en su regulación (Duellman & Trueb 1986). Estas características permiten observar dos grandes patrones reproductivos en los anuros presentes en Chile: a) las especies de los bosques templados, con reproducción cíclica (continua), en las cuales la actividad reproductiva se ve influenciada por factores como la disponibilidad de agua y la temperatura (e.g., *Telmatobius*), y b) las especies presentes en el norte o en la zona central, con reproducción estacional donde la disponibilidad de agua está asociada a ambientes temporales, en donde se lleva a cabo el desarrollo larvario (e.g., especies del género *Bufo* y *Batrachyla*). En el género *Batrachyla* (*B. taeniata* y *B. leptopus*), el período reproductivo se extiende durante los meses de verano y otoño (enero a mayo), y la eclosión de los huevos ocurre después de las primeras lluvias otoñales (Formas 1976, 1979, Sallaberry 1979, Úbeda & Núñez 2006). En el caso de las especies de *Eupsophus*, la época reproductiva se extiende entre los meses de septiembre y noviembre, lo que se confirma con el registro de los cantos de los machos durante la primavera (Formas & Brieva 1994).

Una excepción corresponde a las especies de amplia distribución (*Pleurodema thaul*, *Bufo spinulosus*), o las que habitan en ambientes estables (*Telmatobius*). Para *Pleurodema thaul*, Díaz-Páez & Ortiz (2001) describen que los machos producen espermatozoides durante casi

TABLA 12.3

Características generales de las estrategias reproductivas en algunas especies de anfibios presentes en Chile. (FP) forma de la puesta, (NH) número de huevos, (DH) diámetro de los huevos (en cm), (CP) cuidado parental, (RE) referencia bibliográfica, la que se encuentra al pie de la tabla. Para mayores explicaciones ver Figura 12.1.

Especie	Lugar de ovipostura	FP	NH	DH	CP	RE
<i>Alsodes vittatus</i>	Cuevas bajo piedras-áreas inundadas	racimo	270-791	4,8-5,6	-	f
<i>Bufo atacamensis</i>	Aguas lénticas-orilla de ríos	cordón	3500 – 7500	1,8-3,2	No	m
<i>Bufo chilensis</i>	Aguas lénticas-orilla de ríos	cordón	-	-	No	d, m
<i>Bufo papillosus</i>	Aguas lénticas	cordón	-	-	No	m
<i>Bufo spinulosus</i>	Aguas lénticas	cordón	1500-3000	1,5-2,8	No	m
<i>Bufo variegatus</i>	Aguas lénticas	cordón	350-450	-	No	d
<i>Batrachyla antartandica</i>	Musgo húmedo-orilla agua	racimo	28-61	3,0-4,0	-	d
<i>Batrachyla leptopus</i>	Orilla del agua-en tierra	racimo	93	3,0-8,3	Si	b, d, e, l
<i>Batrachyla taeniata</i>	En tierra-en pasto-bajo troncos	racimo	167-399	1,6-2,4	Si	d, k, l
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	Aguas lénticas-orillas de lagunas con abundante vegetación	globular	1000-10000	2,7-3,1	-	d, h
<i>Eupsophus emiliopugini</i>	Cuevas bajo piedras – áreas inundadas	racimo	53-791	2,8-5,6	Si	l
<i>Eupsophus roseus</i>	Cuevas bajo piedras-áreas inundadas	racimo	53-206	2,8-4,0	-	f
<i>Hylorina sylvatica</i>	Orilla de agua	globular	480	2	-	d
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	-	-	67	2,3	-	g
<i>Pleurodema thaul</i>	Aguas lénticas – vegetación acuática y orillas de ríos	globular	-	1,4	No	d
<i>Rhinoderma darwini</i>	En vegetación	racimo	30-40	4	Si	a, c, d, i, j
<i>Rhinoderma rufum</i>	En vegetación	racimo	dici-24	2,3	Si	d, i, j

Referencias: a- Busse (1970), b- Busse (1971), c- Crump (2002), d- Formas (1979), e- Formas & Pugin 1971, f- Formas & Vera (1980), g- Formas et al. (1980), h- Jorquera & Pugin (1975), i- Jorquera et al. (1972), j- Jorquera et al. (1981), k- Sallaberry (1979), l- Úbeda & Núñez (2006), m- Datos no publicados de Soto et al.

todo el año, aún cuando es mayor entre los meses julio a septiembre y se puede extender hasta noviembre, mientras que las hembras, presentan una actividad vitelogénica bimodal, que se inicia a fines de febrero, alcanzando el estado post-vitelogénico entre junio y agosto. Esto contrasta con las observaciones de Cei & Codoceo (1957), quienes mencionan el carácter adaptativo en el ciclo anual de esta especie, observando actividad espermática solo en períodos cortos durante el verano en las poblaciones más australes. El período de apareamiento de las poblaciones de *P. thaul* estudiadas por Díaz-Páez & Ortiz (2001) o por Cei & Codoceo (1957) se inicia en junio y continúa hasta diciembre. Por otra parte, las especies del género *Bufo* (e.g., *B. chilensis*, *B. atacamensis*) en Chile son particularmente interesantes, pues son habitualmente caracterizadas como especies con ciclos reproductivos estacionales, con patrones de reproducción restringidos a unos pocos meses durante la primavera y/o verano (Cei 1961, 1962). La excepción a lo anterior, la constituye la especie *B. spinulosus* en donde los eventos reproductivos están asociados a la temporalidad de las pozas donde se desarrollan sus larvas. Para esta especie, los sitios con pozas o cursos de agua permanentes en la zona norte de Chile (Geiser El Tatio), promueven una mayor continuidad de su ciclo reproductivo en comparación con la zona central (Farellones, El Yeso) donde se observa reproducción sólo en la época estival debido a la marcada estacionalidad de esta zona (Méndez datos no publicados; Tabla 12.4). Un patrón similar de reproducción se observa en *Telmatobius marmoratus*, especie que habita en ambientes asociados a ríos, arroyos y vegas altiplánicas, sobre 4000 msnm. Díaz (1982) realizó un estudio de la reproducción de esta especie comparando las poblaciones de Parinacota y el Lago Chungará (XV región). Este autor caracterizó el ciclo reproductivo de estas poblaciones como continuo a lo largo del año, asociando esta continuidad a la presencia de un microhabitat estable a lo largo del año.

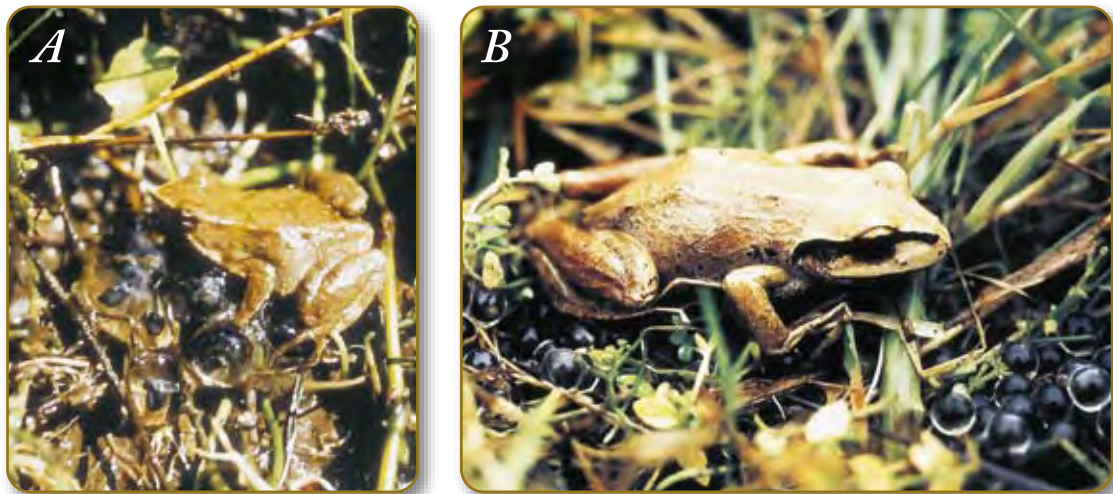


Figura 12.2. Cuidado parental en anfibios de Chile: A- Huevos de *Rhinoderma darwiniii* antes de ser incorporados por el macho a su saco vocal (foto Andrés Hinojosa). B- Postura de *Batrachyla taeniata*, en la cual se observa el cuidado de los huevos por parte del macho (foto Michel Sallaberry).

TABLA 12.4

Presencia de huevos, larvas e individuos post-metamórficos (Postmet.) en poblaciones de *Bufo spinulosus* en Chile observados durante los años 2005 y 2007 (Méndez, Observación personal). Se muestra la ausencia (A) o presencia (P) de los distintos estadios observados en terreno. El guión indica que no existe información.

Localidad	Estadio	Mes del año											
		E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Norte de Chile (región de Antofagasta)													
Tatio (22° 20' 23"S; 68° 01' 6"W)	Huevos	P	-	-	P	P	-	-	P	-	A	A	-
	Larvas	A	-	-	P	P	-	-	P	-	P	P	-
	Postmet.	A	-	-	P	P	-	-	P	-	A	P	-
Chita (22° 25' 4,3"S; 68° 10' 28"W)	Huevos	A	-	-	A	-	-	-	A	-	P	P	-
	Larvas	A	-	-	A	-	-	-	A	-	P	A	-
	Postmet.	P	-	-	A	-	-	-	A	-	A	A	-
Vilama (22° 52' 1,4"S; 68° 10' 57"W)	Huevos	A	-	-	-	A	-	-	P	-	P	A	-
	Larvas	A	-	-	-	A	-	-	A	-	P	P	-
	Postmet.	A	-	-	-	A	-	-	A	-	A	A	-
Peine (23° 41' 20"S; 68° 04' 35"W)	Huevos	P	-	-	A	-	-	-	A	-	-	A	-
	Larvas	A	-	-	A	-	-	-	A	-	-	A	-
	Postmet.	A	-	-	A	-	-	-	A	-	-	A	-
Chile central													
Farellones (33° 21' 00"S; 70° 18' 59"W)	Huevos	A	-	-	A	-	-	-	A	-	P	P	A
	Larvas	P	-	-	A	-	-	-	A	-	A	P	P
	Postmet.	P	-	-	A	-	-	-	A	-	A	P	P

Cuidado parental

Este puede ser definido como “la conducta exhibida por uno o ambos padres que favorece o incrementa las probabilidades de sobrevivencia de su descendencia, en su etapa de huevos, embriones o larvas” (Duellman & Trueb 1986). Esta conducta implica una asignación de mayor energía en el cuidado de la descendencia (Pough et al. 1998), por lo que son asociados a una selección tipo k, es decir, existe un bajo número de descendientes, pero con una alta tasa de sobrevivencia (Duellman & Trueb 1986, Begon et al. 2006).

La protección de la descendencia está muy difundida en aves y mamíferos, y aunque en los anuros esta conducta se representa evolucionando en forma convergente en las distintas familias, es relativamente rara (Duellman & Trueb 1986). Actualmente, cerca de un 10% de las especies de anuros exhiben algún tipo de cuidado parental (Pough et al. 1998), el cual ocurre principalmente en aquellas especies que depositan sus huevos en agrupaciones únicas, siendo rara en especies que colocan sus huevos en el agua, con la excepción de *Trichobatrachus robustus* que pone sus huevos, construye un nido y luego los cuida durante todo su desarrollo, sumergiéndose en el agua por tiempo prolongado gracias al desarrollo de extensiones cutáneas (tricomas, de allí su nombre científico), las que le permiten aumentar su superficie respiratoria y permanecer mayor tiempo cerca de los huevos (Duellman & Trueb 1986).

En anuros, el cuidado parental puede incluir atención sobre los huevos fecundados, transporte de huevos o larvas y alimentación de las larvas (Duellman & Trueb 1986). La atención sobre los huevos es el tipo de cuidado más común, el cual se da principalmente en especies que depositan sus huevos en el suelo o en cavidades. Sin embargo, la retención de huevos en el oviducto o la construcción de nidos antes o durante la oviposición, no existiendo cuidado por parte de alguno de los padres, no son consideradas como una forma de cuidado parental (Duellman & Trueb 1986).

En Chile, sólo se ha descrito cuidado parental en *Eupsophus*, *Rhinoderma* y *Batrachyla* (Duellman & Trueb 1986, Crump 2002, Úbeda & Nuñez 2006). Un caso muy interesante y particular ha sido descrito en las especies de *Rhinoderma*: *R. darwinii* y *R. rufum*, en las que se ha descrito una particular conducta de cuidado parental (Wilhelm 1927, Donoso-Barros 1965, Busse 1970, Jorquera et al. 1972, 1974, 1981, Jorquera 1986, Crump 2002, Crump & Veloso 2005). En ambas especies, el macho mantiene a los embriones en su saco vocal hasta poco antes del momento de la metamorfosis, fenómeno conocido como *neomelia* (Donoso-Barros 1965, Jorquera et al 1972, 1981, Duellman & Trueb 1986, Crump 2002, Crump & Veloso 2005, Úbeda & Nuñez 2006). En *R. darwinii* la época reproductiva se extiende principalmente entre los meses de primavera y verano, época durante la cual



Larvas de *Pleurodema thaul*, foto Andrés Charrier.

la hembra deposita de ocho a 19 huevos (Busse 1970). La postura es racimosa, el tamaño de los huevos es de unos 4 mm de diámetro (Figura 12.2.A, Tabla 12.3). Una vez que son fecundados, y luego de permanecer por aproximadamente 20 días en el suelo (período en que las larvas ya han desarrollado respuesta muscular), el macho incorpora los embriones a su saco vocal, los que permanecen allí durante el resto de su desarrollo larvario (cerca de 50 días), hasta la metamorfosis (Jorquera et al. 1972, 1981, Crump 2002). Aún cuando *R. rufum* exhibe una conducta similar a la registrada por *R. darwinii*, las larvas son expulsadas mucho antes de la metamorfosis, por lo que deben finalizar su desarrollo larvario en el ambiente acuático (Formas 1979).

Por su parte, en las especies *Eupsophus calcaratus*, *E. emiliopugini* y *E. nabuelbutensis*, los machos permanecen durante prolongados períodos de tiempo cercanos a los huevos fecundados, determinando una importante disminución del peso corporal de estos machos (Úbeda & Núñez 2006). Se ha observado que los machos de *E. nabuelbutensis* construyen galerías complejas, con cámaras donde cuidan los huevos y las larvas (JJ Núñez, observación personal). El macho permanece probablemente hasta que los embriones son cubiertos por el aumento del nivel del agua, que es cuando las larvas eclosionan (Úbeda & Núñez 2006). Así, se pueden distinguir dos tipos de compromisos que adquieren los machos que brindan cuidado parental. Uno es el compromiso directo que realiza *Rhinoderma* al hacer traspaso de nutrientes desde la pared interna del saco vocal hacia las larvas en desarrollo (Jorquera et al. 1972, 1981). El otro tipo es el compromiso de *Eupsophus* y *Batrachyla* que sólo protegen los huevos, manteniéndose muy cercano o sobre los mismos, produciendo una señal acústica de advertencia ante la presencia de potenciales depredadores (Úbeda & Núñez 2006, Sallaberry observación personal).

Desarrollo larvario

Es evidente que las larvas de los anuros, al igual que los individuos adultos, juegan un papel protagónico en la cadena trófica y flujo de energía del medio donde se encuentran (Duellman & Trueb 1986). Las larvas muestran múltiples adaptaciones morfológicas que los convierten en sujetos de gran interés en estudios ecológicos y evolutivos, además de que sus variaciones morfológicas ofrecen una excelente fuente de información para fines sistemáticos (Hass 2003, Pugener et al. 2003). Sin embargo, la morfología larval ha sido escasamente considerada en los diversos estudios sobre anuros realizados en Chile (Ortiz & Díaz-Paéz 2006). Las especies más estudiadas desde el punto de vista del desarrollo larvario corresponden a *Caudiverbera caudiverbera*, *Rhinoderma darwinii* y *R. rufum*. Los diversos estudios realizados en *C. caudiverbera* comprenden la ovogénesis, la espermatogénesis y desarrollo larvario, existiendo además información sobre el efecto de diversos factores (e.g., pH, agentes genotóxicos) que inciden en su desarrollo embrionario (Wilhelm & Lazcano de Vivaldi 1958, Jorquera & Izquierdo 1964, Hermosilla et al. 1983, 1986, Venegas et al. 1987, Hermosilla & Ortega 1989, Hermosilla & Pincheira 1992).

Otro caso estudiado en detalle corresponde al desarrollo de *Eupsophus calcaratus* (Vera Candiotti et al. 2005). La larva de esta especie fue descrita por Formas (1989) como una de aspecto ovoideo en vista lateral y de color crema amarillenta, del tipo endotrófica (con alimentación y crecimiento a expensas del vitelo contenido en su abdomen). A pesar de esto, las características internas de la larva de *E. calcaratus* no presentan rasgos atribuibles al estilo de vida endotrófico y nidícola. Más aún, las características condroesqueléticas presentan los mismos atributos de larvas exotróficas. Las diferencias parecieran estar más bien en el tiempo destinado para el desarrollo, mostrando un retardo en la osificación de algunas regiones del condrocraqueo y la ausencia de desarrollo de algunas características de los recién metamorfoseados. Estos procesos heterocrónicos y el acortamiento del período larval comparado a otras especies, junto al pequeño tamaño de los recién metamorfoseados, parecieran ser las características distintivas de las especies del género *Eupsophus* (Vera Candiotti et al. 2005)

Por otra parte, las larvas de *Telmatobufo* son típicas habitantes de arroyos de montaña y poseen notables adaptaciones morfológicas a estos ambientes tales como cuerpos deprimidos, bocas ensanchadas como ventosas y colas gruesas. Los huevos son grandes (5 mm), blanco amarillentos y en número de 70 a 80. Se desconocen aspectos de su biología tales como, tipo de oviposturas y la ontogenia del condrocraqueo. Así mismo, las larvas de *Alsodes* suelen ocupar ambientes similares al de las larvas de *Telmatobufo*, sin embargo, prefieren remansos y pozas de aguas más quietas (Veloso et al. 1981, Cuevas & Formas 2001, 2005). Se han descrito las larvas de algunas especies de *Alsodes* (Formas & Brieva 2004), incluyendo condrocraqueo. Sin embargo, aún persisten interrogantes acerca de su desarrollo, y el lugar y tipo de ovipostura.



Larva de *Alsodes nodosus*, foto Mariana Acuña Retamar.

Variación intraespecífica en atributos reproductivos y de historia de vida

Si las estrategias reproductivas de los anfibios presentes en Chile son escasamente conocidas, la información de la variación intraespecífica de atributos reproductivos, es aún más escasa, no existiendo a la fecha estudios que permitan una comparación interpoblacional. Diversos estudios de plasticidad fenotípica han utilizado a las larvas de anfibios como modelo, principalmente en consideración a su fuerte dependencia con los factores ambientales donde se lleva cabo el desarrollo larvario (Berven 1982, 1987, Reques & Tejedo 1997, Denver et al. 1998, Brady & Griffiths 2000, Van Buskirk 2001, Alcobendas et al. 2004, Merilä et al. 2004, Van Buskirk & Arioli 2005).

Se ha descrito que el tamaño del huevo depende del tamaño corporal de los padres, condicionado principalmente por factores genéticos, aunque su grado de dependencia puede ser débil debido a la fuerte influencia del ambiente (Travis et al. 1987, Newman 1992). En general, el tamaño del huevo muestra una asociación mucho más evidente con factores bióticos y abióticos, tales como la temperatura (Berven 1982, Duellman & Trueb 1986, Berven 1987, Newman 1988, Atkinson 1994), competencia intra e interespecífica y densidad larval (Reques



Alsodes australis, foto Myriam Iturra Cid.

& Tejedo 1997), abundancia y calidad del alimento (Benavides et al. 2005), desecación de las pozas (Brady & Griffiths 2000, Laurila et al. 2002, Van Buskirk & Arioli 2005) y/o presencia de depredadores (Van Buskirk 2001).

En anfibios se ha podido establecer una clara asociación entre el tiempo y el tamaño corporal al cual se realiza a la metamorfosis, en función del tamaño del huevo. Cuando éstos son grandes presentan un desarrollo más tardío, pero alcanzando mayores tamaños al momento de la metamorfosis (Tejedo & Reques 1992). En contraste, huevos de menor tamaño se asocian con una eclosión más rápida e individuos de menor tamaño, pero que presentan desventajas al ser comparados con individuos que eclosionan más tardíamente y/o a partir de huevos de mayor tamaño (Salthe & Duellman 1973, Tejedo 1992). En respuesta a ambientes altamente impredecibles, como las pozas efímeras o riachuelos, los organismos a menudo producen mucha descendencia. Crump (1981) ha demostrado que en especies que se reproducen en pozas temporales, el tamaño de la puesta muestra una mayor varianza que cuando los huevos son depositados en pozas permanentes. Esto sugiere que las condiciones particulares de cada sitio condicionan el número y tamaño de los huevos que son depositados por una hembra, y que a su vez, estas diferencias determinarían las tasas de crecimiento y desarrollo (Kaplan 1980a, 1980b).



Atelognathus jeininensis, foto Myriam Iturra Cid.

Díaz et al. (1987) estudiaron algunas poblaciones de *Batrachyla taeniata*, y encontraron que las hembras de una población de Chile central (Melipilla) presentan tamaño del huevo y número de huevos mayores en comparación a una población del sur de Chile (Valdivia). Según estos autores, el mayor esfuerzo reproductivo de la población de Melipilla se relaciona con una estrategia asociada a la variación climática entre las localidades. En Valdivia la oferta de sitios reproductivos es constante a lo largo del año mientras que en la zona central, la disponibilidad de sitios adecuados para la reproducción sólo ocurre al final del invierno, determinando que la reproducción sea fuertemente estacional. Consecuentemente, las poblaciones de *B. taeniata* responderían diferencialmente en sus atributos reproductivos en función del régimen hídrico asociado a cada localidad.

Otros estudios en curso muestran variaciones intraespecíficas de los atributos de historia de vida en función de la procedencia geográfica. Por ejemplo, los adultos de *Bufo spinulosus* proveniente de El Tatio, presentan un tamaño corporal considerablemente menor que aquellos de las poblaciones de la zona norte y centro de Chile, aún cuando no muestran diferencias genéticas entre ellas (Soto 2003, Méndez et al. 2004). Este menor tamaño corporal se traduce en huevos de menor tamaño y en un menor número de ellos, lo que sugiere la existencia de compromisos en relación a este atributo (Figura 12.3).

Como ya se ha discutido, en muchas especies de anfibios el desarrollo larvario tiene lugar en ambientes impredecibles, principalmente en términos de la duración de las pozas o bien, en la calidad y cantidad de alimento disponible (Reques & Tejedo 1997, Denver

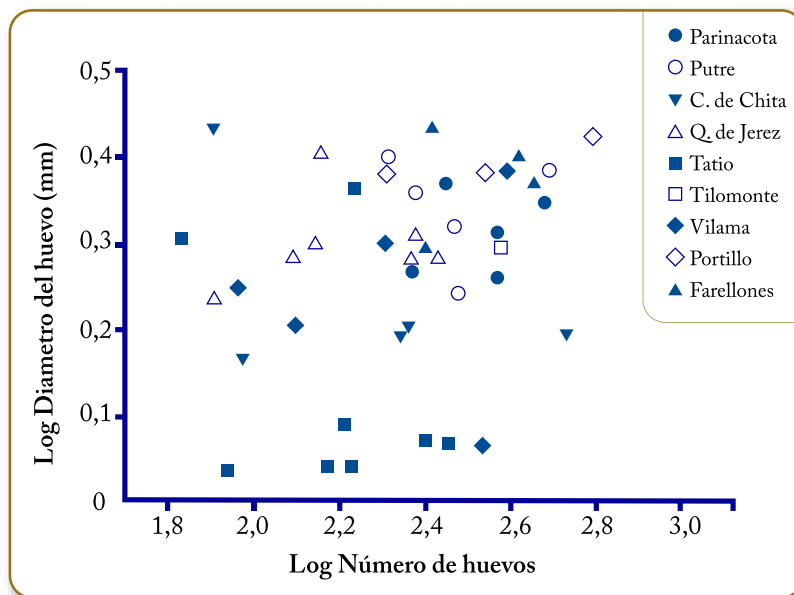


Figura 12.3. Relación entre el número de huevos y el diámetro del huevo considerando distintas poblaciones de *Bufo spinulosus* en Chile (M Méndez, datos no publicados).

et al. 1998, Pough et al. 1998, Laurila et al. 2002, Benavides et al. 2005). En tales casos, tanto la tasa de desarrollo como la tasa de crecimiento es extremadamente variable, encontrándose que la metamorfosis se alcanza en un amplio rango de tamaños, en los cuales es posible observar incluso, una asincronía en cuanto a los tiempos de eclosión en individuos provenientes de una misma puesta, como ocurre en individuos de *Bufo atacamensis* (Soto, observación personal). En contraste, la presencia de individuos en sitios más estables, como las pozas permanentes, tienen un rango corto de tiempo a la metamorfosis con tamaños corporales más pequeños. En este sentido, y como se mencionó previamente, a pesar de que los cambios que se llevan a cabo durante la metamorfosis son controlados por hormonas, existe una serie de factores que inciden fuertemente en estos atributos de historia de vida (Duellman & Trueb 1986).

Otro de los factores abióticos ampliamente evaluado en la literatura corresponde a la duración de las pozas en donde se lleva a cabo el desarrollo larvario (Newman 1992, Reques & Tejedo 1997, Denver et al. 1998, Merilä et al. 2004, Van Buskirk & Arioli 2005). La duración tiene efectos evidentes sobre la adecuación biológica, puesto que la mortalidad de las larvas es alta en pozas con alta tasa de desecación (Merilä et al. 2004, Van Buskirk & Arioli 2005). Este factor puede tener efectos directos y relevantes sobre el tiempo de desarrollo y sobre la morfología de las larvas y del individuo postmetamórfico (Newman 1992, Alcobendas et al. 2004). En Chile se ha observado que a un mismo estadio de Gosner (1960), las larvas de *Bufo spinulosus* que crecen en sistemas de pozas sin desecación (e.g., El Tatio), tienen tamaños corporales mayores que las larvas de pozas temporales en Farellones (Figura 12.4). Esta

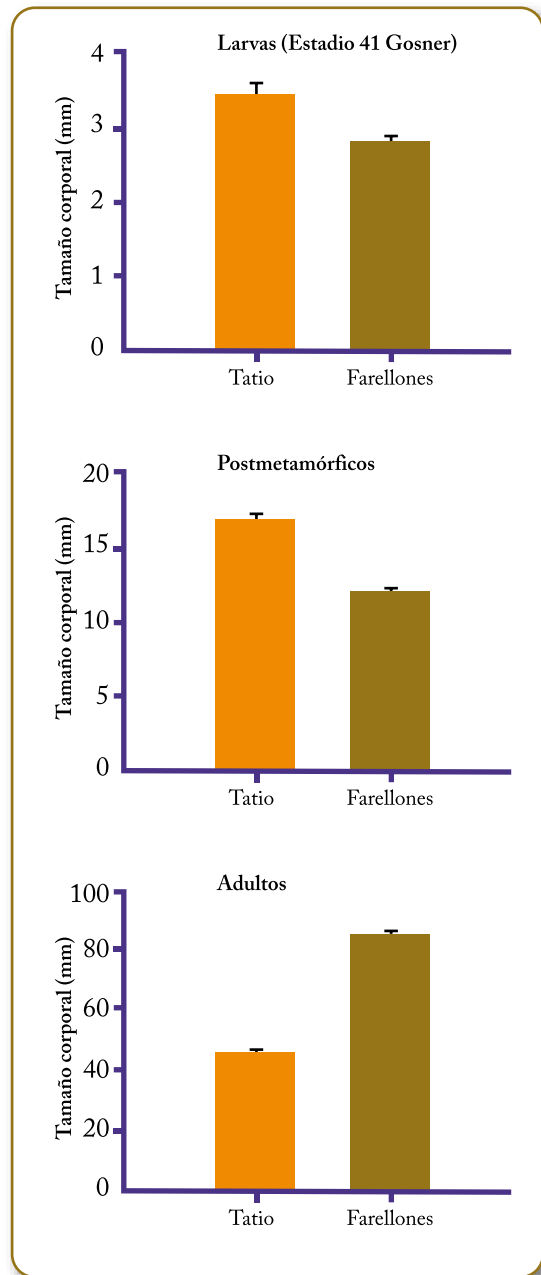


Figura 12.4. Diferencias en el tamaño corporal de larvas, postmetamórficos y adultos de dos poblaciones de *Bufo spinulosus* (M Méndez, datos no publicados).

misma tendencia se evidencia al analizar otros atributos del tamaño (e.g., longitud y ancho corporal) y forma en individuos postmetamórficos (e.g., largo extremidad posterior, caracteres asociados a la forma de la cabeza), lo cual sugiere que la duración de las pozas es un factor que promueve diferenciación entre estas dos localidades (Méndez 2007, Soto datos no publicados).

Respecto a los atributos de historia de vida, la temperatura del agua se ha considerado como uno de los principales factores que inciden en estos, incluidos la morfología y fisiología larvaria (Nevo 1973). Benavides et al. (2005) estudiaron el efecto de la temperatura y de la dieta en relación a la eficiencia de la asimilación en larvas de *Bufo spinulosus* provenientes de cuatro localidades: Chusmisa (I región), Quebrada de Chita y El Tatio (II región), y Farellones (región metropolitana). Los resultados mostraron que no existe una relación entre la localidad de origen y la eficiencia de asimilación, pero encontraron una interacción significativa entre la temperatura y la calidad de la dieta. Estos autores sugieren que el efecto de la temperatura sobre los procesos digestivos es más relevante que el efecto sobre el tiempo de tránsito

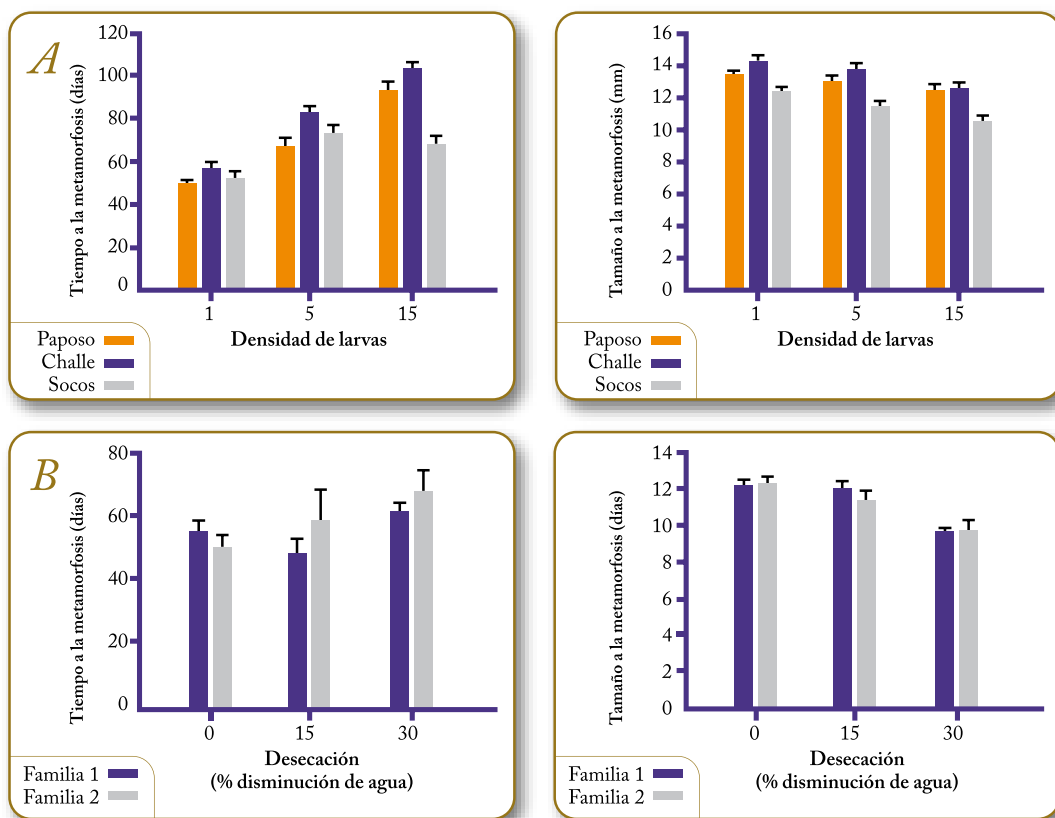


Figura 12.5. A- Efecto de la densidad de larvas en tres localidades del norte de Chile (N = 49, 26 y 26 individuos en Paposo, Challe y Socos, respectivamente) y B- el efecto de la desecación en dos familias de hermanos completos provenientes de la localidad de Socos (N = 70 individuos) sobre el tiempo y el tamaño a la metamorfosis en *Bufo atacamensis* (E Soto, datos no publicados).

del alimento en el tracto digestivo. Por otra parte, los estudios realizados por Castañeda et al. (2006), donde se evaluó el efecto de la temperatura y la dieta sobre la plasticidad intestinal en larvas de *C. caudiverbera*, muestran que la temperatura tiene un efecto significativo sobre la longitud del tracto intestinal.

Estudios preliminares en *B. atacamensis* utilizando experimentos de jardín común, con tres poblaciones del norte de Chile (Soto et al. 2006), han mostrado diferencias en el tiempo y tamaño al cual ocurre la metamorfosis en función de los niveles de desecación y de densidad de las larvas. Los resultados muestran que los individuos de Farellones presentan tamaños menores y toman más tiempo para alcanzar la metamorfosis, lo que se asocia a una disminución en las tasas de desarrollo y de crecimiento en función de la densidad de larvas y de la desecación. Estos resultados contrastan fuertemente con los resultados reportados para otras especies de anfibios en experimentos de jardín común (Denver et al. 1988, Reques & Tejedo 1997), donde una mayor desecación o un aumento de densidad larvaria, conlleva un menor tiempo a la metamorfosis (Figura 12.5A y 12.5B).

Futuros estudios más detallados, permitirán establecer si estos patrones son explicados por variaciones a nivel local, principalmente asociados a plasticidad fenotípica observada en algunas localidades, o bien son consecuencia de efectos anexos que no han sido evaluados en su totalidad, como por ejemplo la depredación, competencia intraespecífica, o liberación de hormonas que inhiben el desarrollo en conoespecíficos.

Comentarios finales

Aún cuando Chile no presenta una alta diversidad de anfibios, sus particularidades fisiográficas permiten establecer diferencias en cuanto a los tipos de reproducción y estrategias exhibidas por las distintas especies. En este sentido, las condiciones estacionales y los factores abióticos (e.g., variaciones de la temperatura), especialmente en el centro de Chile, producen restricciones a las distintas poblaciones de anuros que generan estrategias reproductivas diferenciales en función de la latitud. De esta forma, las especies que presentan amplios rangos distribucionales, muestran variaciones en sus períodos reproductivos, lugares de oviposición, tiempos de eclosión y desarrollo larval. Sin embargo, existe una importante carencia de estudios de desarrollo embrionario y larvario en las distintas especies. Asociado a esta problemática, es clara la necesidad de realizar estudios interdisciplinarios (i.e., ecológicos, fisiológicos, morfológicos, conductuales y genéticos) para estudiar la reproducción de la batracofauna en un contexto evolutivo. De esta manera, será posible incorporar información actualizada, y de la misma forma, documentar la historia natural y evolución de los anfibios. Esta información permitirá además avanzar hacia estudios orientados a la conservación de este grupo de vertebrados, la cual es una tarea imprescindible en el contexto del cambio global que afecta al planeta.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado parcialmente por Beca PG/025/06 - U. de Chile (ERS), Proyecto Fondecyt 3000048 y 1061256 (MAM) y Proyecto Domeyko, Programa en Biodiversidad, Universidad de Chile (MAM). ERS agradece a la beca CONICYT. Agradecemos al SAG por los permisos de recolección N° 2105 y N° 13. Finalmente, los autores agradecen a M Sepúlveda y a tres revisores anónimos cuyas sugerencias resultaron fundamentales en la estructura final del capítulo.

Literatura citada

- Alcobendas M, D Buckley & M Tejedo (2004) Variability in survival, growth and metamorphosis in the larval fire salamander (*Salamandra salamandra*): Effects of larval birth size, sibship and environment. *Herpetologica* 60: 232-245.
- Atkinson D (1994) Temperature and organism size- a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Begon M, CR Townsend & JL Harper (2006) *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4^{ta} edición, Blackwell Publishing Ltd., USA. 752 pp.
- Benavides AG, A Veloso, P Jimenez & MA Méndez (2005) Assimilation efficiency in *Bufo spinulosus* tadpoles (Anura: Bufonidae): Effects of temperature, diet quality and geographic origin. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 295-302.
- Berven KA (1982) The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36: 962-983.
- Berven KA (1987) The heritable basis of variation in larval developmental patterns within populations of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Evolution* 41: 1088-1097.
- Biju SD (2003). Reproductive mode in the shrub frog *Philautus glandulosus* (Jerdon, 1853) (Anura: Rhacophoridae). *Current Science* 84: 283-284.
- Brady LD & RA Griffiths (2000) Developmental responses to pond desiccation in tadpoles of the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita* and *Rana temporaria*). *Journal of Zoology (London)* 252: 61-69.
- Busse K (1970) Care of the young by male *Rhinoderma darwini*. *Copeia* 1970: 395.
- Busse K (1971) Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con observaciones sobre su ecología y comportamiento. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 15: 5-64.
- Castañeda LE, P Sabat, SP Gonzalez & RF Nespolo (2006) Digestive plasticity in tadpoles of the Chilean giant frog (*Caudiuverbera caudiuverbera*): Factorial effects of diet and temperature. *Physiological & Biochemical Zoology* 79: 919-926.
- Cei JM & M Codoceo (1957) Probable discontinuidad del ciclo espermatogenético de *Pleurodema bufonina*. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 4: 77-82.
- Cei JM (1961) *Bufo arunco* (Molina) y las formas chilenas de *Bufo spinulosus* Wiegmann. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 7: 59-81.
- Cei JM (1962) *Batracios de Chile*. Ediciones Universidad de Chile . Santiago, Chile. cviii + 128 pp.

- Crump ML (1981) Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs. *American Naturalist* 117: 724-737.
- Crump ML (2002) Natural history of Darwin's frog, *Rhinoderma darwinii*. *Herpetological Natural History* 9: 21-30.
- Crump ML & A Veloso (2005) El aporte de observaciones de terreno y del análisis genético para la conservación de *Rhinoderma darwinii* en Chile. En: Smith-Ramírez C, JJ Armesto & C Valdovinos (eds), Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile: 452-455. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Cuevas CC & JR Formas (2001) A new species of *Alsodes* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Central Chile. *Amphibia-Reptilia* 22: 187-198.
- Cuevas CC & JR Formas (2005) A new frog of the genus *Alsodes* (Leptodactylidae) from the Tolhuaca national park, Andes Range, southern Chile. *Amphibia-Reptilia* 26: 39-48.
- Denver RJ, N Mirhadi & M Phillips (1998) Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: Response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* 79: 1859-1872.
- Díaz N (1982) Estrategia reproductiva de *Telmatobius marmoratus* (Anura, Leptodactylidae) del altiplano chileno. El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. Vol. I. La vegetación y los vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y Lago Chungará: 317-327. MAB 6-UNEP-UNESCO, Santiago, Chile.
- Díaz NF, M Sallaberry & H Núñez (1983) The tadpole of *Telmatobufo venustus* (Anura: Leptodactylidae) with a consideration of generic relationships. *Herpetologica* 39: 111-113.
- Díaz NF & J Valencia (1985) Larval morphology and phenetic relationships of the Chilean *Alsodes*, *Telmatobius*, *Caudiverbera* and *Insuetophrynus* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1985: 175-181.
- Díaz NF, M Sallaberry & J Valencia (1987) Microhabitat and Reproductive traits in populations of the frog, *Batrachyla taeniata*. *Journal of Herpetology* 21: 317-323.
- Díaz-Páez H & JC Ortiz (2001) The reproductive cycle of *Pleurodema thaul* (Anura, Leptodactylidae) in central Chile. *Amphibia-Reptilia* 22: 431-445.
- Donoso-Barros R (1965) El cuidado de la cría en los anuros. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 102: 4-5.
- Donoso-Barros R (1975) Dos larvas de *Bufo* chilenos no conocidas. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 230-231: 6-7.
- Duellman WE & L Trueb (1986) Biology of amphibians. The John Hopkins University Press. Baltimore, USA. 670 pp.
- Endler J (1977) Geographic variation, speciation, and clines. Princeton Univ. Press. Princeton. 246 pp.
- Formas R (1975) Las larvas de las especies chilenas pertenecientes al género *Eupsophus*, grupo nodosus (Anura, Leptodactylidae). *Boletín Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 49: 231-237.
- Formas R (1976) Descriptions of *Batrachyla* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) tadpoles. *Journal of Herpetology* 10: 221-225.
- Formas R (1979) La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: Duellman WE (ed), The South American herpetofauna. Monograph 7: 341-379. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

- Formas JR (1988) The tadpole of *Telmatobufo bullocki* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 44: 458-460.
- Formas JR (1992) The tadpole of *Eupsophus vertebralis* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 48: 115-119.
- Formas JR & L Brieva (2004) The tadpoles of *Alsodes vanzolinii* and *A. verrucosus* (Anura: Leptodactylidae) with descriptions of their internal oral and chondrocranial morphology. *Amphibia-Reptilia* 25: 151-164.
- Formas JR, NF Díaz & J Valencia (1980) The tadpole of the Chilean frog *Insuetophrynus acarpius*. *Herpetologica* 36: 316-318.
- Formas JR & E Pugin (1971) Reproducción y desarrollo de *Batrachyla antartandica* Barrio (Anura, Leptodactylidae). *Boletín del Museo de Historia Natural (Chile)* 32: 201-213.
- Formas JR & E Pugin (1978a) Tadpoles of *Eupsophus roseus* and *Bufo variegatus* (Amphibia, Anura) in Southern Chile. *Journal of Herpetology* 12: 243-246.
- Formas JR & E Pugin (1978b) Tadpoles of *Hylorina sylvatica*, *Eupsophus vittatus* and *Bufo rubropunctatus* in Southern Chile. *Herpetologica* 34: 355-358.
- Formas R & MA Vera (1980) Reproductive patterns of *Eupsophus roseus* and *E. vittatus*. *Journal of Herpetology* 14: 11-14.
- Gosner KL (1960) A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Haddad C & C Prado (2003) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioSciences* 55: 207-218.
- Hanken J, DH Jennings & L Olsson (1997) Mechanistic basis of life-history evolution in anuran amphibians: Direct development. *American Zoologist* 37: 160-171.
- Hass A (2003) Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19: 23-89.
- Hermosilla I & JC Ortega (1989) Efecto del fluor en el desarrollo embrionario del anuro chileno *Caudiverbera caudiverbera*: Crecimiento y capacidad de natación. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 60: 129-137.
- Hermosilla I & S Pincheira (1992) Efecto del pH ácido en el desarrollo embrionario de la rana chilena *Caudiverbera caudiverbera*. *Gayana (Chile)* 56: 3-12.
- Hermosilla I, A Urbina & JC Cabrera (1983) Espermatogénesis en la rana chilena *Caudiverbera caudiverbera* (Linne, 1758) (Anura, Leptodactylidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 54: 103-115.
- Hermosilla I, L Coloma, G Weigerth, E Reyes & V Gómez (1986) Caracterización del ovario de la rana chilena *Caudiverbera caudiverbera* (Linne, 1758) (Anura Leptodactylidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 57: 37-47.
- Hödl W (1990) Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie (Alemania)* 38: 41-60.
- Jorquera B & L Izquierdo (1964) Tabla de desarrollo normal de *Calyptocephalella gayi* (Rana chilena). *Biologica* 36: 43-53.
- Jorquera B & E Pugin (1975) Organogénesis de la rana chilena *Calyptocephalella caudiverbera* (Amphibia, Leptodactylidae). *Publicación Ocasional del Museo de Historia Natural (Chile)* 20: 3-29.
- Jorquera B, E Pugin & O Goicochea (1972) Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini*. *Archivos de Medicina Veterinaria (Chile)* 4: 1-15.

- Jorquera B, E Pugin & O Goicochea (1974) Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini* (Concepción). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 48: 127-146.
- Jorquera B, E Pugin, O Garrido, O Goicochea & R Formas (1981) Procedimiento de desarrollo en dos especies del género *Rhinoderma*. Medio Ambiente (Chile) 5: 58-71.
- Jorquera B (1986) Biología de la reproducción del género *Rhinoderma*. Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile) 17: 53-62.
- Kaplan RH (1980a) The implication of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). Evolution 34: 51-64.
- Kaplan RH (1980b) Ontogenetic energetics of *Ambystoma*. Physiological Zoology 53: 43-56.
- Laurila A, S Karttunen & J Merilä (2002). Adaptive phenotypic plasticity and genetics of larval life histories in two *Rana temporaria* populations. Evolution 56: 617-627.
- Lavilla EO (1988) Lower Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae): Generic diagnosis based on larval characters. Occasional Papers of the Museum of Natural History. University of Kansas 124: 1-19
- Méndez MA, ER Soto, C Correa, A Veloso, E Vergara, M Sallaberry & P Iturra (2004) Morphological and genetic differentiation among Chilean populations of *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae) Revista Chilena de Historia Natural 77: 559-567.
- Méndez MA (2007) Variación fenotípica en poblaciones de *Bufo spinulosus*: evaluando la existencia de adaptación local. I Reunión Anual Sociedad de Biología Evolutiva de Chile, Pucón, Chile. R-27.
- Meriggio M, A Veloso, S Young & H Núñez (2004) *Atelognathus jeininensis* N sp de Leptodactylidae para el sur de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 53: 99-123.
- Merilä J, A Laurila & B Lindgren (2004) Variation in the degree and cost of adaptive phenotypic plasticity among *Rana temporaria* populations. Journal of Evolutionary Biology 17: 1132-1140.
- Nevo E (1973) Adaptive variation in size of cricket frogs. Ecology 54: 1271-1281.
- Newman R (1992) Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. BioScience 42:671-678.
- Ortiz JC, H Ibarra-Vidal & JR Formas (1989) A new species of *Eupsophus* (Anura: Leptodactylidae) from Contulmo, Nahuelbuta Range, southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 102: 1031-1035.
- Ortiz JC & H Ibarra-Vidal (1992) Una nueva especie de Leptodactylidae (*Eupsophus*) de la Cordillera de Nahuelbuta (Chile). Acta Zoologica Lilloana (Argentina) 41: 75-79.
- Ortiz JC & H Díaz-Páez (2006) Estado del conocimiento de los anfibios en Chile. Gayana (Chile) 70: 114-121.
- Pough FH, RM Andrews, ML Crump, AH Savitzky & KD Wells (1998) Herpetology. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 1998. xi + 577 pp.
- Pugener LA, AM Maglia & L Trueb (2003) Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. Zoological Journal of the Linnean Society 139: 129-155.
- Reques R & M Tejedo (1997) Reaction norms for metamorphic traits in natterjack toads to larval density and pond duration. Journal of Evolutionary Biology 10: 829-831.

- Sallaberry M (1979) Autoecología de *Batrachyla taeniata* (Amphibia, Leptodactylidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. viii + 55 pp
- Sallaberry M, J Valencia & N Díaz (1981) Distribución y ambiente de *Batrachyla taeniata* (Girard) en Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 38: 61-67.
- Salthe SN & WE Duellman (1973) Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. En: Vial J (ed), Evolutionary biology of the anurans: 229-249. University of Missouri Press, Columbia.
- Sever DM, EC Morisarty, LC Rania & WC Hamlett (2001) Sperm storage in the oviduct of the internal fertilizing frog *Ascaphus truei*. Journal of Morphology 248: 1- 21.
- Soto ER (2003) Variación morfológica, variación genética y estructura poblacional en poblaciones alopátricas de *Bufo spinulosus* (Anura, Bufonidae) en Chile. Tesis de Magister en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. xv + 80 pp.
- Soto ER, Veloso A, Jiménez P & Méndez MA (2006) Efecto de la densidad y desecación en atributos de historia de vida de *Bufo atacamensis* (Anura, Bufonidae). XV Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile, La Serena, Chile. R-18.
- Tejedo M (1992) Effects of body size and timing of reproduction on reproductive success in female natterjack toads (*Bufo calamita*). Journal of Zoology (London) 228: 545-555.
- Tejedo M & R Reques (1992) Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the Natterjack Toad, *Bufo calamita*. Journal of Herpetology 26: 146-152.
- Thibaudeau G & R Altig (1999) Endotrophic anurans- development and evolution. En: McDiarmid RW & R Altig (eds), Tadpoles- the biology of anuran larvae: 170-188. Chicago and London, University of Chicago.
- Travis J, S Emerson & M Blouin (1987) A quantitative-genetic of larval life-history traits of *Hyla crucifer*. Evolution 41: 145-156.
- Úbeda CA & JJ Núñez (2006) New parental care behaviours in two telmatobiine genera from temperate Patagonian forests: *Batrachyla* and *Eupsophus* (Anura: Leptodactylidae). Amphibia-Reptilia 27: 441-444.
- Van Buskirk J (2001) Specific induced responses to different predator species anuran larvae. Journal of Evolutionary Biology 14: 482-489.
- Van Buskirk J & M Arioli (2005) Habitat specialization and adaptive phenotypic divergence of anuran populations. Journal of Evolutionary Biology 18: 596-608.
- Veloso A, N Díaz, P Iturra & M Penna (1981) Descripción de una nueva especie de telmatobino del género *Alsodes* (Amphibia, Leptodactylidae) de la cordillera de Nahuelbuta (sur de Chile). Medio Ambiente (Chile) 5: 72-77.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino 6: 481-539.
- Veloso A & L Trueb (1976) Description of a new species of Telmatobiine frog, *Telmatobius* (Amphibia: Leptodactylidae), from the Andes of northern Chile. Occasional Papers of the Museum of Natural History. University of Kansas 62: 1-10.
- Venegas W, I Hermosilla, JF Gavilan, R Naveas & P Carrasco (1987) Estados larvales del anfibio anuro *Caudiverbera caudiverbera*: modelo biológico para estudios de agentes genotóxicos. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 58: 171-180.
- Vera-Candioti MF, CA Úbeda & EO Lavilla (2005) Morphology and metamorphosis of *Eupsophus calcaratus* (Anura: Leptodactylidae). Journal of Morphology 262: 161-177.

Wake MH (1980) The reproductive biology of *Nectophrynoides malcomi* (Amphibia: Bufonidae), with comments on the evolution of reproductive modes in the genus *Nectophrynoides*. *Copeia* 1980: 193-209.

Wilhelm O (1927) La *Rhinoderma darwinii* D y B. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile) 1: 3-31.

Wilhelm O & E Lazcano de Vivaldi (1958) El órgano de Bidder en *Calyptocephalus gayi*. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile) 33: 21-27.



Desarrollo embrionario en reptiles



Liolaemus gravenhorsti, foto Mariana Acuña Retamar.

David Lemus

De las aproximadamente 7800 especies de reptiles existentes en el mundo, no más de 100 son utilizadas en investigación experimental. Una de las estrategias para incluirlas como modelos, es conocer su desarrollo embriológico. Este capítulo describe el desarrollo de *Liolaemus tenuis*, especie ovípara y de *L. gravenhorsti*, especie vivípara, analizándose algunas de sus características reproductivas, tales como células germinativas primordiales, morfogénesis placentaria, ovipostura. Por otro lado, mediante ensayos farmacológicos se investiga comparativamente la motilidad espontánea y contracción máxima de la fibra muscular lisa del útero de *L. gravenhorsti* y del oviducto de *L. tenuis*, en el curso de la gestación. Así mismo, se investiga la respuesta del intestino frente a fármacos colinérgicos y adrenérgicos en reptiles hibernantes y no hibernantes. Estos experimentos son un buen modelo para el estudio del sistema que provoca en mamíferos, la relajación del músculo liso no mediada por las vías de transmisión adrenérgicas y colinérgicas, cuyo deficiente desarrollo se relaciona con la enfermedad de Hirschsprung en humanos.

Por otra parte, la mayoría de los reptiles son polifiodontes. Los dientes de *L. gravenhorsti* y *L. tenuis* presentan un campo morfogenético continuo e intrínseco que se mantiene una vez aislados los tejidos dentarios. Estas propiedades permiten la diferenciación *in vitro* de gérmenes dentarios, inducción de crestas neurales de ave a expresar características odontogénicas y la inducción de órgano del esmalte en ectodermo de ave. Estos resultados sugieren que durante el cultivo de tejidos dentarios de lagartijas en asociación con tejidos embrionarios de ave, secretarían moléculas morfogenéticas no especie-específicas que regularían el desarrollo de estos últimos a expresar características odontogénicas reprimidas en las aves modernas. Por otro lado, mediante electroforesis uni y bidimensional, se han aislados de papilas dentarias de reptiles, péptidos, que podrían tener significancia en odontogénesis.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Embriología	361
Embriología comparada: ovíparo <i>versus</i> vivíparo	363
Ensayos farmacológicos	369
Efectos sobre fibra muscular lisa	369
Efectos sobre fibra muscular uterina	371
Efectos sobre esófago e intestino	373
Efecto de la temperatura	373
Embriología experimental en gérmenes dentarios	375
Agradecimientos	378
Literatura citada	379
Apéndice 13.1: Tabla de desarrollo de <i>Liolaemus gravenshorti</i>	384
Apéndice 13.2: Tabla de desarrollo de <i>Liolaemus tenuis</i>	387



DAVID LEMUS

Programa de Anatomía y Biología del Desarrollo.
Laboratorio de Embriología Experimental y Molecular.
Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM), Facultad de Medicina,
Universidad de Chile. Santiago, Chile

Embriología

Se calcula que el número de especies de reptiles existentes en el mundo es de aproximadamente 7800, en su gran mayoría representados por serpientes y lagartos (Espinoza et al. 2004, Capítulo 3). Sin embargo, no más de 100 especies son las usadas en investigación. La posibilidad de disponer localmente de especímenes ha permitido a la gran mayoría de investigadores realizar trabajos básicos relacionados con, por ejemplo, sistemática, morfología comparada, biogeografía, ecología, comportamiento, evolución y conservación (Rhodin & Miyata 1983, Vidal et al. 2004, 2005) y no como material para el estudio de un fenómeno biológico específico (Bellairs & Gans 1983, Billet et al. 1985). No obstante, las principales contribuciones concernientes a los mecanismos del desarrollo, derivan de no más de 20 especies, muchas de las cuales fueron originalmente seleccionadas por su disponibilidad local (Bellairs 1971). Por ejemplo, los reptiles se prestan para el estudio de algunos tópicos como la determinación del sexo dependiente de la temperatura, reducción del campo morfogenético de los miembros, partenogénesis, viviparidad y odontogénesis (Gans & Billete 1985, Gans et al. 1985, Lemus 1995).

Los estudios embriológicos en reptiles son relativamente escasos. La literatura muestra que Weldon (1883) se interesó en conocer algunas etapas del desarrollo de *Lacerta muralis*. En los años siguientes, Strahl & Martin (1888) investigaron el origen y formación del ojo pineal en *Lacerta vivipara* y en *Anguis fragilis*. Giacomini (1893) aporta estudios sobre anexos embrionarios de reptiles, especialmente el saco vitelino y alantoides. Algunos aspectos de la gastrulación en *Tropidonotus natrix* fueron aportados por Ballowitz (1901), mientras que Strahal & Krautstrunk (1902) agregan nuevos datos con respecto al desarrollo embrionario de *Lacerta muralis*.



Liolaemus pictus, embriones obtenidos directamente de la madre.

Foto: Marcela Vidal Maldonado.

El conocimiento del desarrollo normal de cualquier especie es indispensable para el trabajo experimental. Una tabla de desarrollo es el resultado de un detallado y cuidadoso estudio de la morfología externa del embrión. Considerando especialmente la región cefálica, vesículas óticas y ópticas, arcos branquiales, corazón, amnios, número de pares de somitos, esbozos de miembros, órganos sexuales externos, pigmentación, escamas. Todos estos datos representan una herramienta de gran utilidad para estudios comparados y a la fecha, se ha reportado un listado de tablas de desarrollo realizadas en diferentes grupos de reptiles (Gans & Billete 1985).

Lacertidae. El primer intento por establecer el desarrollo normal de un reptil (*Lacerta agilis*) fue realizado por Peter (1904). Esta tabla incluyó 40 estadios ilustrados en un set litográfico. Dhouailly & Saxod (1974) describen 13 estadios *in ovo* de *Podarcis muralis*. Dufaure & Hubert (1961) estudian el desarrollo de *L. vivipara* estableciendo 40 estadios, incluyendo una serie de acercamientos fotográficos que muestran las principales etapas de diferenciación de los miembros.

Chamaeleonidae. Pasteels (1957) comunica la gastrulación de *Chamaeleo bitaeniatus* en 10 estadios. Posteriormente Milaire (1957) agrega en esta especie 14 estadios de desarrollo. Blanc (1974) ilustra mediante fotografías, 44 estadios de *C. lateralis*.

Agamidae. Thapliyal et al. (1973) agrupa en 26 estadios el período intrauterino de *Calotes versicolor* y Muthukkaruppan et al. (1970) considera 16 estadios de desarrollo entre la ovipostura y eclosión del neonato en esta especie.

Gekkonidae. Werner (1971) describe algunos estadios embrionarios de *Hemidactylus turcitus*, *Ptyodactylus* y *Sphaerodactylus argus* entre el período de ovipostura y eclosión.

Scincidae. Los principales estadios de desarrollo post-gastrulación de *Mabuya megalura* fueron comunicados por Pasteels (1970).

Anguidae. En *Anguis fragilis* se investigaron algunas etapas de la segmentación (Nicolas 1904), gastrulación, neurulación (Ballowitz 1905) y los estadios siguientes hasta el cierre del amnios (Meyer 1910).

Iguanidae. Lemus (1967) describe una tabla completa de 35 estadios para *Liolaemus gravenhorsti*, (Apéndice 13.1) la cual fue ilustrada por dibujos y fotografías. Lemus & Duvauchelle (1966) publican 29 estadios intrauterinos de *L. tenuis* y 14 estadios extrauterinos hasta la eclosión (Lemus et al. 1981) (Apéndice 13.2).

Colubridae. En *Natrix natrix* se informaron diversos aspectos morfológicos han sido reportados por Krull (1906) y Vielhaus (1907). Korneva (1969) realizó una breve descripción de 12 estadios en *Natrix tessellata*, mientras que una tabla de 37 estadios para *Thamnophis sirtalis* con los períodos de gastrulación y neurulación muy comprimido fue reportada por Zehr (1962).

Viperidae. Hubert & Dufaure (1968) publican el desarrollo embrionario de *Vipera aspis*, dividido en 43 estadios incluyendo los períodos de segmentación y neurulación.

En Chile existe una gran diversidad de reptiles. Numerosas familias, géneros y especies han sido estudiados especialmente desde un punto de vista taxonómico (Donoso-Barros 1966, 1970, Pincheira-Donoso & Núñez 2005). Sin embargo, existe una carencia de estudios experimentales a nivel embriológico. Por esta razón, en este capítulo se investigan aspectos embriológicos de algunas especies existentes en Chile de alta disponibilidad local provenientes de la precordillera Andina frente a Santiago. El objetivo principal es establecer tablas normales de desarrollo de estas especies, que permitirían individualizar estadios embrionarios apropiados para la investigación experimental.

Embriología comparada: ovíparo *versus* vivíparo

El primer material de estudio utilizado es el tropidúrido *Liolaemus tenuis*, muy común en Chile (Lemus & Duvauchelle 1966). Esta lagartija presenta un ostensible dimorfismo sexual (Donoso-Barros 1966, Vidal et al. 2005). Los machos miden alrededor de 14 cm de largo, son de color amarillo-verdoso en su mitad anterior, con el resto del cuerpo cubierto de manchas azul-celestes. Las hembras son más finas, aproximadamente de 12 cm de



Liolaemus tenuis, foto Nicolás Lagos Silva.

largo, grisáceas, con manchas o barras laterales más oscuras (Müller & Hellmich 1933, Donoso-Barros 1966). Las hembras grávidas son más voluminosas y muestran una notable distensión abdominal progresiva en relación con el desarrollo de los huevos. Esta especie tiene una amplia distribución geográfica, desde el sur de Coquimbo por el norte hasta aproximadamente Valdivia por el sur, a altitudes que oscilan entre los 0 y 1500 msnm (Donoso-Barros 1966, Veloso & Navarro 1988, Pincheira- Donoso & Núñez 2005). Se trata de una especie ovípara (Blackburn 1994), en la que el huevo es retenido en el oviducto durante los meses de noviembre, diciembre y enero, produciéndose en este tiempo los procesos de segmentación (Figura 13.1), gastrulación (Figura 13.2 y 13.3), neurulación (Figura 13.4) y desarrollo posterior, hasta el embrión de alrededor de 58 somitos. En este estado se produce la postura del huevo, el cual continúa su desarrollo en el medio ambiente hasta la eclosión (Lemus et al. 1981).

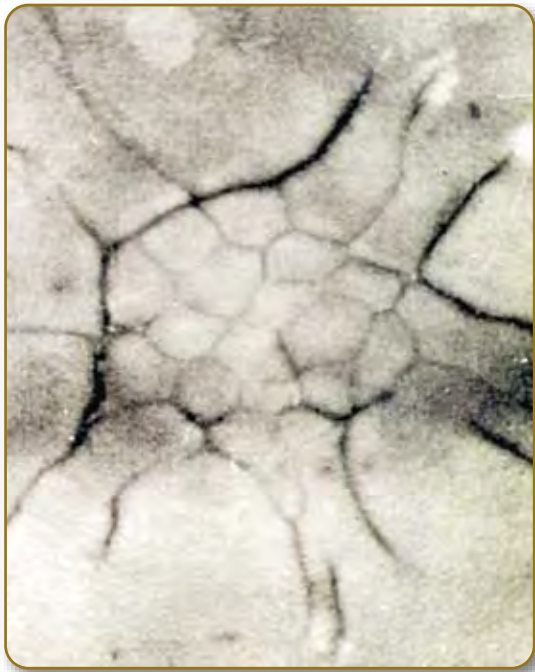


Figura 13.1. Estadio 5. *Liolaemus tenuis*. Segmentación meroblástica discoidal avanzada en un cigoto de lagartija. Parte central del blastodisco con blastómeras pequeñas, de contornos regulares, bien individualizadas, rodeadas por macrómeras incompletas.
Microfotografía: 35 x. Vista dorsal: material fijado, diafanizado con benzol y teñido con hematoxilina *in toto*.



Figura 13.2. Estadio 6. *Liolaemus tenuis*. Blastodisco totalmente segmentado. Gastrulación inicial. Formación de la placa primitiva por convergencia del mesoblasto lateral, presentando este estadio una imagen en forma de raqueta. Alargamiento anteroposterior del blastodisco que hace aparente el eje de simetría lateral.
Microfotografía: 35 x. Vista dorsal: material fijado, diafanizado con benzol y teñido con hematoxilina *in toto*.

Los huevos cosechados fueron lavados en solución Ringer suplementado con 100 UI/ml de penicilina-estreptomicina y depositados en placas de Petri revestidas con algodón con suero fisiológico e incubados a 22°C en oscuridad entre los meses de diciembre, enero, febrero y marzo. Durante el desarrollo *in ovo*, Lemus et al. (1981) describieron 13 estadios, que sumados a los 29 anteriores (intraoviducto), sumaron 42 estadios en esta especie (Apéndice 13.2). Cabe destacar que entre los estadios 32-41 *in ovo* se diferencia el esqueleto apendicular y entre el 34-40, la región facial. Una característica interesante muestran los huevos en el medio ambiente. Estos tienen un continuo y gradual cambio de tamaño y peso por aumento de líquido, presumiblemente amniótico. Este líquido aumenta la presión hidrostática que trae como resultado cambio en la forma. En efecto, los huevos de postura reciente son elongados, mientras que en aquellos cercanos a la eclosión se hacen esféricos. En esta etapa,



Figura 13.3. Estadio 9. *Liolaemus tenuis*. Se ha invaginado la mayor parte de los territorios axiles (placa precordial y notocordal), el blastoporo está en posición periférica. Se observan por transparencia los bordes de las alas mesoblásticas que invaden la cavidad subgerminal. Microfotografía: 35 x. Vista dorsal: material fijado, diafanizado con benzol y teñido con hematoxilina *in toto*.



Figura 13.4. Estadio 13. *Liolaemus tenuis*. Embrión de cinco pares de somitos. Sistema nervioso central tubular. Porción precordial se ha flectado, formando la curva del vértice. En la región epicordal se esboza la curva de la nuca. Neuróporo posterior abierto, anterior cerrado; el amnios cubre las tres partes del cuerpo. La torsión cefálica se acentúa, el embrión comienza a recostarse sobre el lado izquierdo. Microfotografía: 35 x. Vista dorsal: material fijado, diafanizado con benzol y teñido con hematoxilina *in toto*.

se agrieta la cáscara fibrosa, probablemente debido al aumento de presión del líquido. Tales fisuras representan las primeras señales del inicio de la eclosión (Lemus et al. 1981). Un fenómeno semejante se presenta en *Calotes versicolor* (Thapliyal et al. 1973).

Las modificaciones de tamaño y peso de los huevos de *L. tenuis* han permitido calcular la relación entre el peso del embrión y el peso del huevo así como también, las variaciones del peso de éste durante la incubación. Una comparación con una especie ovípara como *Coturnix coturnix japonica* (codorniz) muestran entre otros, que a la eclosión, el feto de *L. tenuis* representa el 32 % del peso total del huevo, mientras que en *C. c. japonica* el feto representa el 88 % (Fuenzalida et al. 1981). En cuanto al peso del huevo durante la incubación, en *L. tenuis* aumenta en un 242%, mientras que en *C. c. japonica* disminuye en 20% (Fuenzalida et al. 1981).

En el mismo hábitat de *L. tenuis* es posible encontrar a *L. gravenhorsti* una lagartija vivípara, sin dicromatismo sexual (Pincheira-Donoso & Núñez 2005). Esta presenta una banda occipital limitada por un borde negro, carece de línea vertebral, dos bandas amarillentas claras, cola larga, lados del abdomen y región cervical con reflejos tornasolados (Donoso-Barros 1966). Las hembras en gestación avanzada se reconocen de los machos por el mayor volumen del abdomen (Donoso-Barros 1966). Con material recolectado al inicio de septiembre hasta fines de enero del año siguiente ha sido posible construir una tabla de desarrollo normal, la cual se confeccionó considerando el número de somitos, arcos branquiales, placodas, aparato circulatorio, genitales externos, esqueleto axil, cintura escapular y pelviana y aparato urogenital en hembras gestantes y no gestantes (Apéndice 13.2) (Lemus 1967). En 35 estadios,



Liolaemus schroederi, foto Nicolás Lagos Silva.

se consideraron las siguientes etapas: desarrollo folicular, segmentación, gastrulación, embrionario, período fetal y neonatos. Con estos antecedentes, se ha podido determinar que la maduración folicular se extiende desde mediados de octubre hasta fines de noviembre y la gestación dura aproximadamente tres meses, extendiéndose desde mediados de octubre a fines de enero (Lemus 1967). En el transcurso de la gestación, los oviductos de *L. gravenhorsti* adquieren los caracteres de verdaderos úteros, cuya pared notablemente adelgazada y distendida se vasculariza intensamente, en correspondencia de los sitios en que se desarrollan los huevos (Lemus 1967). En los embriones, por su parte, el rápido desarrollo de los anexos amnióticos, corion y alantoides favorece el establecimiento precoz de una relación materno-embrionaria que permite la respiración intrauterina del embrión a expensas de la rica red capilar de las áreas mencionadas de la pared uterina (Lemus 1967). En un trabajo desarrollado por Lemus & Badinez (1967), se investigó este fenómeno donde se realizó un análisis microscópico de la placentación en relación con la cronología del desarrollo de *L. gravenhorsti* comprendido entre los estadios 21 (incipiente) y 35 (de término). Estos autores establecieron entre otras, que la placentación comienza entre el estadio 21 y 23 con la formación de una onfaloplacenta. El útero presenta ya un franco adelgazamiento en la zona que queda aplicada sobre el embrión (involución de glándulas y presencia de una fina red capilar).

En el estadio 23 (embrión de 23 pares de somitos) se ha formado ya un onfalocorion. La mucosa uterina rica en capilares subepiteliales adosada al onfalocorion, permite suponer que en todo el contorno de la zona periembrionaria, los tejidos maternos y embrionarios constituyen una verdadera onfaloplacenta que asegura el aporte necesario de oxígeno para la prosecución del desarrollo. El alantoides en este período es sólo una vesícula incipiente escasamente vascularizada. Un alantocorion ricamente irrigado, no se encuentra hasta el estadio 25 (embrión de 38 pares de somitos), aunque en este período el onfalocorion supera todavía en extensión y, por lo tanto, en importancia funcional al alantocorion. En etapas posteriores (estadios 31 a 35), el alantocorion se expande y pasa a ser, en adelante, el verdadero órgano respiratorio del embrión. La unión del alantocorion a la mucosa uterina en la región epiembrionaria, constituye una alantoplacenta cuyos componentes se modifican progresivamente. En efecto, la estructura de este órgano (epitelio-corial en *L. gravenhorsti*) se muestra perfectamente dotado para realizar la función respiratoria (que es la principal). Sin embargo, indudablemente se presta, por el grado de acercamientos de los capilares materno-fetales, para asegurar al embrión un aporte complementario de principios nutritivos extraídos de la sangre materna. Así como el caso de la placenta epitelio corial del cerdo, por la riqueza en vitelo del huevo, este aporte posiblemente no es estrictamente necesario (Lemus & Badinez 1967). No se han encontrado zonas de la placenta que presenten un grado de interrelación materno-fetal más íntimo, especialmente la zona paraplacentaria, como es el caso de otras especies de reptiles como *Lygosoma quoyi*, *L. ocellatum*, *L. entrecasteauxi* y *Chalcides merr* (Lemus & Badinez 1967).

Bajo microscopía óptica, las células germinativas primordiales (CGP) en *L. gravenhorsti* presentan una zona yuxtannuclear (creciente mitocondrial, Hubert 1976b fuertemente floxinófila, la que por medio de tinción con hematoxilina-floxina, permite

reconocerlas entre las células vecinas no germinales. Tales características han permitido estudiar la migración y colonización de CGP como también, la diferenciación y morfogénesis de la gónada femenina (Lemus & Wacyk 1969). Los resultados obtenidos han permitido precisar el momento en que ocurre la segregación del germinoplasma en *L. gravenhorsti*. En embriones en estadio 18 (8 pares de somitos) las CGP se encuentran en el lumen de los vasos onfalomesentéricos. Estas observaciones permiten afirmar que en las primeras etapas del desarrollo embrionario, la migración de las CGP se realiza por la vía sanguínea, desde los capilares del esplacnopleura del saco vitelino y del alantoides. Sólo en etapas más avanzadas del cuerpo del embrión entre los estadios 23-28 (embriones 23 a 58 pares de somitos), aparecen deslizándose a lo largo del epitelio celómico en dirección al esbozo gonadal al cual llegan en el estadio 30 (embriones de 70 pares de somitos). Al parecer, esto ocurriría mediante movimientos ameboideos como ocurre en aves, anfibios y otros reptiles (Hubert 1976b, 1985, Cuminge & Dubois 1974, Gipouloux 1964a, 1964b). Con respecto a la evolución de las gónadas, el primer elemento somático que se reconoce es tejido de asociación femenino (cortical, estadio 25), mientras que la región medular masculino, lo hace en el estadio 30 (Lemus & Wacyk 1969).

Otros ensayos han permitido analizar las características histológicas e histoquímicas del sistema cardiaco específico (conductor) en estos reptiles. Por ejemplo, el nódulo sino-



Liolaemus tenuis, foto Nicolás Lagos Silva.

atrial presenta relaciones semejantes a las consideradas en tortugas y cocodrilos (Grassé 1970). Además, el nodo está compuesto por fibras musculares marcadamente pequeñas y con escasas fibrillas en comparación con la fibra muscular cardíaca contráctil. Abundantes nervios y células ganglionares del sistema autónomo se distribuyen en la cercanía del seno venoso derecho. Por otro lado, el nodo no presenta una relación íntima con la arteria nodal como se describe en mamífero (Paz de la Vega et al. 1980).

Ensayos farmacológico

Conocidas y descritas las tablas normales de desarrollo de estas especies (Apéndices 13.1 y 13.2) y estudiadas aquellas características que parecían ser más importantes, se han desarrollado otros trabajos experimentales. En general, se puede afirmar que estas formas presentan numerosas ventajas con respecto a la investigación experimental, por ejemplo: la resistencia a infecciones, la tolerancia a las intervenciones quirúrgicas repetidas en hembras grávidas, al cultivo de embriones y la intervención experimental sobre ellos (Lemus & Duvauchelle 1966). Se agrega a esto, que estas especies, no sólo las estudiadas aquí, presentan diferentes modalidades de reproducción (las hay ovíparas y vivíparas), lo que permite comparar respuestas y establecer diferencias fisiológicas entre ellas (Lemus & Duvauchelle 1966, Schulte et al. 2000).

Efectos sobre fibra muscular lisa

Una de las primeras inquietudes respecto al establecimiento de respuestas fisiológicas, ha sido la realización de ensayos farmacológicos en baño, de órgano aislado. Estos ensayos permiten el estudio de la motilidad espontánea y contracción máxima de la fibra muscular lisa del útero de *L. gravenhorsti* y del oviducto de *L. tenuis* en respuesta a diversos fármacos, en el curso de la gestación. De hecho, efectos interesantes se han obtenido frente a acetilcolina, histamina y 5-hidroxitriptamina (5HT), como se describe a continuación.

La acetilcolina, en concentraciones crecientes desde 0,01 hasta 1,28 µg/ml, ha mostrado un efecto constrictor que aumenta linealmente con las concentraciones locales, en ambas especies y en todos los períodos estudiados, pero es mayor en la especie vivípara (Paz de la Vega et al. 1971). La relación concentración local/efecto de acetilcolina en presencia de neoestigmina mostró una desviación a la izquierda en comparación con el control, pero la respuesta máxima no fue mayor (Paz de la Vega et al. 1971). Con respecto al efecto de acetilcolina en presencia de atropina, 1µg/ml antagonizó el efecto de ésta en ambas especies. El desplazamiento de la curva de acetolina en

presencia de atropina no corresponde al antagonismo clásicamente conocido entre acetilcolina y atropina, sino que el efecto disminuye y la curva de la relación concentración local/efecto toma la forma de una parábola asintótica a un efecto máximo disminuido. Esta aberración puede deberse a la estimulación de neuronas adrenérgicas debido a la acción nicotínica de la acetilcolina. El problema queda abierto y podría resolverse utilizando preparaciones en que las células ganglionares estén paralizadas por un bloqueador específico (Paz de la Vega et al. 1971). El efecto de la histamina desde 1,0 hasta 1,28 $\mu\text{g/ml}$ mostró una respuesta contráctil en ambas especies y claramente menor en presencia de maleato de cloroprofenpiridamina. Con respecto a 5HT, en general se obtuvo un efecto bifásico en ambas especies (relajación o contracción) en diferentes períodos de la gestación. Estos resultados permiten establecer algunas diferencias en la respuesta a estos fármacos entre



Liolaemus nitidus, foto Mariana Acuña Retamar.

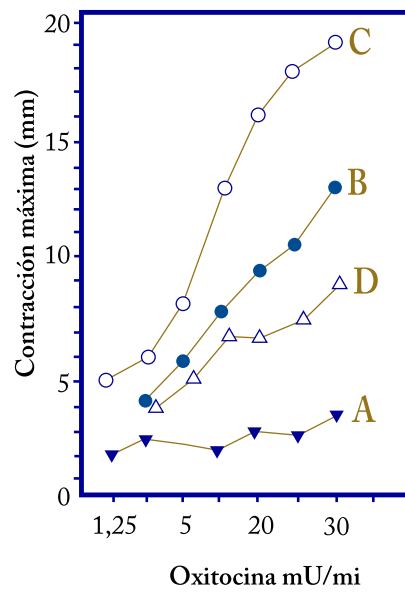
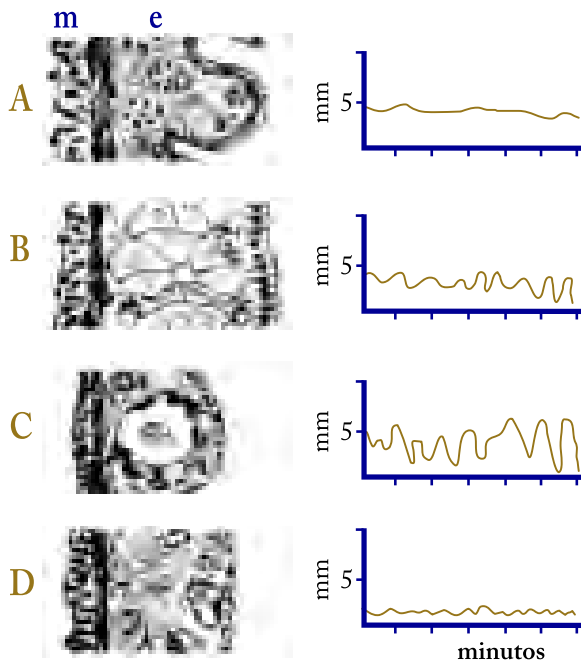
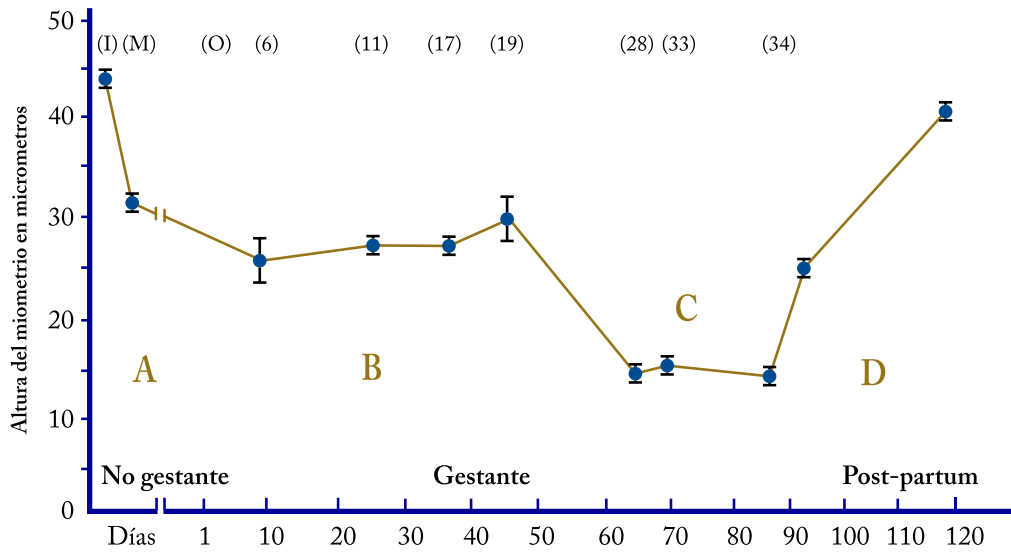
estas dos especies que presentan una fisiología reproductiva diferente, lo que permite establecer también interrogantes interesantes desde un punto de vista de la farmacología comparada (Paz de la Vega et al. 1971).

Efectos sobre fibra muscular uterina

Siempre en relación a la motilidad espontánea y contracción máxima, se ha investigado el efecto de la oxitocina sobre el útero y el oviducto en el curso del desarrollo. Asimismo, se ha investigado las eventuales modificaciones histológicas del estrato muscular de estos órganos, con el objeto de relacionar estos fenómenos con la motilidad espontánea y susceptibilidad de la fibra muscular lisa a la oxitocina (Lemus et al. 1970, 1973). En la Figura 13.5 se muestran las variaciones de grosor de la capa muscular uterina durante el ciclo reproductivo en *L. gravenhorsti*, y su relación con la motilidad espontánea y la respuesta a una igual concentración de oxitocina. En individuos no gestantes, el miometrio presenta una altura de $43 \pm 1,2 \mu\text{m}$, la cual disminuyó progresivamente en los períodos de maduración y ovulación, hasta cifras cercanas a $30 \mu\text{m}$ (un tercio del grosor total del útero). En este período la motilidad espontánea fue cercana a 3 mm. Esta motilidad fue expresada en modificación del registro quimográfico en mm^2/min , de tiras de tejido de 30 mm, usando palanca isotónica de brazos iguales con una tensión de 200 mg y fue de $4,4 \pm 0,5 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima a una concentración de 80 mU/ml de oxitocina.

En etapas tempranas (embriones en estadio 6 al 19, entre estado de segmentación y 10 pares de somitos), el grosor del miometrio no supera los $35 \mu\text{m}$ (un sexto del total). En esta etapa, la motilidad espontánea fue de $6,5 \pm 0,6 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima en respuesta a la oxitocina fue cercana a 15 mm. En estadios 28 al 34 de gestación avanzada (embriones entre de 58 y período fetal), el miometrio no supera los $15 \mu\text{m}$ (un quinto del grosor total) y la motilidad espontánea es de $16,5 \pm 2,6 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima a la oxitocina cercana a 20 mm. En el período de post-partum, el miometrio aumenta su grosor, alcanzando a los 30 días después de la expulsión de los fetos, una altura semejante al período no gestante, con una motilidad espontánea de $7,4 \pm 1,1 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima con un valor intermedio entre los períodos no gestante y gestación temprana (Lemus et al. 1970, 1973).

En *L. tenuis*, los resultados muestran que en el curso de la gestación, la musculatura del oviducto experimenta cambios de grosor poco significativos, cercano a los $20 \mu\text{m}$. En hembras no gestantes, la motilidad espontánea fue de $3,5 \pm 0,7 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima a la oxitocina no supera los 3 mm. No obstante, durante el período de incubación la motilidad espontánea aumenta a $9 \pm 1,3 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima llega a 10 mm. Treinta días después de producida la ovipostura el grosor de la musculatura alcanza $30 \mu\text{m}$ (un tercio del grosor del oviducto), mientras que la motilidad espontánea fue de $4,9 \pm 0,6 \text{ mm}^2/\text{min}$ y la contracción máxima cercana de 5 mm. Los resultados de estas investigaciones muestran entre otros, que en ambas especies la motilidad espontánea y la



sensibilidad a la oxitocina son mayores en el período gestante. En *L. gravenhorsti* (vivípara) existe una correlación entre aquellos fenómenos y el menor grosor del miometrio. Esto demuestra que estos cambios funcionales no son consecuencia de un mayor número o tamaño (hiperplasia o hipertrofia respectivamente) de fibras musculares reaccionantes, y por consiguiente, deben corresponder a modificaciones intrínsecas de ellas. En *L. tenuis* (ovípara), en cambio, son muy escasas las modificaciones del grosor de los estratos musculares durante todo el período oviductal. Sin embargo, tanto la motilidad espontánea como la respuesta a la oxitocina y contracción máxima son mayores en este período, alcanzando el valor máximo el que precede a la expulsión del huevo.

Efectos sobre esófago e intestino

La motilidad espontánea del esófago y tercio medio del intestino de *L. gravenhorsti* y *L. tenuis* se ha investigado estableciéndose que la musculatura del esófago de estos reptiles es lisa en toda su extensión (Wacyk et al. 1980). Los experimentos farmacológicos muestran que el intestino delgado se relaja frente a acetilcolina, carbacol y nicotina, a diferencia de lo que ocurre en mamíferos (Wacyk et al. 1984). El o los mecanismo(s) que intervienen en esta relajación no fueron aclarados, a pesar de experimentos que descartan la mediación de receptores adrenérgicos y óxido nítrico (Wacyk et al. 1989, 1999).

Efecto de la temperatura

Los reptiles son muy sensibles a las fluctuaciones de temperatura y luminosidad ambiental (Shine & Berry 1978, Shine & Bull 1979). El descenso de la temperatura dentro de ciertos límites, produce en ellos un estado de letargo (Labra & Vidal 2003), cesando algunas actividades importantes como la alimentación, defensa y reproducción. Debido a esto, se han evaluado las eventuales diferencias de la motilidad espontánea del aparato digestivo entre

Figura 13.5. (página 372). Fluctuaciones de grosor del miometrio de *Liolaemus gravenhorsti*. La actividad espontánea de la fibra muscular y la amplitud de la contracción del útero en presencia de concentraciones variables de oxitocina en los períodos A, B, C y D máxima. En paréntesis se indican los estados del ciclo reproductivo: (I) invierno, (M) maduración ovárica, (O) ovulación en hembras en estadios diversos de gestación (6-34). Los números en paréntesis que siguen, corresponde al tamaño muestral utilizado en los diversos estadios. *Esquemas de corte del útero:* Izquierda: corte transversal del útero. a- Miométrio (m), constituido por fibras longitudinales y transversales. b- Endometrio (e), con sus glándulas, vasos, tejido intersticial y epitelio. *Centro,* actividad espontánea de la fibra muscular. Derecha, relación entre la concentración local de oxitocina y la amplitud de la contracción del útero aislado. A- Hibernación. B- Gestación inicial. C- Gestación avanzada. D- Postpartum. Los datos de la gráfica superior representan la medida aritmética de 30 casos \pm su error típico.

animales hibernantes y no hibernantes, los cuales se han comparado en término de estados fisiológicos colinérgicos y adrenérgicos. Los resultados han demostrado que las variaciones de la temperatura influyen significativamente en la potencia contráctil de la fibra muscular, lo que plantea una posible diferencia en la afinidad y/o características de los receptores de la acetilcolina. Así también, existirían diferencias en la actividad colinesterásica entre los diferentes órganos. Por otro lado, se ha estudiado la presencia de receptores adrenérgicos en el esófago e intestino delgado mediante el empleo de adrenalina, noradrenalina e isoprenalina, solos y en presencia de bloqueadores de la sinapsis adrenérgica de tipo α (dibencilina) y β (dicloroisoproterenol). Estos estudios han demostrado un predominio del efecto relajador de la tres aminas en ambos órganos e independiente del estado fisiológico de los animales (Lemus et al. 1975, 1978).

Otro método que ha permitido estudiar *in vivo* la motilidad del tubo digestivo en estas dos especies, consiste en determinar la velocidad de desplazamiento del sulfato de Bario. Los resultados han demostrado que el avance del bario depende de la temperatura ambiental y se hace muy lento o se detiene cuando aquella se acerca al 0°C (Wacyk et al. 1990).

Por otra parte, es sabido que la mayor parte de los organismos multicelulares se caracterizan por un patrón de color distintivo y particular. Mediante técnicas de microscopía electrónica se ha demostrado que en la dermis de *L. tenuis* sometida a 35°C por 12 minutos, se produce una fuerte concentración de melanosomas en torno al núcleo de los melanóforos. Por el contrario, a 0° los melanóforos presentan expansiones citoplasmáticas que contienen numerosas melanosomas asociados a microtúbulos. Posiblemente existe relación entre los microtúbulos y el movimiento centrípeto de melanosomas en torno al núcleo, así, los animales sometidos a bajas temperaturas, pasado cierto tiempo, se oscurecen. Similares resultados fueron encontrados por Skoknic (1957) para *L. tenuis*. Por el contrario, con luminosidad y temperatura ambiental alta, estos reptiles, especialmente los machos, despliegan variados colores y que en este caso, los melanosomas se dispersan en asociación con microfilamentos (Skoknic 1957, Lemus et al. 1979).

En la capa profunda en la dermis de *L. tenuis* se destaca un andamiaje flexible que alberga dos tipos celulares de particular significancia: cromatóforos y escleroblastos. Los primeros, permiten oscurecer o aclarar el color de la piel, en respuesta a estímulos específicos (e.g., adaptación al medio, termorregulación). Los escleroblastos por el contrario, corresponden a fibroblastos, células que elaboran y secretan fibras colágenas, que según algunos autores, constituirían el esqueleto dérmico (Wacyk et al. 1978, Fuenzalida et al. 1992).

Embriología experimental en gérmenes dentarios

Se ha planteado que el germen dentario de embriones de vertebrados es un excelente modelo para investigar algunos mecanismos íntimos que se establecen durante la diferenciación celular, el cual es considerado como un campo morfogenético semejante al esbozo de los miembros, el corazón o el ojo. Por ejemplo, esbozos dentarios explantados de embriones de mamífero (e.g., ratón, rata) e incubados en un medio de cultivo apropiado, logran autodiferenciarse y autorregularse. Esto demuestra que la compleja secuencia de señales e interacciones bioquímicas de moléculas (e.g., fibronectina, colágenos, tenascin, syndecan, factores de crecimiento peptídicos y sus receptores, genes homeobox y productos de oncogenes, ácido retinoico, moléculas de carbohidratos), se mantienen *in vitro* (Ruch 1995, Thesleff et al. 1995).

Hasta la década del setenta, no se había generado investigación experimental en dientes de reptiles, a pesar que la mayoría de éstos son polifiodontes. Es decir, el recambio dentario es continuo donde generaciones sucesivas de gérmenes dentarios se repiten progresivamente y hay complejas señales moleculares envueltas durante la odontogénesis. La gran mayoría de los mamíferos por su parte, son difiodontes lo que significa que desarrollan sólo dos denticiones.

Mediante el uso de un marcador histoquímico (tartrato ácido resistente fosfato TRAP) se ha estudiado la citodiferenciación de odontoclastos en áreas de reabsorción dentaria en *L. gravenhorsti*, lo que ha permitido identificar células mononucleares precursoras de odontoclastos, como también su diferenciación a células maduras multinucleadas (Fuenzalida et al. 1999). Asimismo, resultados similares se han reportado en citodiferenciación de odontoclastos durante el recambio de dientes en la especie humana (Sahara et al. 1996). Por otro lado, mediante lectinas conjugadas con peroxidasa se han establecido en *L. gravenhorsti* sus perfiles glicosídicos y la eventual importancia de algunos residuos de azúcar durante la odontogénesis (Lemus et al. 1994, Fuenzalida et al. 2000).

Otros ensayos experimentales en los que se han cultivado *in vitro* tejidos dentarios explantados de lagartijas adultas (*L. tenuis* y *L. gravenhorsti*) continúan su desarrollo hasta etapas avanzadas con síntesis de dentina y esmalte (Lemus et al. 1980). Los gérmenes dentarios de estos reptiles polifiodontes mantienen su potencialidad (morfogénesis dentaria) durante toda la vida. Esta propiedad es intrínseca, reside en los tejidos aislados y son relativamente independientes de factores externos. Tales características indican que estos tejidos representan un modelo biológico excelente para investigaciones futuras en la odontogénesis de vertebrados (Lemus et al. 1980).

Ensayos experimentales han demostrado que los odontoblastos (células secretoras de dentina), toman su origen en la cresta neural (Smith & Hall 1990, Ruch 1995). Por otro lado, en el embrión de pollo en estadio 27 (Hamburger & Hamilton 1951), se diferencia en la

cavidad bucal un rudimento ectodérmico semejante a la lámina dentaria (etapa incipiente de formación dentaria), que se desarrolla en los embriones de mamíferos (Chen et al. 2000) y en los embriones y formas adultas de *L. gravenhorsti* y *L. tenuis* (Lemus et al. 1980). En embrión de pollo, las interacciones moleculares de esta “lámina dentaria” con el mesénquima adyacente no se realizan. Resultado de esto es que las aves modernas han desarrollado una formación córnea en reemplazo de los típicos dientes reptilianos de sus ancestros *Archeopteryx* y *Archeornithes* de los períodos Jurásico y Cretáceo hace 70 millones de años.

En este contexto, se ha investigado el potencial odontogénico de la cresta neural de embriones de pollo. Para esto, se cultivaron esbozos dentarios *in vitro* de lagartijas adultas con crestas neurales de embriones de la codorníz, *Coturnix c. japonica* (Lemus et al. 1983). Las células de *C. c. japonica* se comportan como un marcador biológico (Le Douarin 1973). Los resultados de estas experiencias sugieren que durante el cultivo *in vitro* de estos asociados, los esbozos dentarios de lagartija produjeron moléculas con capacidades morfogenéticas no especie-específicas (Figuras 13.6 y 13.7). Tales moléculas proporcionarían información que regularía el desarrollo de las células de la cresta neural de la codorníz a expresar algunas características odontogénicas que podrían estar reprimidas durante el desarrollo normal (Lemus et al. 1983).

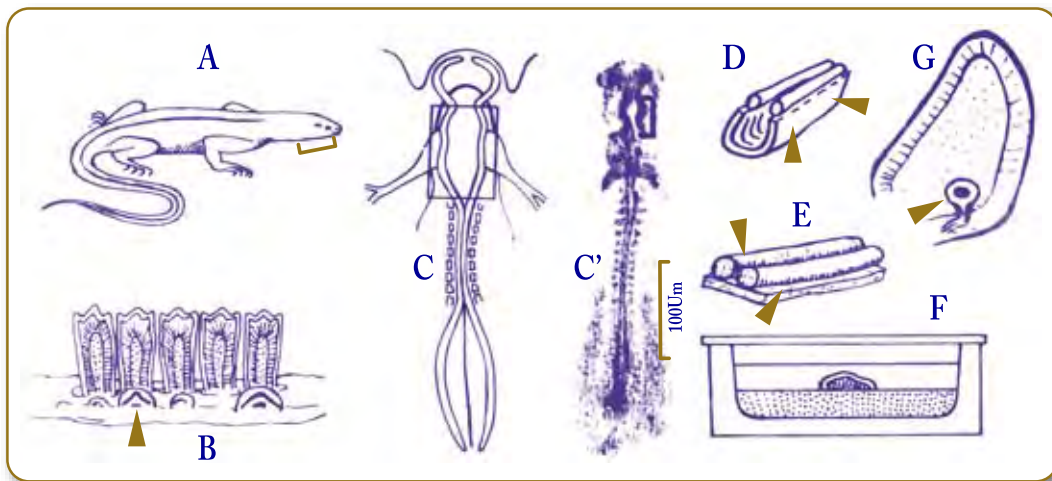


Figura 13.6. *Liolaemus gravenhorsti*. A- Lagartija adulta. El área señalada por el corchete muestra la zona de tejido dentario explantado mediante método quirúrgico. B- Tejidos dentarios aislados. La punta de flecha señala un germen dentario (condición polifodoncia). C y C'- Vista dorsal de un embrión de codorníz (marcador biológico) con 33 horas de incubación, estadio 9. El área limitada por el rectángulo, muestra el nivel de remoción quirúrgica del tubo neural + cresta neural (región rombo-mesencefálica) de *Coturnix coturnix japonica*. D- Las flechas señalan la microdissección realizada para aislar la cresta neural del tubo neural. E- Combinación heteroespecífica entre esbozos dentarios de *L. gravenhorsti* adulta (preameloblastos y preodontoblastos) punta de flecha y cresta neural de embrión de codorníz (punta de flecha superior) cultivado en un medio semisólido. F- Los explantes fueron cultivados por 84 horas en un medio renovado cada 24 horas. G- Esquema de un rudimento dentario cultivado por 84 horas. Tomado de Lemus (1995).

Por otro lado, sólo las papilas dentarias de embriones de mamífero presentan la capacidad de inducir la formación de un diente sobre un epitelio no dentario (ectópico), fenómeno demostrado experimentalmente en el ratón y la rata (Kollar & Baird 1969, 1991, Kollar & Baird 1970, Ruch et al. 1976, Thesleff 1977, Ruch 1990). En otros experimentos se ha investigado la presencia de este potencial en la papila dentaria de lagartijas adultas (Lemus et al. 1986). En ellos se han cultivaron *in vitro* papilas de esbozos dentarios de *L. gravenhorsti* asociadas con tiras ectodérmicas de la región del flanco de embriones de codorníz. A los ocho días de incubación, se diferencian órganos del esmalte (dientes incipientes) relativamente bien desarrollados (Lemus et al. 1986). La inducción de un órgano del esmalte por papilas dentarias de reptiles adultos polifiodontes, estarían demostrando nuevamente la utilidad del modelo reptiliano en el estudio de la odontogénesis en vertebrados (Lemus 1995), especialmente con respecto a la capacidad del epitelio ectodérmico de ave a expresar el fenotipo de un órgano del esmalte.

Experiencias electroforéticas en las que se ha comparado la distribución de péptidos solubles, con respecto a punto isoelectrico y peso molecular de papilas dentarias de reptiles adultos (polifiodonte) y de mamífero (difiodonte), muestran resultados muy interesantes (Lemus et al. 1987). En los patrones proteicos obtenidos bajo las técnicas SDS-PAGE y 2-D PAGE de pulpas dentarias de reptiles adultos y de embriones de perro se destacaron polipéptidos con un peso molecular y punto isoelectrico común (49 mil D y pH entre 6 y 7,5 respectivamente), no así en el patrón proteico de pulpas dentarias de perro adulto (Figura 13.8). Estos resultados han permitido plantear que tales péptidos pudieran tener una significancia común en odontogénesis, ya que la existencia de proteínas de idéntico peso molecular e igual punto isoelectrico provenientes de especies tan divergentes (reptil y mamífero), representan un hallazgo relativamente raro (Lemus et al. 1987). Algunos autores han sugerido que los

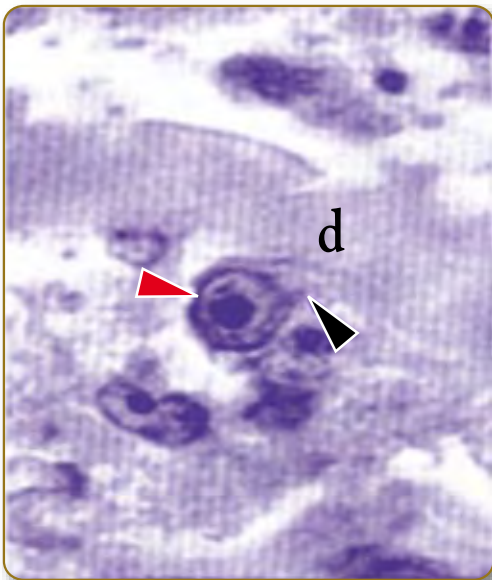


Figura 13.7. Corte histológico del elemento celular indicado en la Figura 13.6G. La punta de flecha roja muestra una célula odontoblástica en contacto con dentina (d). Se destaca la presencia de un nucleolo fuertemente teñido con la técnica de Feulgen y Rossenbeck lo que indicaría que se diferenció de la cresta neural del embrión de codorníz. La flecha negra apunta a una extensión citoplasmática 800 X. Tomado de Lemus 1995.

genes involucrados en la formación de los dientes, han permanecido silentes en las aves por 200 millones de años y que pueden ser activados por señales apropiadas (Trowsdale 1993). Más recientemente, algunos autores han utilizado en el embrión de pollo, vías moleculares conocidas que regulan la odontogénesis en el embrión de ratón tratando de explicar la pérdida de dientes en las aves modernas (Chen et al. 2000, Mitsiadis et al. 2003, Harris et al. 2006).

Finalmente, en las últimas décadas ha aumentado el interés en el estudio del desarrollo de los vertebrados, no solamente el conocimiento de los mecanismos moleculares que lo regulan, sino que también problemas clásicos como la neotenia, organogénesis y regeneración que se establece durante la ontogenia. Debemos agregar el estudio del cambio de la estructura y su relación con la función, como también aproximaciones comparadas y evolutivas.

Agradecimientos

El autor agradece los comentarios realizados por Nora Ibargüengoytía en la versión inicial de este capítulo.

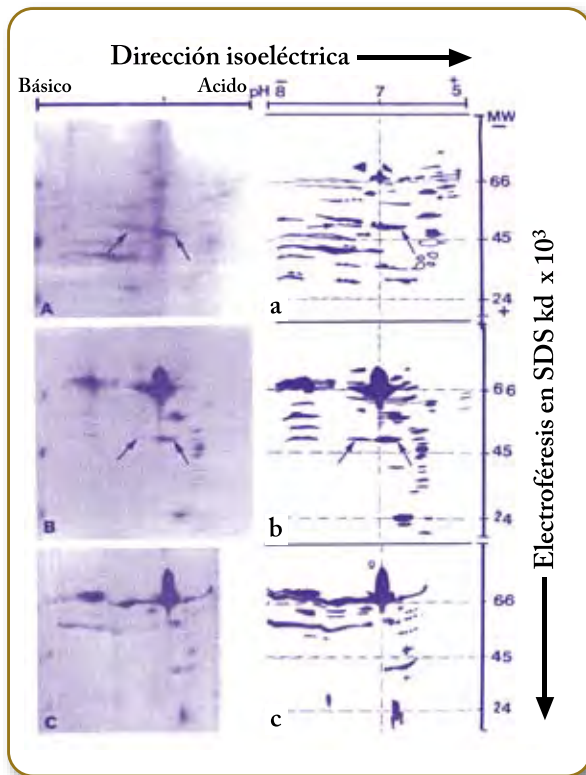


Figura 13.8. Distribución de proteínas solubles provenientes de papilas dentarias de una especie polifodonte (*Liolaemus tenuis*) y de una difiodonte (*Canis familiaris*) mediante 2-D PAGE. Cada mancha corresponde a diferentes cadenas polipeptídicas. Las proteínas fueron separadas primero por isoelectrofofo de izquierda a derecha y luego, fueron fraccionadas de acuerdo a sus pesos moleculares por electroforesis de arriba a abajo en presencia de SDS. Se destaca que las proteínas están en cantidades diferentes. (A, B, C) Fotografías de las manchas. (a, b, c) Diagramas de las mismas manchas (patrones). A, a- Especie polifodonte. B, b- Especie difiodonte, embriones de perro. C, c- Papilas de perro adulto. Las flechas apuntan a manchas sólo en los patrones obtenidos de papilas dentarias de lagartijas y de embriones de perro. Estos péptidos presentan un peso molecular aproximado a 49000 dalton y un similar punto isoelectrico en un rango de pH 6- 7,5. Tomado de Lemus et al. 1987.

Literatura citada

- Ballowitz E (1901) Die gastrulation bei der ringelnatter (*Tropidonotus natrix Boie*) bis zum aufreten der falterform der embryonalanlage. Zeitschrift Für Wissenschaftliche Zoologie 70: 675-732.
- Ballowitz E (1905) Die gastrulation bei der Blindschleiche (*Anguis fragilis L.*). Zeitschrift Für Wissenschaftliche Zoologie 83: 1-26.
- Bellairs AD & C Gans (1983) The interpretation of the amphisbaenian orbitoesphenoid. Nature 302: 243-244.
- Bellairs R (1971) Developmental processes in higher vertebrates. Logos Press, London. xiv + 366 pp.
- Billet, F, C Gans & PFA Maderson (1985) Why study reptilian development? En: Gans C, F Billet & PFA Maderson, Biology of the reptilia, Vol 14A: 1-40. John. Wiley & Sons, New York.
- Blanc F (1974) The embryonic development of *Chamaeleo lateralis* Gray, 1831. Annals Embriology & Morphology 7: 99-115.
- Chen YP, YD Zhang, TX Jiang, AJ Barlow, TR St Amand, YP Hu, S Heaney, P Francis-West, CM Chuong & R Maas (2000) Conservation of early odontogenic signaling pathways in Aves. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) 97: 10044-10049.
- Cuminge D & R Dubois (1974) Chemiotactisme et organization biologique: étude de l'installation de la lignée germinale dans les ébauches gonadiques chez l'embryon de poulet. Annales de Biologie 13: 241-257.
- Dhouailly D & R Saxod (1974) Les stades du développement de *Lacerta muralis*. Entre la ponte et l'éclosion. Bulletin de la Societe Zoologique (France) 99: 489-494.
- Donoso-Barros R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago, Chile. 606 pp.
- Donoso-Barros R (1970) Catálogo herpetológico chileno. Boletín del Museo Nacional Historia Natural (Chile) 31: 49-124.
- Dufaure JP & J Hubert (1961) Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jaquin. Archives of Anatomic & Microscopy Morphology 50: 309-328.
- Fuenzalida M, J Illanes, Y Paz de la Vega, E Bergqvist, M García, J Wacyk & D Lemus (1981) Comparative analysis of egg weight variation during incubation in ovoviviparous and oviparous species (lizard and quail). International Communications System Medical Science 9: 676.
- Fuenzalida M, J Wacyk & D Lemus (1992) Relación entre desplazamiento de melanosomas y cambios de color en lagartijas machos, *Liolaemus tenuis tenuis* (un estudio ultraestructural). Revista Chilena de Anatomía 10: 127-132.
- Fuenzalida M, J Illanes, R Lemus, A Guerrero, A Oyarzún, O Acuña & D Lemus (1999) Microscopic and histochemical study of odontoclasts in physiology resorption of teeth of the polyphyodont lizard, *Liolaemus gravenhorsti*. Journal of Morphology 242: 295-309.
- Fuenzalida M, S Lemus, J Illanes, E Montiel, O Acuña & D Lemus (2000) Histochemical detection of sugar residues in lizard teeth (*Liolaemus gravenhorsti*): A lectin-binding study. Biological Research 33: 215-226.
- Gans C & F Billett (1985) Biology of the reptilia. Vol. 15B. Wiley & Sons, New York. x + 731pp.

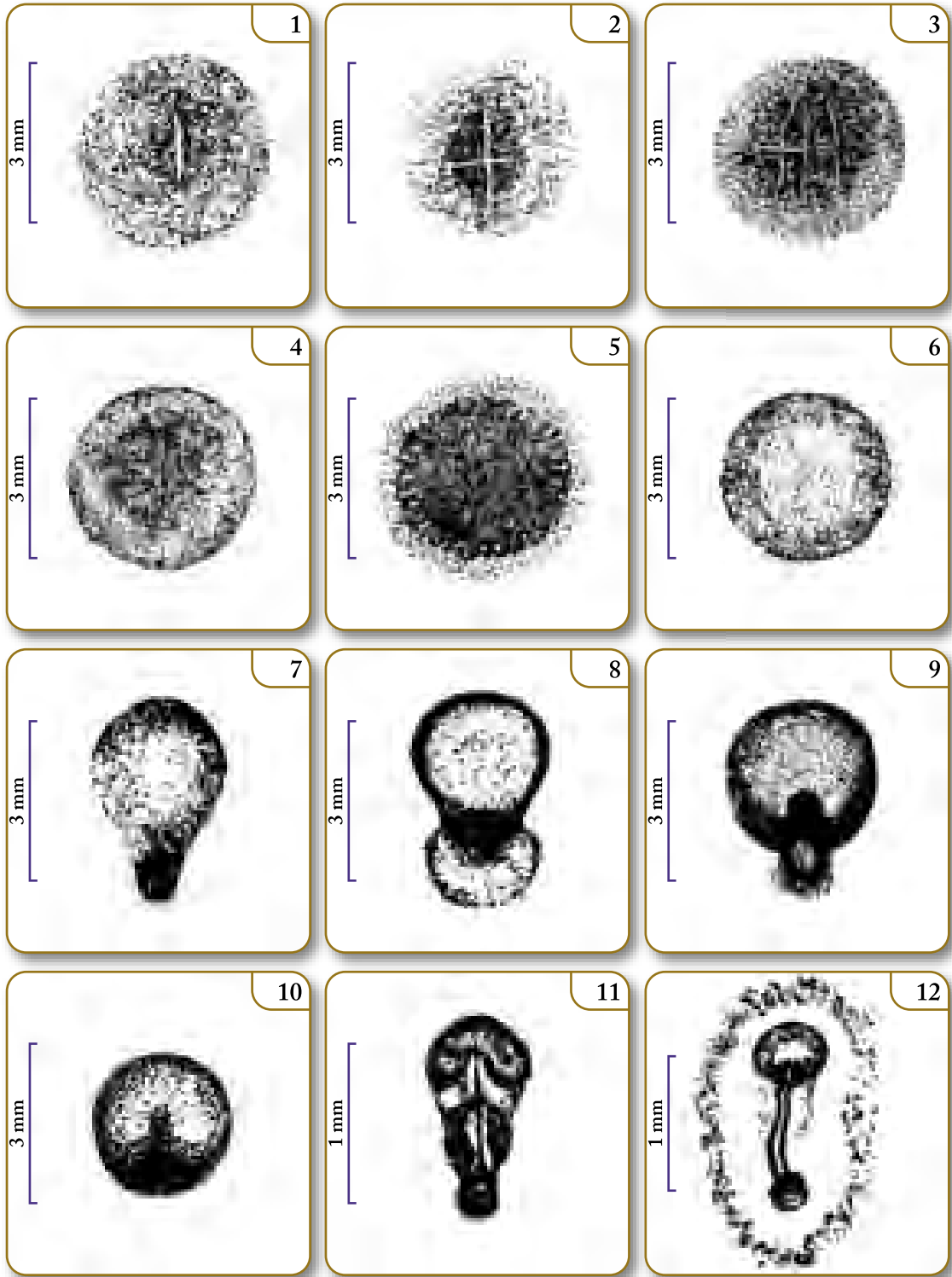
- Gans C, F Billett & PFA Maderson (1985) *Biology of the Reptilia*. Vol. 14A. Wiley & Sons, New York. xii + 763pp.
- Gipouloux JD (1964a) Les somites attirent les gonocytes primordiaux situés dans l'endoderme. Démonstration expérimentale chez la grenouille verte (*Rana esculenta*). Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences (Paris) 258: 1066-1068.
- Gipouloux JD (1964b) Une substance diffusible émanée des organes mésodermiques dorsaux attire les cellules germinales situées dans l'endoderme; démonstration expérimentale chez le crapaud commun (*Bufo bufo*). Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences (Paris) 259: 3844-3847.
- Grassé PP (1970) *Traité de Zoologie. Reptiles*. Tome XIV, fascicule 3. Masson, Paris. 840 pp.
- Guiacomini E (1893) Nuovo contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei rettili. Recezione del sacco vitellino e dell'allantoide nella cavità addominale. *Monitore Zoologico Italiano Monografia* 4.
- Hubert J (1976) Ultrastructure des ébauches gonadiques du lézard vivipare (*Lacerta vivipara Jacquin*) pendant la période de colonisation par les gonocytes. *Archives of Anatomy & Microscopy* 65: 241-254.
- Hubert J (1985) Origin and development of oocytes. En: Gans C, F Billett & PFA Maderson, *Biology of the reptilia*, Vol. 14A: 42-74. John Wiley & Sons, New York.
- Hubert J & JP Dufaure (1968) Table de développement de la vipère aspic: *Vipera aspis L.* *Bulletin de la Société de Zoologie France* 93: 135-148.
- Kollar E & G Baird (1969) The influence of the dental papilla in the development of tooth shape embryonic mouse tooth germs. *Journal Embryology & Experimental Morphology* 21: 131-148.
- Kollar E & G Baird (1970) Tissue interactions in developing mouse tooth germs. II. The inductive role of the dental papilla. *Journal Embryology & Experimental Morphology* 24: 173-148.
- Korneva LG (1969) Embryonic development of the water snake - *Natrix tessellata*. *Zoologicheskyy Zhurnal (Russia)* 98: 110-120.
- Krull J (1906) Die entwicklung der ringelnater (*Tropidonotus natrix Boie*) vom ersten aufstehen des proamnion bis zum schlusse des amnion. *Zeitschrift Für Wissenschaftliche Zoologie Leipzig* 85: 107-155.
- Labra A & MA Vidal (2003) Termoregulación en reptiles: un pasado veloz y un futuro lento. En: Bozinovic F (ed), *Fisiología ecológica y evolutiva*: 207-224. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Le Douarin N (1973) A biological cell labeling technique and its use in experimental biology. *Developmental Biology* 30: 217-222.
- Lemus D (1967) Tabla de desarrollo de la lagartija vivípara *Liolaemus gravenhorsti* (Reptilia, Squamata, Iguanidae). *Biológica (Chile)* 40: 39-61.
- Lemus D (1995) Odontogenesis. *International Journal of Developmental Biology* 39: 291-297.
- Lemus D & R Duvauchelle (1966) Desarrollo intrauterino de *Liolaemus tenuis tenuis*. *Biológica (Chile)* 39: 80-98.
- Lemus D & O Badinez (1967) Placentación en la lagartija vivípara *Liolaemus gravenhorsti*. *Biológica (Chile)* 41: 55-67.
- Lemus D & J Wacyk (1969) Migración, colonización, diferenciación y morfogénesis de la gónada femenina de *Liolaemus gravenhorsti*. *Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile)* 6: 22-31.

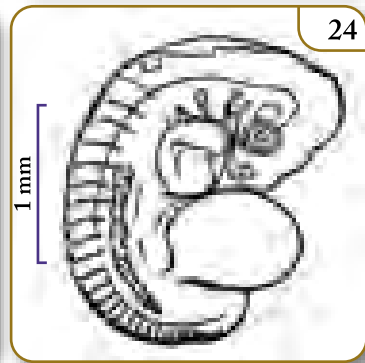
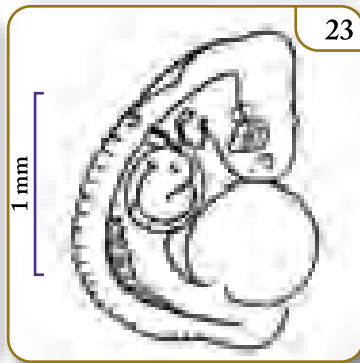
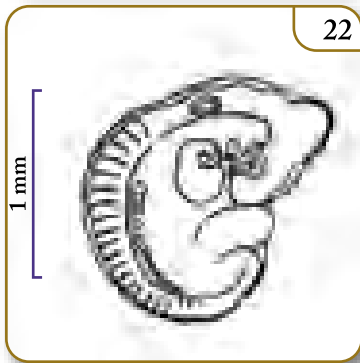
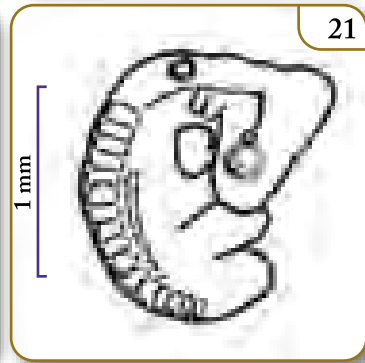
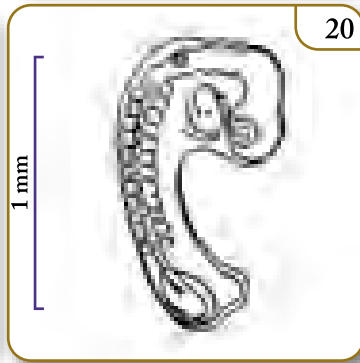
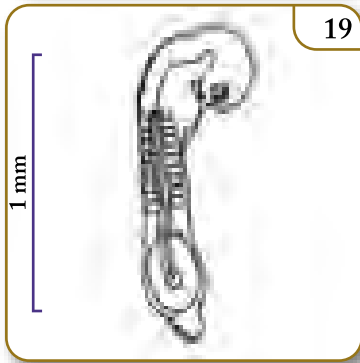
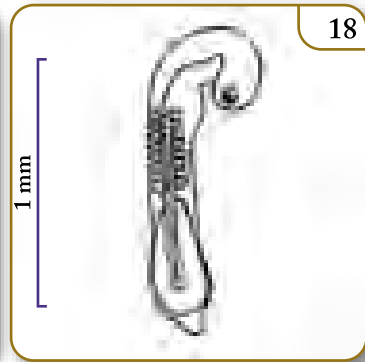
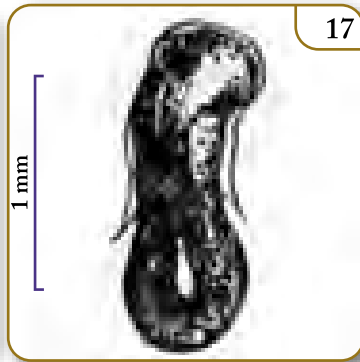
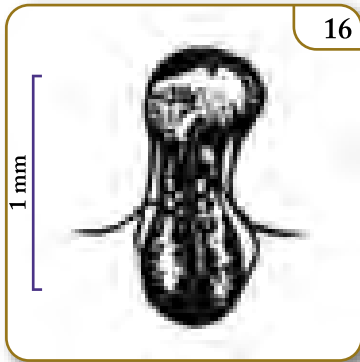
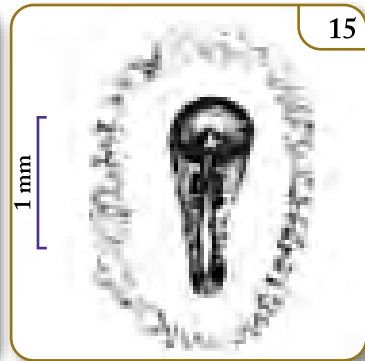
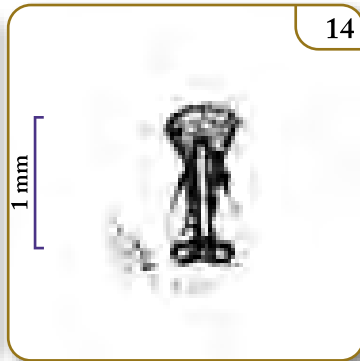
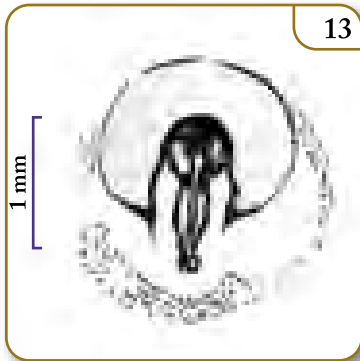
- Lemus D, L Zurich, Y Paz de la Vega & J Wacyk (1970) Actividad espontánea y efecto de oxitocina en el útero aislado de *Liolaemus gravenhorsti* y *Liolaemus tenuis tenuis*. Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile) 7: 11-13.
- Lemus D, J Wacyk, V Leyton, C Casanova & MC Palma (1973) Relación entre las variaciones del grosor de la capa muscular, la actividad espontánea y el efecto de la oxitocina en el tracto genital aislado de *Liolaemus gravenhorsti* y *Liolaemus tenuis t.* Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile) 9: 11-15.
- Lemus D, Y Paz de la Vega, L Zurich, V Leyton & J Wacyk (1975) Actividad adrenérgica en el aparato digestivo aislado de dos iguánidos: *Liolaemus tenuis* y *Liolaemus gravenhorsti*. Archivos de Farmacología & Toxicología (España) I: 239-246.
- Lemus D, C Mery, G Grunert & MA Montenegro (1977) Involution of developing tooth buds in the lizard. International Communications System Medical Science 5: 442-443.
- Lemus D, Y Paz de la Vega, J Wacyk & A Tchernitchin (1978) Influencia de la variación térmica sobre la actividad espontánea y colinérgica del tracto digestivo de *Liolaemus tenuis tenuis* Archivos de Farmacología & Toxicología (España) IV: 357-362.
- Lemus D, J Illanes, M Fuenzalida, M García, Y Paz de la Vega & E Berqvist (1979) Relationship between microtubules, filopodia and morphogenic movements in primitive streak stage. International Communications System Medical Science 7: 495-496.
- Lemus D, Y Paz de la Vega, M Fuenzalida & J Illanes (1980) In vitro differentiation of tooth buds from embryos and adult lizards *Liolaemus gravenhorsti*: An ultrastructural comparison. Journal of Morphology 165: 225-236.
- Lemus D, J Illanes, M Fuenzalida, Y Paz de la Vega & M García (1981) Comparative analysis of the development of the lizard *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of normal postlaying stages in embryonic development. Journal Morphology 169: 337-349.
- Lemus D, M Fuenzalida, J Illanes & Y Paz de la Vega (1983) Ultrastructural aspects of dental tissues and their behavior in xenoplastic association (lizard-quail). Journal Morphology 176: 341-350.
- Lemus D, L Coloma, M Fuenzalida, J Illanes, Y Paz de la Vega, A Ondarza & MJ Blánquez (1986) Odontogenesis and amelogenesis in interacting lizard-quail tissue combinations. Journal Morphology 189: 121-129.
- Lemus D, J Illanes, M Fuenzalida, Y Repetto, Y Paz de la Vega & MJ Blánquez (1987) Electrophoretic characterization of soluble proteins from dental tissues (polyphyodonts and diphyodonts species). Journal Experimental Zoology 242: 43-54.
- Lemus D, R Cabello, R Lemus, M Soto & M Fuenzalida (1994) Detection of sugar residues in lizard tooth germs *Liolaemus gravenhorsti* using lectin histochemistry. Journal of Morphology 222: 327-335.
- Meyer E (1910) Über die entwicklung der blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) vom auftreten des proamnions bis zumschlusse des amnion. Zeitschrift Für Wissenschaftliche Zoologie 94: 447-487.
- Milaire J (1957) Contribution à la connaissance morphologique et cytologique des bourgeons de membres chezquelques reptiles. Archives de Biologie (Liège) 68: 429-512.
- Müller L & W Hellmich (1933) Beiträge zur Ketnntnis der Herpetofauna Chiles. VIII. Bemerkungen über *Liolaemus tenuis* (Duméril et Bibron). Zoologischer Anzeiger 104: 305-310.

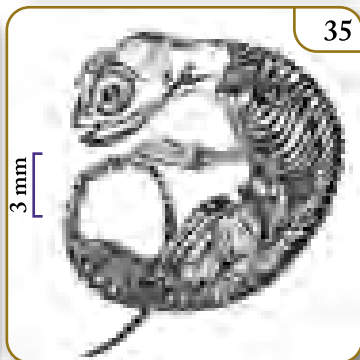
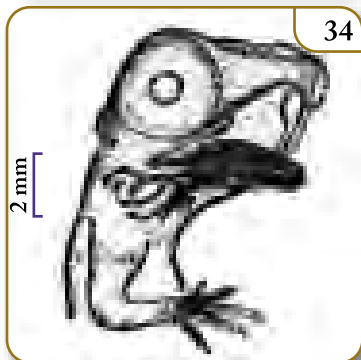
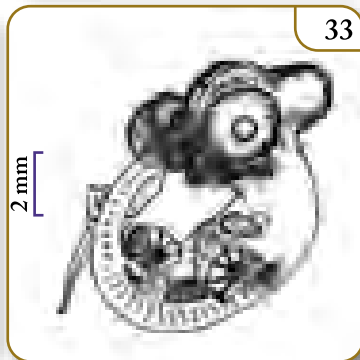
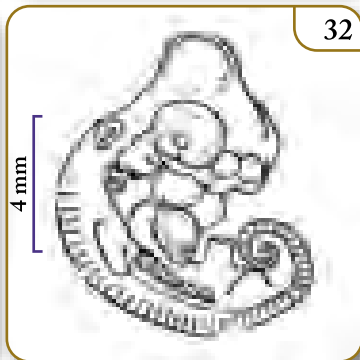
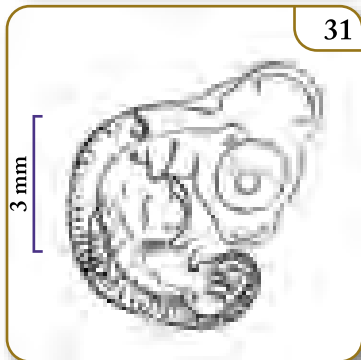
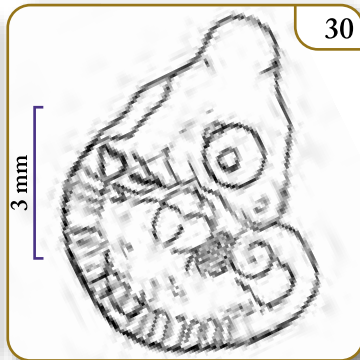
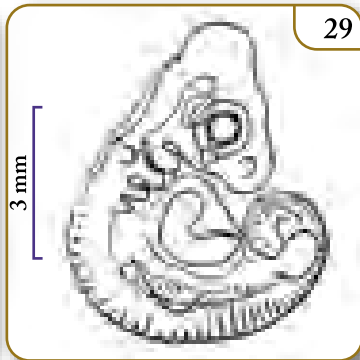
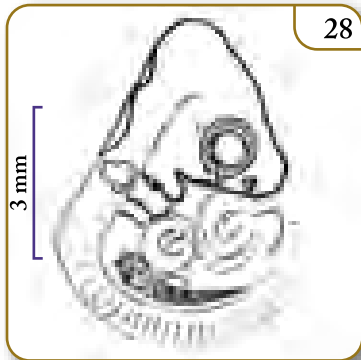
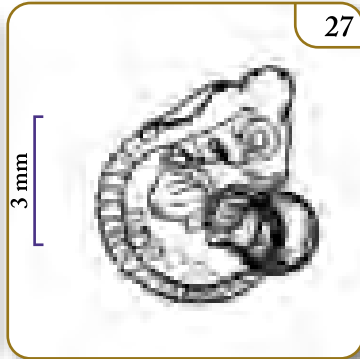
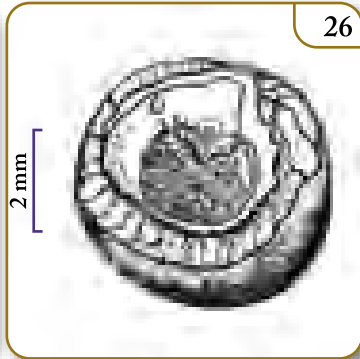
- Muthukkaruppan Vr, P Kanakambika, V Manickavel & K Veeraraghavan (1970) Analysis of the development of the lizard, *Calotes versicolor*. I. A series of normal stages in the embryonic development. Journal Morphology 130: 479-490.
- Nicolas A (1904) Recherches sur l'embryologie des reptiles. IV. La segmentation chez l'orvet. Archives Biologie Paris 20: 611-658.
- Pasteels J (1957) Une table analytique du développement des reptiles. 1 Stades de gastrulation chez les cheloniens et les lacertiliens Annales Societe Royal Zoologie (Belgique) 87: 217-241.
- Pasteels J (1970) Développement embryonnaire. En: Grassé PP (ed), Traité de zoologie, Vol. 14: 893-968. Masson & Co., Paris.
- Paz de la Vega Y, D Lemus & L Zurich (1971) Efectos de acetilcolina, histamina, y 5-hidroxitriptamina sobre la motilidad del útero aislado de *Liolaemus gravenhorsti* y *Liolaemus tenuis* t. Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile) 8:26-29.
- Paz de la Vega Y, M Fuenzalida, J Illanes & D Lemus (1980) Some histological and histochemical characteristics of the cardiac conductive system in lizards. International Communications System Medical Science 9: 75-76.
- Peter K (1938) Untersuchungen über die Entwicklung des Dotterentoderms. III. Die Entwicklung des Entoderms bei Reptilien. Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie. 44: 498-531.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus Wiegmann*, 1834 (Iguania: Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 59: 1-486.
- Rhodin AGJ & K Miyata (1983) Advances in herpetology and evolutionary biology. museum of comparative zoology Cambridge, Harvard University, Massachusettes. 725 pp
- Ruch JV (1990) Patterned distribution of differentiating dental cells: fact and hypothesis. Journal de Biologie Buccale 18: 91-98.
- Ruch JV (1995) Tooth crown morphogenesis and cytodifferentiations: candid questions and critical comments. Connective Tissue Research 32: 1-8.
- Ruch JV, V Karcher-Djuricic & J Thiebold (1976) Cell division and cytodifferentiation of odontoblasts. Differentiation 5: 165-169.
- Sahara N, A Toyoki, Y Ashisawa, T Deguchi & K Suzuki (1996) Cytodifferentiation of the odontoclast prior to the shedding of human deciduous teeth: an ultrastructural and cytochemical study. Anatomical Record 244: 33-49.
- Schulte II JA, RJ Macey, RE Espinoza & A Larson (2000) Phylogenetic relationship in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean variance and dispersal. Biological Journal of the Linnean Society 79: 65-102.
- Shine R & JF Berry (1978) Climatic correlates of living-bearing in lizards and snakes. American Naturalist 113: 905-923.
- Shine R & JJ Bull (1979) The evolution of live-bearing in squamate reptiles. Oecologia 33: 261-268.
- Smith MM & Hall (1990) Development and evolutionary origins of vertebrate skeletogenic and odontogenesis tissues. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 65: 277-373.

- Strahl H & O Krautstrunè (1902) Üeber frühe entwicklungsstadien von *Lacerta vivipara*. Aus Dem Anatomiscyien Institut Zu Giessen (Anat. Hefte.) 18: 551-559.
- Strahl H & Y Martin (1888) Die entwicklung des parietalanges bei *Anguis fragilis* und *Lacerta vivipara*. Arch. f. Anat. u Physiol. (1883) 146-163.
- Thapliyal JP, KS Singh & A Chandola (1973) Pre-laying stage in the development of Indian garden lizards, *Calotes versicolor*. Annals of Embryology & Morphology 6: 253-259.
- Thesleff I (1977) Tissue interactions in tooth development in vitro. En: Karkinen-Jääskeläinen L, L Saxén & P Weiss (eds), Cell interactions in differentiation: 191-207. Academic Press, New York.
- Thesleff I, A Vaahtokari, P Kettunen & T Aberg (1995) Epithelial-mesenchymal signalling during tooth development. International Journal of Developmental Biology 39: 35-50.
- Trowsdale J (1993) Genomic structure and function in the MHC. Trends in Genetics 9: 117-122.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino 6: 481-539.
- Vidal MA, JC Ortiz, CC Ramírez & M Lamborot (2005) Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae). Amphibia-Reptilia 26: 343-351.
- Vidal MA, JC Ortiz, M Astorga, P Victoriano & M Lamborot (2004) Revision of *Liolaemus tenuis* subspecies (Dumeril & Bibron, 1837) by analisis of population genetic structure. Amphibia-Reptilia 25: 438-445.
- Vielhaus T (1907) Die entwicklung der ringelnater (*Tropidonotus natrix Boie*) nach ausbildung der falterform bis zur erhebung des proamnions. Zeitschrift Für Wissenschaftliche Zoologie 86: 55-99.
- Wacyk J, N Soto, D Lemus & A Tchernitchin (1978) A reflectance measuring method for evaluation of melanosome migration. International Communications System Medical Science 6: 287.
- Wacyk J, S Guerrero & A Morello (1984) Inhibitory effect of acetylcholine on muscular tonos of the small intestine of a lizard. Journal Experimental Zoology 230: 297-301.
- Wacyk J, S Guerrero, A Morello & E Vasquez (1989) Some characteristics of the inhibitory mechanism of lizard small intestinal muscular tonus. Comparative Biochemistry & Physiology 94C: 441-445.
- Wacyk J, S Astudillo, MJ Blanquez, E Gonzalez, M Fuenzalida, Y Paz de la Vega & D Lemus (1990) Determinación de la velocidad de desplazamiento del sulfato de Bario por el tracto digestivo de *Liolaemus tenuis tenuis*. Archivos de Anatomía & Embriología (España) 21: 51-60.
- Wacyk J, M Fuenzalida, M Morales, O Acuña & D Lemus (1999) Effect of cholinergic agonists on muscular tonus of the lizard small intestine and esophagus. Biological Research 32: 29-33.
- Weldon WFR (1883) Note on the early development of *Lacerta muralis*. Quarterly Journal Microscopy Science 23: 134-144.
- Werner YL (1971) The ontogenic development of the vertebrae in some gekkonoid lizards. Journal Morphology 133: 41-92.
- Zehr DR (1962) Stages in the normal development of the common garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis*. Copeia 1962: 322-329.

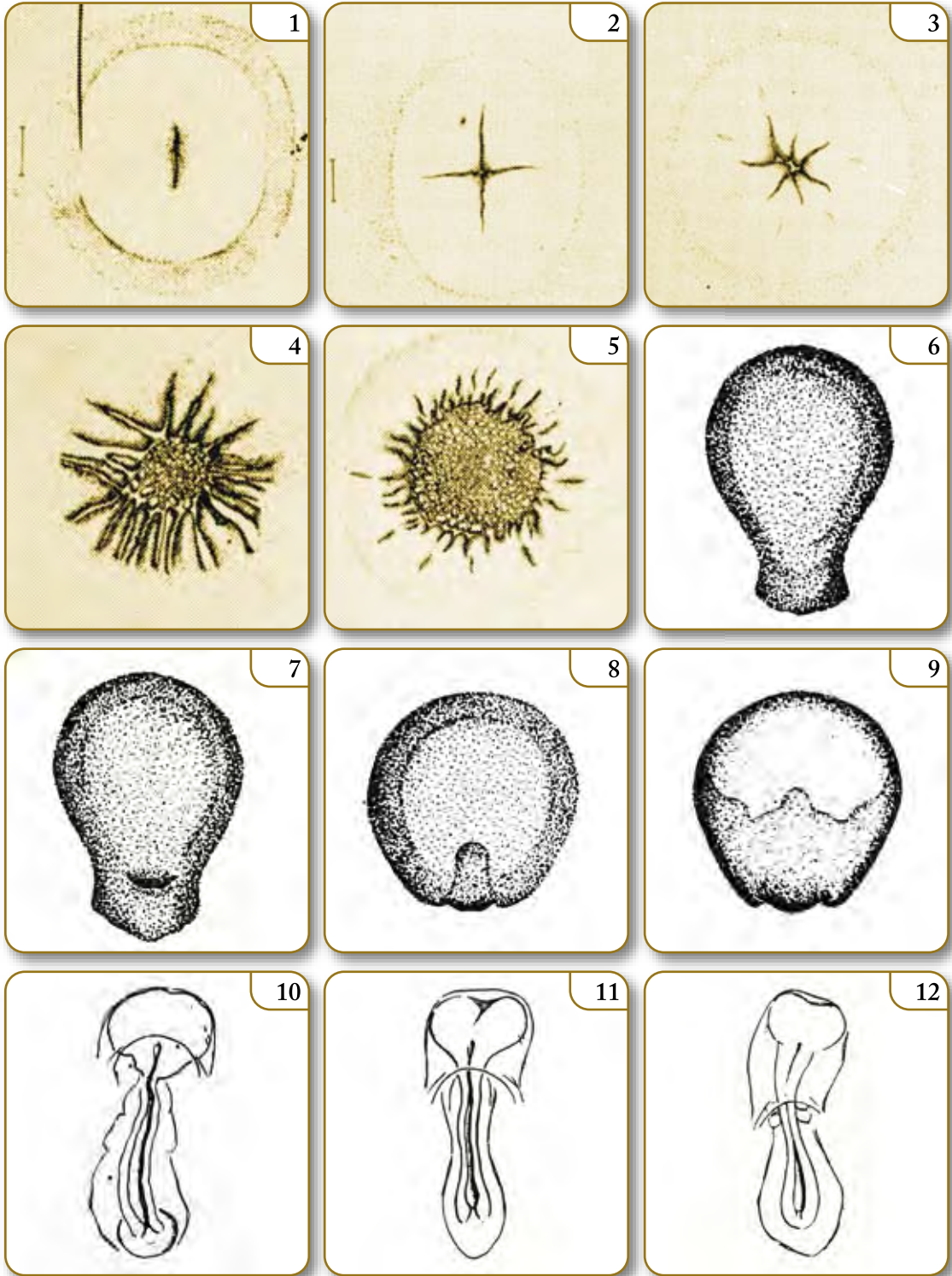
Apéndice 13.1. Tabla de desarrollo normal de *Liolaemus gravenhorsti*.
Tomado de Lemus (1967)

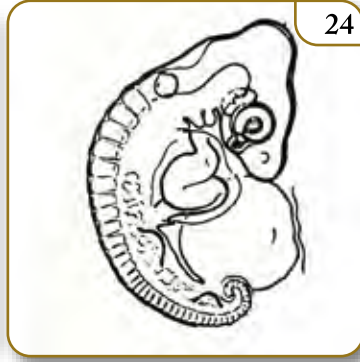
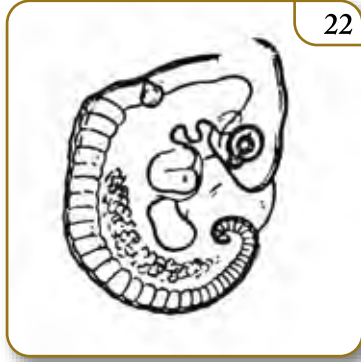
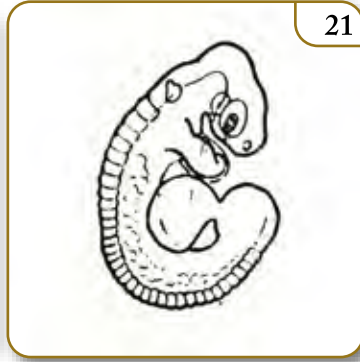
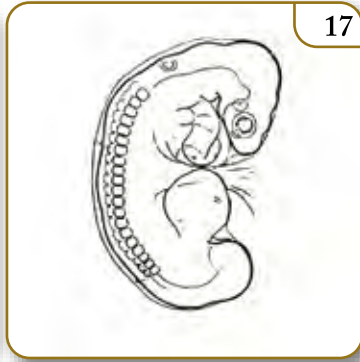
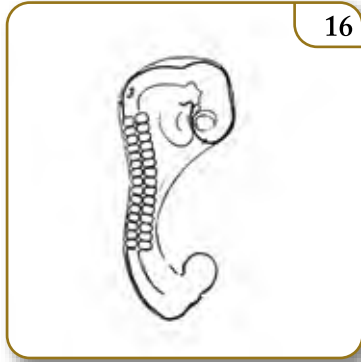
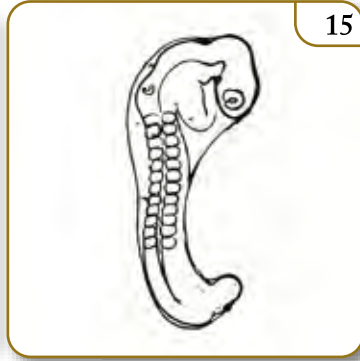
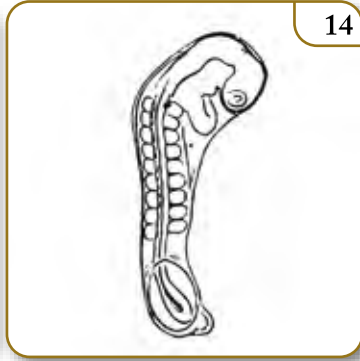
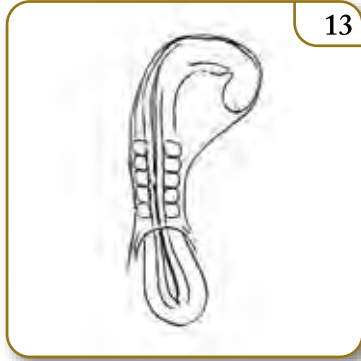


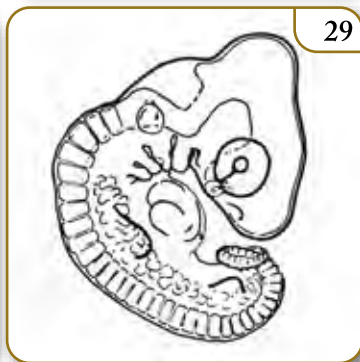
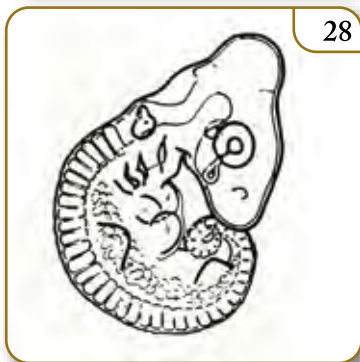
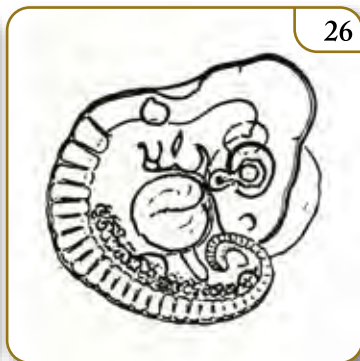




Apéndice 13.2. Tabla de desarrollo normal de *Liolaemus tenuis*.
Tomado de Lemus & Badines (1967).









Estrategias reproductivas en reptiles

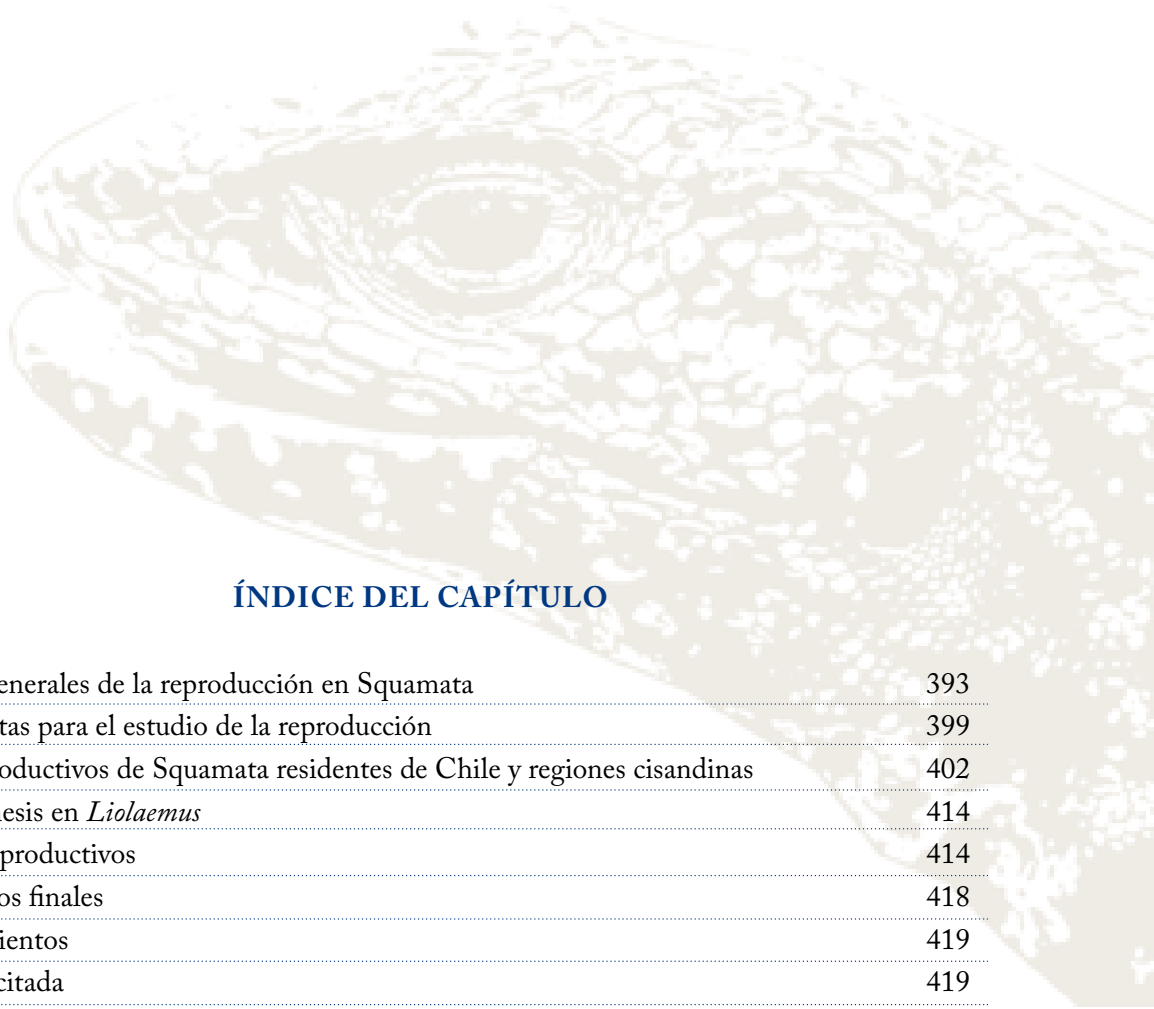


Liolaemus pictus, foto Christoph Heibl.

Nora R. Ibargüengoytía

En este capítulo se realiza un análisis de los conceptos generales de la biología reproductiva. Se analizan los ciclos reproductivos de 20 especies de lagartos de los géneros *Liolaemus*, *Microlophus* y *Phymaturus* estudiados en Chile, y se resumen datos generales de reproducción de 33 especies de reptiles de los géneros: *Ablepharus*, *Callopistes*, *Garthia*, *Liolaemus*, *Microlophus*, *Phyllodactylus*, *Philodryas*, *Pristidactylus* y *Tachymenis*, basado en la información reportada por Donoso-Barros (1966), y las observaciones de campo o laboratorio de A Labra (datos sin publicar). Específicamente, se resumen los ciclos reproductivos masculinos y femeninos (tiempos relativos de gametogénesis, cópula, preñez y nacimientos o eclosión) y se discute su relación con los ambientes que habitan y las limitantes fisiológicas para la reproducción.

Los datos indican que los estilos reproductivos son diversos, hallándose especies con ciclos estacionales o continuos, con varias camadas en un año, mientras que otras especies presentan ciclos reproductivos prolongados (bianuales), con tamaños de camada numerosos y en otras especies, tamaños de camada mas pequeños. Existe una gran diversidad de estrategias reproductivas en reptiles, hallándose tantos lagartos como serpientes ovíparas y vivíparas, además de evidencias de que podría haber especies partenogénicas de *Liolaemus*.



ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Aspectos generales de la reproducción en Squamata	393
Herramientas para el estudio de la reproducción	399
Ciclos reproductivos de Squamata residentes de Chile y regiones cisandinas	402
Partenogénesis en <i>Liolaemus</i>	414
Patrones reproductivos	414
Comentarios finales	418
Agradecimientos	419
Literatura citada	419



NORA R. IBARGÜENGOYTÍA

Departamento de zoología, Centro Regional Universitario
Bariloche, Universidad del Comahue.

Instituto Nacional de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA).
Consejo Nacional de Investigación y Técnica (CONICET), Argentina.

Aspectos generales de la reproducción en Squamata

El estudio de la biología reproductiva es uno de los pilares para la comprensión de la historia de vida, las adaptaciones de los organismos a diferentes ambientes (Packard et al. 1977), y aporta datos fundamentales para la determinación del estado de vulnerabilidad de las especies y su eventual protección (Reca et al. 1994, Piantoni et al. 2006a). En un modelo jerárquico de historia de vida conformado desde el embrión, juvenil, adulto hasta el senescente, los reptiles alternan períodos de mayor estabilidad o trayectorias homeorréticas, alternados con períodos de cambios profundos. La ontogenia, más que un proceso de cambios graduales, se ajusta a un modelo saltatorio que puede ser homologado a una escalera. En este modelo existen períodos donde los cambios ontogenéticos son graduales, permitiendo que las estructuras se completen y las funciones progresen sin interferir con la estabilidad de las actividades necesarias para la vida (peldaños), y períodos de inestabilidad donde los cambios se realizan en forma rápida (altura del peldaño) hacia una nueva fase más estable (Balon 1990).

Los estudios reproductivos permiten analizar las características de cada una de estas fases y definir los límites de estas trayectorias estables, y las formas en que los organismos afrontan los períodos de cambio hacia una nueva etapa de la historia de vida. Por ejemplo, la mayoría de las actividades relacionadas con la preservación del individuo (e.g., búsqueda de alimento, refugio, escape de enemigos), se suspenden periódicamente en pro de la reproducción. Una vez alcanzada la madurez sexual, los organismos en época reproductiva pueden dejar de alimentarse, como es el caso de *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996) y *P. punae* (Boretto et al. 2007), alejarse de sus refugios, y exponerse a depredadores, produciéndose



Phymaturus palluma, foto Daniel González Acuña.

períodos de inflexión en la historia de vida que afectan el crecimiento y la supervivencia del individuo (Goin et al. 1978). Asimismo, en la transición oviparidad–viviparidad, se produce un cambio profundo en el estado relativo de desarrollo al momento de la puesta o el parto, y en el modo de aporte materno, afectando la sobrevivencia tanto de la hembra grávida como de las crías (Packard et al. 1977).

La historia de vida de los reptiles varía ampliamente entre especies y poblaciones, dado que los factores ambientales como la disponibilidad de alimentos, temperatura y humedad afectan la mayoría de las funciones fisiológicas y de comportamiento de los ectotermos (Adolph & Porter 1993). Los reptiles han demostrado una gran versatilidad para adaptarse a diferentes condiciones ambientales, mostrando variedad en el modo reproductivo (ovíparos, vivíparos, ver la próxima sección para una definición de la terminología), en el tipo de reproducción (sexual, partenogenética), en los diferentes ciclos reproductivos (e.g., estacionales, continuos, prolongados, sincrónicos, asincrónicos), en las posibilidades de reservar espermatozoides (machos y/o hembras), así como en los diferentes grados de inversión reproductiva (Saint Girons 1985, Zug 1993). Un ejemplo de esta versatilidad es la existencia de al menos 100 orígenes diferentes de la viviparidad en el Orden Squamata (Blackburn 1982, Shine 1985) y al menos tres orígenes dentro del género *Liolaemus* (Schulte et al. 2000). Otro ejemplo está dado por la existencia de partenogénesis que ocurre en una gran variedad de lagartos (Cuellar et al. 1985, Parker et al. 1989).

El éxito reproductivo requiere de la coordinación de muchos procesos internos y eventos externos (Hill et al. 2006), además de una adecuada combinación de los ciclos femeninos y masculinos (Saint Girons 1985). Más aún, las condiciones ambientales deben ser las adecuadas para el desarrollo de embriones y neonatos (Pough et al. 1998). La temperatura, el fotoperíodo, y las precipitaciones, debido a su variación estacional, juegan un rol fundamental en los tiempos relativos de cada evento del ciclo reproductivo, como la gametogénesis, la cópula, la gestación, la postura, la eclosión o los nacimientos (Ortiz 1981, Olivares et al. 1987, Pough et al. 1998). Muchos iguánidos de climas templados y tropicales presentan temporadas reproductivas bien definidas, mientras que otros se reproducen durante un período extenso, a lo largo de todo el año, como es el caso de *Microlophus quadrivittatus* (Leyton et al. 1982). Algunas especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* producen varias camadas en un año, mientras que otras sólo se reproducen anualmente o realizan ciclos multianuales donde necesitan dos, tres o hasta cinco años para reproducirse (Leyton & Valencia 1992, Habit & Ortiz 1996, Iburgüengoytía & Casalins 2007), lo cual se analiza detalladamente más adelante.

La vitelogénesis y el desarrollo embrionario son dos eventos mutuamente excluyentes dado que la progesterona, que permite la retención del embrión en el útero durante el desarrollo, a su vez inhibe la producción de vitelogenina por parte del hígado (Callard et al. 1992, Leyton & Valencia 1992). Esto implica que en los lagartos vivíparos, la extensión de la temporada de actividad resulta un factor limitante para la reproducción, dado que dedicarán gran parte del tiempo sólo a la vitelogénesis y otra a la preñez, como ha sido demostrado por ejemplo, en *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996) y en *Liolaemus*

pictus (Ibargüengoytía & Cussac 1996). En los lagartos ovíparos, en cambio, estas dos fases pueden superponerse ya que luego de las puestas, la mayoría de los reptiles pueden reiniciar la vitelogenénesis, mientras el desarrollo continúa independientemente de la madre en el nido, como se ha observado en *Microlophus theresioides* (Goldberg & Rodríguez 1986). No obstante, en algunos casos, la extensión de los ciclos es consecuencia de períodos de inactividad reproductiva y se generan ciclos discontinuos multianuales (Bull & Shine 1979, Van Wyk 1991, Pough et al. 1998).

Este tipo de ciclos extendidos se ha relacionado con las limitaciones para el almacenamiento de reservas energéticas para la reproducción, como consecuencia de los partos u oviposiciones tardías en la estación de actividad de los lagartos, o bien debido a posibilidades restringidas de las hembras post-parto de alimentarse (Edwards et al. 2002). Las reservas de lípidos son utilizadas para la producción de vitelo y la reproducción puede ser inhibida cuando las reservas lipídicas son bajas (Pough et al. 1998). Los ciclos discontinuos, son aparentemente más comunes en serpientes que en lagartos (Bull & Shine 1979), pero han sido reportados en otros reptiles tanto ovíparos como vivíparos (Cree et al. 1991, Van Wyk 1991, Cree 1994, Cree & Guillette 1995, Ibargüengoytía & Cussac 1996, Olsson & Shine 1999, Edwards et al. 2002). Este es el caso del gecko ovíparo *Homonota darwini* que presenta un ciclo reproductivo anual



Microlophus theresioides, foto Mariana Acuña Retamar.

TABLA 14.1

Características de los ciclos reproductivos de especies de lagartos residentes en Chile y Argentina ordenadas por género y por latitud; Localidad: Latitud (S), longitud (O) y altura (msnm); Hábito/modo = Hábito (N = nocturno, D = diurno) y modo reproductivo (O = ovíparo, V = vivíparo); Edad de la madurez sexual en años; Longev.: Longevidad en años; Vitel.: Tiempo aproximado de vitelogénesis en meses; Gest.: Tiempo aproximado de gestación en meses; Frec.: Frecuencia reproductiva, A = anual, B = bianual, T = trianual. TMC: Tamaño medio de camada; FMRA: frecuencia media reproductiva anual, calculada como el número de juveniles o huevos por hembra por año e Hist.Vid.: Historia de Vida *sensu* Pough et al. 1998 y este trabajo (1 = una puesta anual y madurez sexual tardía, 2 = puestas o nacimientos múltiples y madurez sexual temprana, 3 = múltiples puestas y madurez sexual tardía, y 4 = ciclos femeninos multianuales. El número que va a continuación del nombre de la especie, corresponde a la referencia de donde se obtuvo la información, la que se encuentra al pie de la Tabla.

Especies	Localidad	Hábito / modo	Edad Madurez	Longev.	Vitel.	Gest.	Frec. Repr.	TMC	FMRA	Hist. Vid.
Chile										
<i>Microlophus</i>										
<i>M. quadrivittatus</i> (1)	18° 10', 70° 19' (0-400)	D-O	-	-	-	-	>A!	1-3	2-6	2
<i>M. iberosioides</i> (2)	19° 55', 69° 30' (1250)	D-O	-	-	-	-	2A	2,8	2,8-5,6	2
<i>M. quadrivittatus</i> (2)	20° 18', 70° 08' (0)	D-O	-	-	5	5	A!	3,16	3,16 o 6,32	1 o 2
<i>M. quadrivittatus</i> y <i>M. atacamensis</i> (3)	20° 15'-23° 45', 70° 10'-29° (0)	D-O	-	-	3	4	A!	3-6	3-6	1
Liolaemus										
<i>L. signifer</i> (1)	18° 10', 69° (4300)	D-V	-	-	2-4	4-5	A	6,4	6,4	1
<i>L. jamesi</i> (1)	18° 10', 69° 21' (4380)	D-V	-	-	4	5	A	6,4-7	6,4-7	1
<i>L. alticolor</i> (1)	18° 10', 69° 33' (4200)	D-V	-	-	2-8	-	A	2,6	2,6	1
<i>L. aymaricum</i> (1)	18° 10', 69° 35' (3270)	D-V	-	-	>2	-	A	6	6	1
<i>L. bisignatus</i> (4)	27° 05', 70° 46' (0)	D-O	1,5-2	-	-	2	A	4	4	1
<i>L. copiapensis</i> (4)	28° 34', 70° 45' (993)	D-O	1,5-2	-	3	2!	A	4,05	4,05	1
<i>L. kablmanni</i> (4, 5)	29° 54', 71° 14' (0)	D-O	2,5	-	2	<4	A	5,06	5,06	1
<i>L. nigromaculatus</i> (4)	30° 05', 70° 28' (0)	D-O	<1	-	5	4-5	2A	3,09	6,18	2
<i>L. zapallarensis</i> (4)	30° 54', 71° 36' (222)	D-O	2,5	-	2	-	A	9,31	9,31	1
<i>L. gravenhorsti</i> (6)	33°, 70° (700)	D-V	-	-	6-10	6	A	5-8	5-8	1
<i>L. lemniscatus</i> (6)	33°, 70° (700)	D-O	-	-	3-4	2	A	-	-	1
<i>L. tenuis</i> (6)	33°, 70° (700)	D-O	-	-	3-5	3-5	A	6	6	1
<i>L. bellii</i> (6)	33°, 70° (2800)	D-V	-	-	9-10	3-4	A	2*	2*	1
<i>L. leopardinus</i> (6)	33°, 70° (2800)	D-V	-	-	11	3	A	-	-	1
<i>L. nigroviridis</i> (6)	33°, 70° (2800)	D-V	-	-	7-8	3-4	A	-	-	1
<i>L. magellanicus</i> (7)	52° 30'-53° 30', 68° 37'-70° 22' (0)	D-V	-	-	-	-	-	5,5	-	1
Phymaturus										
<i>P. vociferator</i> (8)	37° 20', 71° 18" (1700)	D-V	-	-	12	11	B	1-2	0,5-1	4

TABLA 14.1. Continuación

Características de los ciclos reproductivos de especies de lagartijas residentes en Chile y Argentina ordenadas por género y por latitud (en relación al trabajo que describe a cada especie); Localidad: Latitud (S) y longitud (O) y altura (msnm); Hábito = Hábito/modo (N = nocturno, D = diurno) y modo reproductivo (O = ovíparo, V = vivíparo); Edad de madurez sexual; Longev.: Longevidad en años; Vitel.: Tiempo aproximado de vitelogénesis en meses; Gest. Tiempo aproximado de gestación en meses; Frec. Repr.: Frecuencia reproductiva, A= anual, B= bianual, T= trianual; TMC: Tamaño medio de camada; FMRA: frecuencia media reproductiva anual, calculada como el número de juveniles o huevos por hembra por año e Hist. Vid.: Historia de Vida sensu Pough et al. 1998 y este trabajo (1 = una puesta anual y madurez sexual tardía, 2 = puestas o nacimientos múltiples y madurez sexual temprana, 3 = múltiples puestas y madurez sexual tardía, y 4 = ciclos femeninos multianuales; ver sección V). El número que va a continuación del nombre de la especie, corresponde a la referencia de donde se obtuvo la información, la que se encuentra al pie de la Tabla.

Especies	Localidad: Latitud (S) y Altura (msnm)	Longitud (O)	Hábito / modo	Edad Madurez	Longev.	Vitel.	Gest.	Frec. Repr.	TMC	FMRA	Hist. Vid.
Argentina											
<i>Phymaturus</i>											
<i>P. antofagastensis</i> (9)	27° 02', 68° 04' (4200)		D-O	-	-	10	3	B	2	1*	4
<i>P. punae</i> (11)	28° 59' - 29° 02'; 69° 29' - 69° 05' (3100-4200)		D-V	-	-	12-7	12-5	B	1,5	0,75	4
<i>P. cf. flagellifer</i> (12)	30° 23'; 69° 34' (2900)		D-V	-	-	12	4	B	2	1	4
<i>P. zapalensis</i> (13)	39° 44', 70° 22' (824-1312)		D-V	-	-	6	4	A-B	1,5	1,12	4
<i>P. tenebrosus</i> (10)	40,4-41,5°, 70,25-71,5° (575-1230)		D-V	-	16	12	4	B	2	1*	4
Liolaemus											
<i>L. elongatus</i> (14)	39-41,5°, 70,5-71,6° (500-1800)		D-V	-	-	10	3	A-B	4,66	3,49*	4
<i>L. pictus</i> (15)	39-41°, 70,5-71,6° (500-1800)		D-V	-	-	11	4	B-T	4,5	1,87*	4
Homonota											
<i>H. fasciata</i> (16)	31° 22' - 64° 5'		N-O	-	-	3	4	>A	1,5	2*	2
<i>H. borelli</i> (17)	31° 38' - 68° 16'		N-O	-	-		5	>A	1	2*	2
<i>H. whitii</i> (18)	33° 10' - 64° 5'		N-O	-	-	3		>A	1	1,5*	2
<i>H. darwini</i> (19)	36-46°, 68-70° (800-1300)		N-O	5	17	12	3	A-B	1	0,75	4

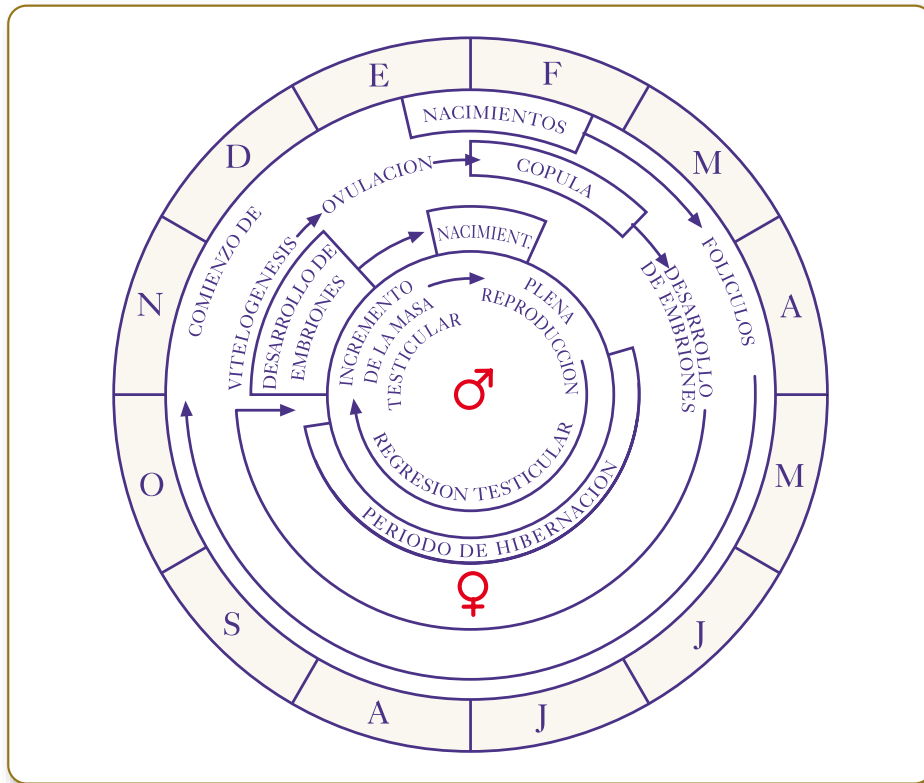
*Calculado a partir del tamaño medio de camada y las frecuencias reproductivas citadas en cada artículo de lagartijas de Chile y Argentina. !, indica un valor aproximado. # (A. Labra, datos sin publicar).

Referencias: 1 -Leyton et al. (1982); 2 -Goldberg & Rodríguez (1986); 3 -Olivares et al. (1987); 4 -Ortiz (1981); 5 -Ortiz & Zunino (1976); 6 -Leyton & Valencia (1992); 7 -Jaksic & Schwenk (1983); 8 -Habit & Ortiz (1998); 9 -Boretto & Ibarquengoytia (2006); 10 -Ibarquengoytia (2004); Piantoni et al. (2007a); 11 -Boretto & Ibarquengoytia (2007); 12 -Cabezas et al. (2007); 13 -Boretto & Ibarquengoytia (en revisión); 14 -Ibarquengoytia & Cussac (1998); 15 -Ibarquengoytia & Cussac (1996); 16 -Aun & Martori (1994); Martori et al. (2002); 17 -Gómez & Acosta (1998); Gómez et al. (2005); 18 -Martori et al. (2002); 19 -Ibarquengoytia & Casalins (2007).

o bianual, en el cual aproximadamente el 50% de las hembras adultas no se reproducen durante la temporada de actividad (Ibargüengoytía & Casalins 2007). En esta especie, la discontinuidad en la reproducción (ciclo bianual) se ha atribuido a una combinación de factores como temporadas de actividad reducidas, largos períodos de hibernación y restricciones térmicas debido al carácter nocturno de la especie (Ibargüengoytía & Casalins 2007, Ibargüengoytía et al. 2007).

En los ciclos multianuales, las hembras se reproducen cada dos, tres o más años, y puede producirse por causa de diversos factores:

- 1) Vitelogénesis prolongada (Van Wyk 1991, Cree et al. 1992, Cree & Gillette 1995);
- 2) Gestación prolongada (Vial & Stewart 1985, Cree & Gillette 1995, Wilson & Cree 2003).
- 3) Vitelogénesis y gestación alternadas en diferentes estaciones de actividad (Ibargüengoytía & Cussac 1996).
- 4) Suspensión de la actividad reproductiva por un año o más (Van Wyk 1991, Ibargüengoytía & Casalins 2007).



Esquema del ciclo reproductivo de *Phymaturus vociferator* a través de los distintos meses del año. Extraído de Habit (1988).

Estos ciclos pueden identificarse por la superposición en la población de hembras realizando vitelogenénesis y hembras preñadas durante la mayor parte del período de actividad como sucede en *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1994) u otras especies (ver ciclos multianuales en Tabla 14.1), o por la presencia de un alto porcentaje (~ 50%) de hembras adultas no reproductivas en la población durante la temporada de actividad reproductiva (Aldridge 1979, Van Wyk 1991, Iburgüengoytía & Casalins 2007).

Chile con su gran extensión, ofrece una importante diversidad de ambientes y climas, que van desde el desierto de Atacama en el norte hasta Tierra del Fuego por el sur, así como un gradiente este-oeste que se extiende desde la cordillera andina hasta la costa (di Castri 1968, di Castri & Hajek 1976). Todos estos ambientes albergan una gran diversidad de reptiles (Donoso-Barros 1966, Veloso & Navarro 1988, Núñez & Jaksic 1992), cuyas historias de vida pueden diferir enormemente dependiendo de las condiciones ambientales y de sus atributos biológicos (e.g., ovíparos-vivíparos, diurnos-nocturnos, o herbívoros, insectívoros, omnívoros; Donoso-Barros 1966, Fuentes & Jaksic 1979, Espinoza et al. 2004). Sin embargo, la biología reproductiva de reptiles de Chile presenta aún, un número importante de incógnitas.

Herramientas para el estudio de la reproducción

Los estudios de biología reproductiva deberían aportar información sobre el modo reproductivo, la talla y/o edad a la madurez sexual, los tiempos relativos de la gametogénesis, ovulación, fecundación, preñez, postura, nacimiento (o eclosión), tamaño de camada, inversión reproductiva, fecundidad y dimorfismo sexual. Dado que para estos estudios, existe una gran



Huevo de *Homonota gaudichaudi* encontrado dentro de una cactácea muerta, en zonas aledañas a La Serena.

Foto Antonieta Labra Lillo.

variedad de métodos y terminología, a continuación se aclaran algunos conceptos que pueden resultar confusos.

Una de las primeras discrepancias se refiere a la determinación del modo reproductivo y el uso de los términos oviparidad, ovoviviparidad y viviparidad. Blackburn (1994) propone una clasificación sencilla para la determinación de estos modos para vertebrados, la cual es seguida en este capítulo. Esta considera sólo la dicotomía “oviparidad y viviparidad” y propone la eliminación del el concepto “ovoviviparidad”. Se considera ovíparo a cualquier lagarto que ponga huevos cuyos embriones completan su desarrollo en un ambiente externo, aún cuando debido a la existencia de fertilización interna, cierta parte del desarrollo ocurre en el interior de la madre, previo a la ovipostura. En este caso, el producto de la reproducción es un huevo y no un juvenil autosuficiente (Blackburn 1994). La ovipariedad se ha reportado en el género *Microlophus*, y más de la mitad de las especies del género *Liolaemus* (e.g., *L. zapallarensis*, *L. kuhlmanni*, *L. lemniscatus* y *L. tenuis*; Donoso-Barros 1966).

El término viviparidad se utiliza para especies en las cuales la hembra retiene los huevos en su tracto reproductivo hasta que el desarrollo se completa y pare un neonato autosuficiente (*L. gravenhorsti*: Lemus et al. 1973, Leyton et al. 1980; *L. cyanogaster*, *L. p. pictus*: Pflaumer 1944; género *Phymaturus*: Cei 1986, *Tachymenis chilensis*: Silva 1940), o bien pone un huevo con un embrión completamente desarrollado que puede eclosionar en horas o en un día, probablemente dependiendo de las condiciones ambientales, como es el caso de *Liolaemus elongatus* (Crocco et al. 2006, Halloy et al. 2007). El término

Embrión de *Liolaemus pictus* (especie vivípara) obtenido a partir de una hembra grávida, la cual contenía en sus oviductos otros cuatro embriones más. Observe el avanzado estado de desarrollo de este embrión. Es posible ver el patrón de colocación típico de la especie junto a un gran desarrollo cefálico.



Foto Marcela Vidal Maldonado.

“ovoviviparidad” se ha referido en general a especies que no forman una placenta similar a la de mamíferos y que paren neonatos autosuficientes como *L. magellanicus* (Jacksic & Schwenk 1983), pero también se ha utilizado para definir por lo menos cinco diferentes patrones de asociación entre la madre y el embrión, llevando a una gran confusión (Pflaumer 1944, Lemus et al. 1973, 1981, para mayor detalle ver Zug 1993, Blackburn 1994).

Para el análisis de los ciclos reproductivos es necesario que se determine en forma explícita, la talla (largo hocico-cloaca, LHC) del individuo a la madurez sexual, lo que permite diferenciar adultos no reproductivos de juveniles (Van Wyk 1991, Flemming & Van Wyk 1992, Ibagüengoytía & Cussac 1998). Definimos madurez sexual al momento en que comienza la secreción de hormonas liberadoras de gonadotropinas por parte del hipotálamo que, mediado por la hipófisis (hormonas gonadotrópicas), provocan la secreción de hormonas sexuales en las gónadas (andrógenos y estrógenos). Estas hormonas permiten que se complete la gametogénesis femenina y masculina, que culmina con la fecundación y el desarrollo embrionario (Gilbert 2005). Con la madurez sexual comienza el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y el dimorfismo sexual en el tamaño corporal (e.g., longitud hocico-cloaca, tamaño de cabeza, largo axila ingle, ancho de patas; ver Olsson et al. 2002), en la coloración (Fuenzalida et al. 1992, Hews & Moore 1995) y/o en el comportamiento (O’Bryant & Wade 2002), como se ha visto en *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1994).

En los machos, la madurez sexual puede determinarse histológicamente por la existencia de espermatoцитos tipo 1 y 2, espermátidas y/o espermatozoides, y en las hembras por la presencia de vitelo en los oocitos. También pueden utilizarse métodos no invasivos, como el análisis morfométrico de los cambios alométricos propios de la pubertad y desencadenantes del dimorfismo sexual de adultos, como los observados en *Liolaemus pictus* y *L. elongatus* (Ibagüengoytía & Cussac 1996, 1998), palpación (Amat et al. 2000, Arribas & Galán 2005), observación de gónadas por medio de ecógrafos (Bertona & Chiaraviglio 2003) o laparoscopia (Cree et al. 1991).

Los ciclos reproductivos incluyen el estudio de la gametogénesis, ovulación, cópula, la preñez, ovipostura, y los nacimientos o la eclosión. En el caso del ciclo masculino, su determinación por medio de métodos no invasivos es compleja, dado que el tamaño testicular no siempre representa la espermatogénesis, dado que este es el resultado de una combinación entre la actividad del intersticio (producción hormonal de las células de Leydig) y la gametogénesis, como ha sido constatado en *Phymaturus punae* (Boretto et al. 2007). Por ejemplo, el ciclo reproductivo de *Sceloporus bicanthalis*, determinado sobre la base del volumen testicular se clasificó como estacional (Guillette 1981), pero fue clasificado como continuo cuando se realizó histología gonadal (Hernández-Gallegos et al. 2002). Para la determinación del ciclo masculino es necesario conocer el estado de avance de la espermatogénesis y la presencia o ausencia de espermatozoides en epidídimo, mediante histología gonadal (Mayhew & Wright 1970) como se ha realizado en varias especies de *Liolaemus* (Ortiz 1981, Leyton et al. 1982) y *Microlophus* (Goldberg & Rodríguez 1986, Olivares et al. 1987).

En las hembras en cambio el ciclo reproductivo se ha determinado con éxito utilizando palpación (Amat et al. 2000, Arribas & Galán 2005), ecografía (Bertona & Chiaraviglio 2003), así como el análisis mediante microscopio esteroscópico analizándose la variación en el tiempo del tamaño de los oocitos, las características morfológicas del oviducto o útero, como ha sido realizado en varias especies de *Liolaemus* (Lemus et al. 1973, 1981, Leyton & Valencia 1992). El momento de la cópula se puede determinar mediante la observación de comportamiento en el terreno o por las marcas de cópula que dejan los machos en el cuello o en los flancos de la hembra durante el apareamiento, como las que han sido reportadas en las hembras de *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996). Finalmente es posible indicar que la forma más directa de determinar el tamaño de camada es contar el número de embriones o huevos en el útero (Leyton & Valencia 1992), o de crías en los partos/oviposuras en cautiverio (Lemus et al. 1981), mientras que no es representativo el conteo de oocitos en ovario debido a que muchos se convierten en atrésicos y no llegan a ser ovulados (Leyton & Valencia 1992).

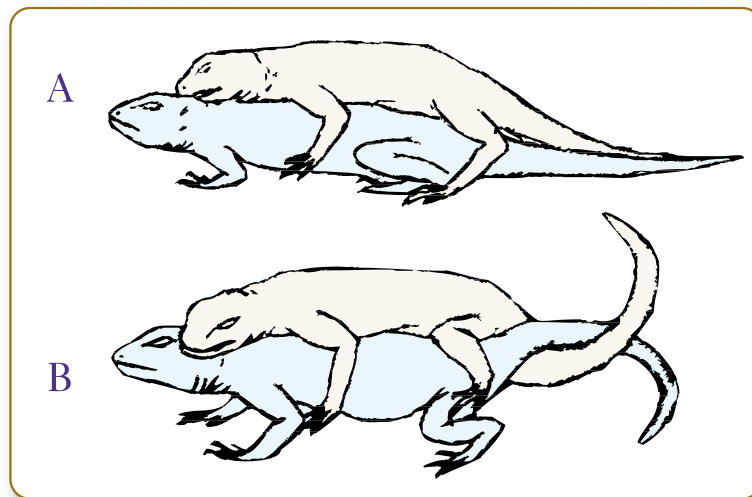
Ciclos reproductivos de Squamata residentes de Chile y regiones cisandinas

En el norte de Chile, donde el clima es desértico con influencia oceánica en la costa, los ciclos reproductivos tienden a ser extensos, con al menos una o varias puestas en un año (Leyton et al. 1982, Goldberg & Rodríguez 1986, Olivares et al. 1987). En la zona costera norte las lluvias son escasas y existe una temperatura uniforme que varía desde los 22°C en enero a los 15°C en junio (di Castri 1968), mientras que a mayor altitud existe una gran amplitud térmica diaria que puede variar entre los 40° C durante el día a temperaturas inferiores a 0°C durante la noche (Goldberg & Rodríguez 1986). Entre la I y la IV región, en las áreas del desierto costero y del interior, se encuentran las seis especies de *Microlophus* que existen en Chile (ver Capítulo 8). Las tres poblaciones de *M. quadrivittatus* estudiadas en el norte de Chile muestran diferencias interpoblaciones en su reproducción (Leyton et al. 1982, Goldberg & Rodríguez 1986, Olivares et al. 1987, Tabla 14.1 y Figura 14.1). La población de *M. quadrivittatus* más nortina, de Arica (18° 10'S, Leyton et al. 1982), presenta reproducción continua (Figura 14.2), tanto machos como hembras, encontrándose machos con espermatozoides y hembras potenciales para la fecundación con vitelogénesis avanzada durante todo el año (Figura 14.1). Esta actividad gonadal durante un largo período, especialmente durante la estación de lluvias, es característica de los ambientes con baja estacionalidad y tropicales (Pough et al. 1998).

En una población más sureña de *Microlophus quadrivittatus* (Iquique) (Goldberg & Rodríguez 1986), los machos probablemente retienen el tipo de reproducción continua considerando que existe espermiogénesis durante todo el año, mientras que las hembras presentan un ciclo reproductivo anual produciéndose asincronía entre sexos (Figura 14.2), durante parte de la temporada reproductiva. No obstante, dado que los autores no hacen alusión a la presencia de espermatozoides ni discriminan en sus resultados entre las hembras con vitelogénesis o hembras ovígeras, este ciclo necesita mayores estudios para ser corroborado.

En contraposición, la población de *Microlophus quadrivittatus* (muy cercana a la de Iquique, estudiada por Goldberg & Rodríguez 1986) y la de *M. atacamensis* (Olivares et al. 1987), presentan un ciclo reproductivo anual y asincrónico (= disociado) entre sexos durante parte del año (Figura 14.2). Entre las hembras también existe asincronía en el ciclo reproductivo y la vitelogenénesis se extiende por aproximadamente 90 días, produciéndose los máximos tamaños oocitarios y las puestas de tres a seis huevos, desde fin de agosto hasta diciembre (Olivares et al. 1987, Figura 14.1). En concordancia con el extenso periodo de disponibilidad de hembras para fertilizar, los machos presentan reproducción continua con espermatozoides en epidídimo casi todo el año, aunque se reduce mucho en el verano. No obstante, los machos de *M. atacamensis* y *M. quadrivittatus*, a diferencia de lo reportado para *M. quadrivittatus* de Arica (Leyton et al. 1982), tienen una espermatogénesis cíclica que comienza a fin del verano y alcanza su pico máximo de actividad gonadal en la siguiente primavera, seguido por un período de regresión y reposo, que se extiende entre noviembre y enero (Olivares et al. 1987).

En las especies de *Microlophus* se ha observado que el ciclo femenino se relaciona positivamente con la temperatura, el fotoperíodo y las precipitaciones, probablemente debido a que estos factores propician una mayor abundancia de insectos (Olivares et al. 1987). Estas observaciones coinciden con que las hembras requieren una gran cantidad de energía para realizar la vitelogenénesis, que proviene principalmente de los cuerpos grasos o bien directamente de la posibilidad de alimentarse (Saint Girons 1985). El ciclo masculino, en cambio, se relaciona en forma positiva con el fotoperíodo, mientras que su relación con la temperatura es inversa, ya que la espermatogénesis se activa a fin del verano, continúa durante el otoño e invierno y alcanza su máximo en la primavera del siguiente año (Figura 14.1, Olivares et al. 1987).



Representación esquemática de la conducta de apareamiento de *Phymaturus vociferator*. A- actitud precopulatoria y B- cópula. Modificado de Habit 1987.

Especie	Sexo	Mes del año											
		Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Liolaemus</i>													
<i>L. signifer</i> (1)	♂				█	█			█			█	
	♀				█	█			█			█	
<i>L. jamesi</i> (1)	♂				█	█			█			█	
	♀				█	█			█			█	P
<i>L. alticolor</i> (1)	♂				█	█						█	█
	♀				█	█						█	P
<i>L. ayamarum</i> (1)	♂				█	█						█	█
	♀				█	█						█	P
<i>L. bisignatus</i> (4)	♂		█	█	█	█	█	█	█	█	█		█
	♀								█	█	█	█	
<i>L. kuhlmanni</i> (4,5)	♂	█		█	█	█	█	█	█	█	█	█	█
	♀	P	E	E	E					█	C	█	P
<i>L. nigromaculatus</i> (4)	♂	█	█						█	█	█	█	█
	♀	E	E P						█	█	█	█	█
<i>L. copiapensis</i> (4)	♂	█	█	█	█			█	█	█	█	█	█
	♀	E	E P					█	█	█	█	█	█
<i>L. zapallarensis</i> (4)	♂		█	█	█	█	█	█	█	█	█	█	█
	♀		E	E					█	█			
<i>L. gravenhorsti</i> (6,7)	♂	N	N		█	█	█	█	█	█	█	C	█
		█	█							█	█	█	█
<i>L. lemniscatus</i> (6)	♂								█	█	█	█	█
<i>L. tenuis</i> (6)	♂	█	█						█	█	█	█	█
		█											█
<i>L. bellii</i> (6)	♂	█										█	█
<i>L. leopardinus</i> (6)	♂		█	█	█	█	█	█	█	█	█	█	█
		█	█										█
<i>L. nigroviridis</i> (6)	♂			█	█	█	█	█	█	█	█	█	█
		█									█	█	█
<i>L. magellanicus</i> (8)	♂	NN	NN	N									
		█											

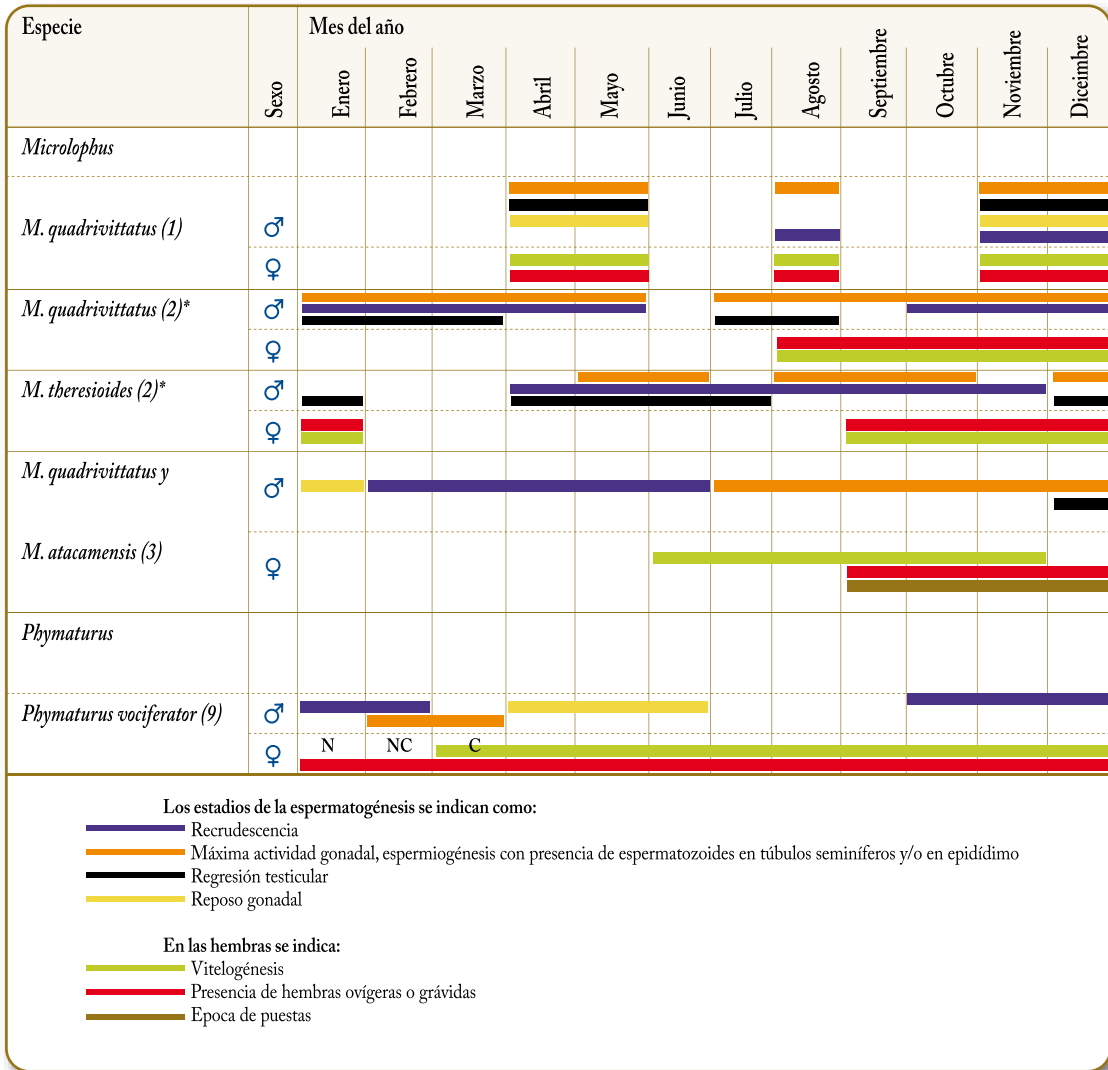


Figura 14.1. (página 404 y 405). Ciclos reproductivos de lagartos estudiados en Chile. Las letras indican la presencia de: (P) Hembras postparto. (E) Eclosión en el caso de ovíparos. (N) Nacimientos en vivíparos. (C) Cópula. Los números entre paréntesis hacen referencia a la bibliografía: 1- Leyton et al. (1982); 2- Goldberg & Rodríguez (1986); 3- Olivares et al. (1987); 4- Ortiz (1981); 5- Ortiz & Zunino (1976); 6- Lemus et al. (1981); Lemus & Wacyk (1969); Leyton & Valencia (1992); 7- Donoso Barros (1966); 8- Jaksic & Schwenk (1983); 9- Habit & Ortiz (1998).

* En este trabajo no se discrimina entre los períodos de vitelogénesis y preñez, y tampoco se entregan datos de la presencia de espermatozoides, sino sólo de espermiogénesis.

** En este estudio existen algunas diferencias en el ciclo femenino entre lo descrito en el texto y en la tabla del trabajo para los ejemplares capturados en abril-mayo, por lo tanto los datos con dos asteriscos deben ser tomados con precaución.

Las especies por género aparecen nombradas en función de la localidad de donde provienen los estudios.

Los ciclos asincrónicos o disociados (*sensu* Pough et al. 1998, Figura 14.2 y 14.3) se generan cuando la cópula se produce en un estado de baja actividad gonadal y son característicos de las especies que viven en hábitats donde la estación reproductiva es breve (e.g., altas latitudes y altitudes), y el mejor momento para la cópula puede no ser el mejor momento para la actividad gonadal o las puestas o nacimientos (Crews & Garstka 1982). En este tipo de ciclos, se produce almacenamiento de espermatozoides hasta el momento de la fertilización (Pough et al. 1998). No obstante en el norte de Chile, donde la temporada de actividad es larga, existe una clara relación negativa entre las altas temperaturas y la actividad testicular, ofreciendo un nuevo ejemplo de ciclo disociado pero a causa de las altas temperaturas (Olivares et al. 1987). La posibilidad de almacenamiento de espermatozoides por parte de los machos de estas poblaciones de *Microlophus*, aparece como una alternativa a



Figura 14.2. Localidades y patrones reproductivos de las especies que habitan en Chile cuyos ciclos reproductivos se detallan en la Tabla 14.1 y en la Figura 14.1. Los números hacen referencia a las citas de *Microlophus* de la Figura 14.1.

la reproducción continua observada en la población de Arica de *M. quadrivittatus* (Leyton et al. 1982), lo que permitiría a los machos estar disponibles para la cópula durante más tiempo, logrando cierta independencia de la temperatura ambiental. Una mayor disponibilidad de machos para la reproducción concuerda con el carácter poligínico (Heisig 1993) y con la existencia de dimorfismo sexual propio de competencia intrasexual hallado por Vidal et al. (2002) para *M. atacamensis*.

A la misma latitud (18° S), pero a diferente altitud (>3000 msnm) a la cual fue estudiada la población más nortina de *Microlophus quadrivittatus*, se estudiaron los ciclos reproductivos de las especies vivíparas *L. signifer* (= *multiformis*), *L. jamesi*, *L. alticolor* y *L. aymararum* (Leyton et al. 1982). Estas, a diferencia de los *Microlophus* ovíparos de la costa, presentan una actividad cíclica sincronizada intra e inter-sexualmente (Figura 14.2). Debido a las inclemencias climáticas causadas por la altitud, la temporada de actividad reproductiva se reduce y en concordancia, la reproducción es anual, con un período reproductivo corto comparado con *Microlophus* (Figura 14.1). La vitelogénesis ocurre en otoño y el período de gestación tiene una extensión de aproximadamente seis meses durante el otoño y parte del invierno. Los nacimientos se producen sólo en primavera y verano, cuando las condiciones son favorables en términos climáticos como sol, precipitaciones y disponibilidad de alimento (Leyton et al. 1982). El patrón que siguen estas especies vivíparas de altura en el norte de Chile, es muy similar al que se observa en numerosas especies vivíparas del género *Sceloporus*, a latitudes y alturas similares en el hemisferio norte (e.g., *S. bicanthalis* 19° N latitud, 3000-3850 msnm; *S. torquatus* 19° N, 2250-2600 msnm; *S. poinsetti* 26°N). Estas especies presentan gametogénesis y cópula en otoño, con períodos de preñez que varían desde cinco hasta 9-10 meses durante el otoño e invierno y con partos que se producen la siguiente primavera o verano (Méndez-de la Cruz et al. 1998, Gadsen et al. 2005).



Hembra preñada
de la especie vivípara
Liolaemus bellii.

Foto Antonieta Labra Lillo

TABLA 14.2

Información de la biología reproductiva de distintas especies Squamata habitantes en Chile, no incluidos en la Tabla 14.1 y Figura 14.1, pues estos datos son básicamente anecdóticos, los cuales han sido extraídos de Donoso-Barros (1966) y de observaciones en el terreno o en el laboratorio (A. Labra datos sin publicar). Estos últimos son indicados en la tabla en parentesis; Localidad: Latitud (S), Longitud (O) y altura (msnm); Hábito/modo: Hábito (N = nocturno, D = diurno) y modo reproductivo (O = ovíparo, V = vivíparo) = Hábito/modo; TC: tamaño de camada; Cópula: Período de la cópula; Preñez: período en el cual se encuentran hembras grávidas y Parto/eclosión: período cuando ocurren estos sucesos, en las distintas especies.

Familia	Especie / subespecie	Localidad	Hábito / modo	TC	Cópula	Preñez	Ovipostura	Partos / eclosión
Gekkonidae	<i>Phyllodactylus gerrhopygus</i>	18-22°, 69-71°	D-O	1-2				
	<i>Garthia gaudichaudi</i>	24°, 21'-30°, 70-72°	N-O				Noviembre-Diciembre	
	<i>Garthia dorbigyi</i>	30-33°, 71-72°	N-O	2			Octubre	Marzo
Tropiduridae	<i>Microlophus heterolepis</i>	18-19°, 70°	D-O	6				
Liolaemidae	<i>Liolaemus</i>							
	<i>L. constanzae</i>	(23° 6', 68° 16', 2250)	D			(Octubre)		
	<i>L. nigrovirens</i>	(23° 20', 68° 40', 2300)	D			(Octubre)		
	<i>L. eleodori</i>	(26° 51' 69° 06', 3670)	D			(Febrero)		
	<i>L. vallecurvensis</i>	(29° 51', 3300)	D			(Febrero)		
	<i>L. monticola</i>	30-37°, 70-73°	D-O	3-4	Octubre	(Noviembre-Enero)	Octubre	
	<i>L. nitidas</i>	30-37°, 70-72°	D-O	5-6				
	<i>L. fuscus</i>	30 43'-37° 26', 70° 15'-73°	D-O	2-3		(Noviembre-Enero)		
	<i>L. lemniscatus</i>	31° -39°, 70-73° 47' (33°, 70°)	D-O	3-4 (6-7)	Septiembre	(Octubre-Diciembre)	Octubre (Octubre-Febrero)	
	<i>L. tenuis</i>	31-42°, 70-74° (33°, 70°)	D-O	(5-6) 6	Agosto, Septiembre	(Octubre/Diciembre-Enero)	Octubre-Noviembre (Diciembre)	
	<i>L. chilensis</i>	32-40°, 71-73° (33°10', 70° 34')	D-O	6 (18)		(Octubre)	(Noviembre)	
	<i>L. fitzgeraldi</i>	(32° 49', 70° 07' 3835)	D			(Diciembre)		
	<i>L. schroederi</i>	(33° 17', 70° 13') 35° 02', 71° 12'	D-V			(Octubre)		
	<i>L. leopardinus</i>	(33° 17', 70° 13')	D-V			(Enero)		
	<i>L. nigroviridis</i>	(33° 17', 70° 13', 2353)	D-O	2				
	<i>L. bellmichi</i>	(23° 33', 70° 40', 100)	D			(Octubre)		
	<i>L. cyanogaster</i>	36° 46'-42° 71-74° (40° 57'S; 700)	D-V			(Diciembre)		
	<i>L. pictus</i>	37-42°, 71-74°	D-V	3-4		(Noviembre)		Enero
	<i>L. tenuis</i>	39° 14', 71° 57'	D-O			(Noviembre)		Enero-Febrero
<i>L. bilronii</i>	(46° 32', 71° 43', 100)	D-O			(Noviembre)			
<i>L. magellanicus</i>	46-53°, 71-74°	D-V	2					
<i>L. lineomaculatus</i>	54°, 68-71°	D-V	2-3					

TABLA 14.2. Continuación

Información de la biología reproductiva de distintas especies Squamata habitantes en Chile, no incluidos en la Tabla 14.1 y Figura 14.1, pues estos datos son básicamente anecdóticos, los cuales han sido extraídos de Donoso-Barros (1966) y de observaciones en el terreno o en el laboratorio (A Labra datos sin publicar). Estos últimos son indicados en la tabla en parentesis; Localidad: Latitud (S), Longitud (O) y altura (msnm); Hábito/modo: Hábito (N = nocturno, D = diurno) y modo reproductivo (O = ovíparo, V = vivíparo) = Hábito/modo; TC: tamaño de camada; Cópula: Período de la cópula; Preñez: período en el cual se encuentran hembras grávidas y Parto/eclosión: período cuando ocurren estos sucesos, en las distintas especies.

Familia	Especie / subespecie	Localidad	Hábito / modo	TC	Cópula	Preñez	Ovipostura	Partos / eclosión
Polychridae	<i>Pristidactylus</i>							
	<i>P. volcanensis</i>	(33° 48', 71° 57')	D-O	(8)			(Enero)	
	<i>P. torquatus</i>	36° 49' -43° 4', 71-74°	D-O	5-6			(Diciembre)	Verano
Scincidae	<i>Cryptoblepharus</i>							
	<i>poecilopleurus</i>	27° 08', 109° 20'	D-O	2				
Teiidae	<i>Callopietes maculatus</i>							
		28-36°, 70-72°	D-O	6				
Colubridae	<i>Tachymenis peruviana</i>							
	<i>Philodryas elegans</i>	17-24°, 67-71°	D-V	6-10	Agosto			Octubre
	<i>Philodryas chamissonis</i>	18° 25', 70° 26' 27-40°, 68-74°	D-O D-O	6 6-8				

Las especies ovíparas de *Liolaemus* del grupo *nigromaculatus* que habitan las costas de Chile, alrededor de los 30°S, presentan una actividad reproductiva anual excepto *L. nigromaculatus*, que presenta mayor actividad reproductiva, teniendo dos puestas por año (Figura 14.1, Ortiz 1981). *Liolaemus bisignatus*, *L. kuhlmanni*, *L. platei*, *L. copiapoensis* y *L. zapallarensis* habitan en lugares arenosos, con escasa vegetación y su alimentación es predominantemente insectívora (Ortiz & Riveros 1976, Ortiz 1981). Según Ortiz (1981), la actividad reproductiva de las hembras se ve mayormente influenciada por las precipitaciones y la disponibilidad de insectos. No obstante, el aumento de la temperatura a principios de la primavera, luego de la hibernación, inicia la última fase de crecimiento rápido de la vitelogénesis que permite la ovulación y cópula en esta época asegurando que la eclosión se produzca antes del otoño (Ortiz 1981).

La excepción está dada en *L. nigromaculatus* que presenta vitelogénesis extendida hasta fines de diciembre, y puestas desde octubre hasta casi la culminación del verano del año siguiente, a fin de febrero (Figura 14.1). En esta especie la espermatogénesis también parece relacionarse principalmente con la temperatura, reduciéndose el desarrollo testicular en forma notable en los meses de verano, cuando las temperaturas son mayores (Ortiz 1981). Los machos de *L. bisignatus*, *L. kuhlmanni*, *L. platei*, *L. copiapoensis* y *L. zapallarensis* presentan recrudescencia a partir de otoño, deteniéndose la espermatogénesis durante la hibernación (marzo - agosto) alcanzando su máxima actividad en primavera, cuando se pueden hallar espermatozoides en el lumen y epidídimo, y reposo en verano (Ortiz 1981). Los machos de *L. nigromaculatus*, presentan en cambio, máxima actividad y presencia de espermatozoides hasta fines del verano, en coincidencia con la presencia de hembras ovígeras en esta época (Figura 14.1).

Leyton & Valencia (1992) estudiaron tres especies de *Liolaemus* que habitan a 700 msnm (*L. gravenhorsti*, *L. lemniscatus* y *L. tenuis*) y tres especies de altura a los 3000 m (*L. bellii*, *L. leopardinus* y *L. nigroviridis*). Las especies ovíparas *L. lemniscatus* y *L. tenuis* presentan un ciclo anual con vitelogénesis de aproximadamente cinco meses que se desarrolla principalmente en primavera, mientras que las hembras ovígeras se encuentran en primavera y verano. En cambio, las especies vivíparas alto-andinas (>2800 msnm) *L. bellii*, *L. leopardinus*, *L. nigroviridis* y *L. gravenhorsti* ubicadas a menor altitud (700 msnm) comparten períodos muy extensos de vitelogénesis que se extienden desde fin del verano hasta fin de la primavera, con la cópula y ovulación en esta época. El período de preñez se extiende por aproximadamente tres o cuatro meses desde mediados de primavera hasta mediados de verano en *L. bellii* y *L. nigroviridis*, mientras que en *L. leopardinus* y *L. gravenhorsti* existe una asincronía intrasexual muy marcada que conlleva a la presencia simultánea en la población de hembras preñadas (estadios tempranos) y hembras realizando vitelogénesis avanzada, con un período de preñez que va desde los dos (Leyton et al. 1980) a los seis meses en el caso de *L. gravenhorsti* y de tres meses en el caso de *L. leopardinus* (Leyton & Valencia 1992).

Las seis especies estudiadas muestran una actividad reproductiva claramente estacional y ciclos anuales con hembras que se reproducen en forma asincrónica (Figura 14.2), siendo las hembras de mayor tamaño las que se reproducen más temprano en la estación reproductiva. La similitud hallada en los ciclos reproductivos entre las especies alto-andinas (>2800 msnm, *L. bellii*, *L. leopardinus*, *L. nigroviridis*) y del valle central (700 msnm, *L. gravenhorsti*; *sensu* Hellmich 1951, 1952), abre una interrogante acerca del origen de la viviparidad y el papel de las restricciones fisiológicas para la reproducción en la historia de vida.

En Chile, la viviparidad en el género *Liolaemus* se ha relacionado con una mayor altitud basada en la hipótesis de clima frío, que predice que el acortamiento de las temporadas de actividad y las bajas temperaturas propias de climas fríos impondrían restricciones desfavorables o deletéreas para el desarrollo en el huevo (Shine 1985). Bajo este paradigma, se considera que *L. gravenhorsti* se habría originado a altas altitudes y que durante las glaciaciones habría descendido hacia los valles reteniendo la condición vivípara y permaneciendo en los mismos, a diferencia del resto de las especies alto-andinas (Fuentes & Jaksic 1979, Hellmich 1951, Hellmich 1952). No obstante, también cabe preguntarse si la viviparidad sería una exaptación en *Liolaemus* originada en los valles, que les hubiera permitido invadir mayores altitudes como propone Méndez-de la Cruz (2007) para el género *Sceloporus*. Esta última posibilidad coincidiría con la propuesta de Hellmich (1952), que las diferentes razas en *Liolaemus*



Hembra grávida de la especie ovípara *Liolaemus nigromaculatus*, foto Christoph Heibl.

pertenecerían al período post-glacial. Más allá de los posibles orígenes de la viviparidad, que llevarán un tiempo de investigación experimental, podemos decir que las similitudes en el ciclo de vida entre las especies vivíparas probablemente se deban a las limitaciones fisiológicas ligadas a la reproducción (para mayor detalle ver la primera y la última sección). La incapacidad de continuar con la vitelogénesis mientras el desarrollo se completa en el nido (como sucede en ovíparas), juntamente con períodos reducidos de actividad característicos de los climas templados, lleva a la existencia de vitelogénesis prolongadas que transcurren desde mediados de verano hasta la próxima primavera. Este patrón se observa en las especies de *Liolaemus* vivíparas estudiadas por Leyton & Valencia (1992), en *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996) y en otras especies vivíparas de reptiles no relacionados filogenéticamente (Tabla 14.1).

El lagarto saxícola *Phymaturus vociferator*, del Parque Nacional Laguna del Laja, se encuentra en condiciones climáticas rigurosas, con largos períodos de hibernación y un período restringido para realizar sus actividades reproductivas (Habit & Ortiz 1996). Los datos reproductivos de *P. vociferator* corresponden a los estudios más australes realizados en Chile, con la única excepción del lagarto vivíparo *Liolaemus magellanicus* que habita en Tierra del Fuego (45° a 55° S) y cuyos datos reproductivos son escasos y no permiten inferir su ciclo (Tabla 14.1 y Figura 14.1; Jacksic & Schwenk 1983). *Phymaturus vociferator* es la única especie en Chile en la que se ha descrito la existencia de un ciclo reproductivo femenino bianual con un período de gestación de aproximadamente un año, que se extiende desde el otoño al verano del siguiente año, y con un período semejante de vitelogénesis (Figura 14.1). Este ciclo reproductivo es similar al hallado en otros *Phymaturus* cisandinos, como *P. antofagastensis* (Boretto & Ibarzüengoytía 2006), *P. tenebrosus* (Ibarzüengoytía 2004) y *P. punae* (Boretto et al. 2007).



Liolaemus leopardinus, foto Mariana Acuña Retamar.

Los lagartos del género *Phymaturus* habitan regiones en las que el período para el crecimiento y la reproducción se halla muy limitado. Bajo climas rigurosos, los tiempos necesarios para completar los ciclos reproductivos femeninos y masculinos se encuentran bajo una fuerte presión de selección, a fin de incrementar la probabilidad de sobrevivencia de los juveniles en su primer año de vida (Shuter & Post 1990, Olsson & Shine 1998, Boretto et al. 2007). En los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* se ha observado que los machos han desarrollado gran variedad de ciclos reproductivos (los que se explican a continuación), que les permiten coordinarse con los ciclos de las hembras (Ibargüengoytía & Cussac 1999). Los machos de *P. vociferator* muestran un ciclo muy similar al hallado en *P. punae*, un lagarto que habita en las altas cumbres de la Reserva Provincial de San Guillermo en la provincia de San Juan, Argentina. Estos machos presentan un ciclo anual y estacional, con comienzo de la espermatogénesis en primavera, finalizando a mediados del verano con abundante cantidad de espermatozoides tanto en túbulos seminíferos como en el epidídimo (Boretto et al. 2007). En cambio en *P. tenebrosus* la espermatogénesis dura un año (Ibargüengoytía 2004), y los machos de *P. antofagastensis* presentan un ciclo continuo y espermatozoides en túbulos o epidídimo durante toda la temporada de actividad (Boretto & Ibargüengoytía 2007), a semejanza de *Microlophus quadrivittatus* (Leyton et al. 1982).

En cambio las hembras del género *Phymaturus* muestran un patrón reproductivo caracterizado por ciclos en su mayoría bianuales. En cuanto al ciclo reproductivo de las hembras de *P. punae*, este es bianual con presencia simultánea de hembras realizando vitelogénesis avanzada o bien, preñez avanzada a mediados del verano. No obstante, a diferencia de *P. vociferator*, no se observaron cópulas de *P. punae*, siendo muy difícil definir si existe o no preñez durante el invierno, y en los estudios histológicos del útero de las hembras adultas, no se hallaron reservorios de espermatozoides. Dos hipótesis pueden ser formuladas para *P. punae*: (1) vitelogénesis prolongada de un año con una preñez de cinco meses durante la temporada de actividad, la cual resulta ser la propuesta más parsimoniosa, dada la ausencia de reserva espermática en hembras. (2) Vitelogénesis durante un período aproximado de cinco meses, con ovulación y cópula en otoño, y gestación de un año como ocurre en *P. vociferator* (Habit & Ortiz 1986, Boretto et al. 2007).

La vitelogénesis prolongada, se ha observado en otras especies vivíparas como *L. bellii*, *L. gravenhorsti*, *L. leopardinus* y *L. nigroviridis* (Leyton & Valencia 1992). En cambio, la preñez durante el invierno no ha podido comprobarse en ninguna de las especies vivíparas estudiadas en Chile o en Argentina, aunque las 12 cópulas observadas por Habit & Ortiz (1986) en *P. vociferator* sugieren fuertemente esta posibilidad. Se requieren estudios histológicos del útero para descartar la hipótesis de la presencia de espermateca, y para descartar que tanto la ovulación como la fecundación se produzcan en la siguiente primavera. También podrían realizarse capturas de hembras durante el invierno, pero a pesar de numerosos intentos, es casi imposible encontrar individuos en esta época, ya que se encuentran en profundidad en las grietas de grandes rocas (N Ibargüengoytía, datos sin publicar).

Los datos de la biología reproductiva de otros reptiles residentes de Chile, como geckos, tropidurinos, y serpientes, han sido obtenidos en su mayoría de Donoso-Barros (1966) y complementados con observaciones no publicadas de campo y de laboratorio de A Labra. Como se observa en la Tabla 14.2, estos datos se refieren en general al modo reproductivo, tamaño de camada y fechas aproximadas de cópula, ovipostura, tiempos de gestación y época de nacimientos/eclosión. Sobre la base de esta información, es posible indicar que en general la cópula se observa desde fin del invierno a principios de primavera (agosto-octubre), las oviposturas ocurren en primavera (octubre-diciembre) y los nacimientos ocurren durante el verano (enero-marzo). Esta recopilación sugiere que, independiente de la familia de la que se trate, la biología reproductiva de estas especies responde a las condiciones impuestas por un clima templado con estacionalidad definida como el hallado en gran parte de Chile, y que la necesidad de incubación durante la primavera y principios de verano aseguran el nacimiento de los neonatos en el verano y la posibilidad de crecer y alimentarse antes del próximo invierno. La única excepción estaría dada en *Tachymenis peruviana* en la que se menciona que los nacimientos ocurrirían en octubre (Donoso-Barros 1966), sugiriendo un caso de preñez durante el invierno. No obstante, es necesario profundizar en el estudio de la biología reproductiva de esta especie para corroborar estos datos y poder determinar lo que sería, junto con *P. vociferator*, el único caso de preñez durante el invierno de especies vivíparas de altas latitudes en el cono sur.

Partenogénesis en *Liolaemus*

Se ha reportado triploidía y mosaicismo en *L. chiliensis* (Lamborot & Alvarez-Sarret 1989) y triploidía en *L. gravenhorsti* (Lamborot & Vásquez 1998, Lamborot et al. 2006), sugiriendo la existencia de partenogénesis actual, o futura en estas especies. Los estudios de Lamborot abren una gama de interrogantes que podrían ser eslabones sumamente interesantes en el estudio evolutivo de la partenogénesis (ver Capítulo 7). Entre ellos se puede mencionar la existencia de poblaciones de *L. chiliensis* con mosaicismo genético, el primer caso de vertebrados en que las células triploides entran en meiosis en machos y producen gametos diploides, y la posible (en caso de existir partenogénesis) coexistencia de la población unisexual con la bisexual (Lamborot et al. 2006). A la fecha, existe un sólo reporte con indicios de partenogénesis en el género *Liolaemus* en Argentina (Baldo et al. 2005). Sin embargo, se requieren estudios complementarios de la ecología, biología reproductiva y genética, para corroborar la partenogénesis en esta, y otras especies de *Liolaemus*.

Patrones reproductivos

La gran diversidad de reptiles de Chile (Donoso-Barros 1966, Veloso & Navarro 1988, Núñez & Jaksic 1992), ofrece un amplio campo para futuros estudios de reproducción.

A la fecha, la mayor parte de los estudios se han centrado en especies al norte de los 37°S, con estudios comparados de los ciclos y la dinámica gonadal a diferentes altitudes (Leyton et al. 1982, Leyton & Valencia 1992), mientras que otros trabajos se han concentrado en un grupo taxonómico en particular como el *nigromaculatus* (Ortiz 1981) o el género *Microlophus* (Goldberg & Rodríguez 1986, Olivares et al. 1987). Dentro de los problemas mayores en relación a información existente de la biología reproductiva, se encuentra la carencia de estudios en reptiles australes (e.g., Jaksic & Schwenk 1983), ofidios en general (e.g., Silva 1940) y geckos (Olivares et al. 1983). Más aún, no existen estudios en polícridos, con la salvedad de los datos aislados reportados por Donoso-Barros (1966) o los datos sin publicar de A Labra (ver Tabla 14.2). Otro aspecto que debiera ser enfatizado en estudios posteriores tiene que ver con el comportamiento asociado a la reproducción (e.g., Habit & Ortiz 1996).

Además, Chile en su gran extensión latitudinal, se comporta como una isla con la cordillera de los Andes al este y el Océano Pacífico al oeste (Fuentes 1978) y presenta una gran cantidad de biotopos que han sido caracterizados en zonas y regiones biogeográficas (ver Capítulo 8). Hellmich (1952) ya hacía referencia a la influencia de los cambios climáticos

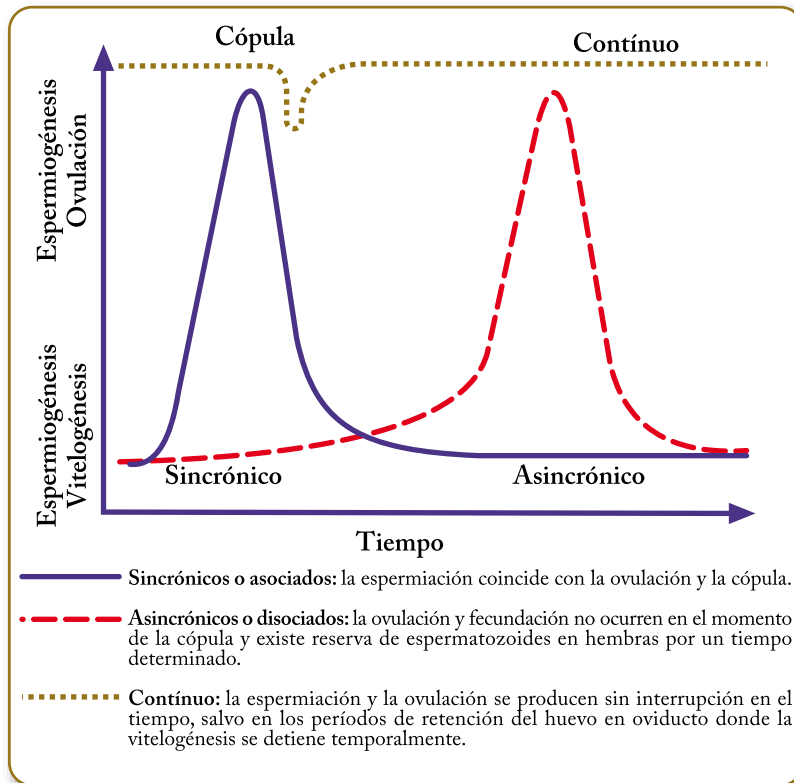


Figura 14.3. Representación de los ciclos reproductivos sincrónicos o asociados; sincrónicos o disociados y continuo. Esquema modificado de Pough et al. (1998).

a lo largo del territorio chileno en el tamaño corporal, el tamaño y número de las escamas, el melanismo, la dieta y el comportamiento de ectotermos. La presente revisión muestra que existe una tendencia tanto latitudinal como altitudinal en los ciclos reproductivos de lagartos, acompañando las diferencias climáticas y de relieve de Chile. Por ejemplo, se pueden observar diferencias intraespecíficas entre las poblaciones de *Microlophus quadrivittatus* con un ciclo continuo en el norte con al menos dos puestas anuales, y hembras disponibles para la reproducción durante gran parte del año (Leyton et al. 1982), mientras que en las poblaciones del sur, la misma especie presenta un ciclo con una puesta anual (Goldberg & Rodríguez 1986, Olivares et al. 1987). Asimismo, se puede observar que, a diferencia de lo que propone Pough et al. (1998) que vinculan los ciclos disociados a los climas rigurosos, los ciclos de los *Liolaemus* de altura, al igual que los del resto de los *Liolaemus* de Chile a diferente latitud y altitud, presentan ciclos sincrónicos mientras que los ciclos de *Microlophus* de la costa (Goldberg & Rodríguez 1986, Olivares et al. 1987) que se encuentran en un clima de características más benignas, presentan ciclos asincrónicos o disociados durante parte del año (Figuras 14.1 - 14.3).

El análisis de los ciclos de vida de los lagartos ovíparos y vivíparos de Chile y su comparación con estudios en Argentina, muestra la existencia de una relación causal entre las características ambientales que condicionan la disponibilidad de recursos térmicos y la vitelogénesis, la preñez, los ciclos femeninos, la tasa reproductiva media anual, la edad de madurez sexual y la longevidad (Tabla 14.1). Pough et al. (1998) caracterizan la historia de vida en tres grupos principales: 1) especies con una puesta anual y madurez sexual tardía (más de un año de vida), 2) especies con puestas o nacimientos múltiples y madurez sexual temprana,



Liolaemus zapallarensis, foto Marcela Vidal Maldonado.

anterior al año de vida, y 3) especies con múltiples puestas y madurez sexual tardía. En el norte de Chile, las poblaciones más nortinas de *Microlophus quadrivittatus* y en el centro de Chile *L. nigromaculatus*, al nivel del mar podrían incluirse en el patrón 2 o 3 de Pough et al. (1998). Para poder determinar con precisión entre los patrones 2 y 3 sería necesario conocer la edad de madurez sexual que sólo se ha observado en algunas de las especies estudiadas de Chile, como por ejemplo en las del grupo *nigromaculatus* (Ortiz 1981). Si bien existen especies con múltiples puestas en un año, es necesario realizar estudios que determinen la edad de madurez sexual, por medio de captura y re-captura, o utilizando esqueletocronología (Piantoni et al. 2006 a, b), para diferenciar entre estos dos patrones. El resto de las especies de altura y del centro-sur de Chile, a excepción de *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996), se enmarcan en la categoría tipo 1 (Tabla 14.1) y presentan ciclos reproductivos similares a los descritos por Saint Girons (1985) para lagartos que viven a grandes altitudes en las montañas del mediterráneo o de las regiones tropicales, en donde el invierno es frío pero soleado y ciertas especies vivíparas presentan gestación durante el invierno (e.g., *Sceloporus bicanthalis*, *S. torquatus*, *S. poinsetti*, Méndez de la Cruz et al. 1998, Gadsen et al. 2005).

En las regiones de climas templado-fríos de Chile y Argentina, donde las posibilidades reproductivas y de crecimiento de la mayoría de los organismos ectotermos se hallan restringidas durante gran parte del año, aparece un cuarto patrón de historia de vida que no se enmarca en ninguna de las clasificaciones previas de Pough et al. (1998) y en el cual podemos incluir a *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996). Este nuevo patrón se caracteriza por la existencia de ciclos femeninos prolongados y probablemente plásticos pudiendo ser anuales a bianuales (*Liolaemus elongatus*: Ibargüengoytía & Cussac 1998; *Homonota darwinii*: Ibargüengoytía & Casalins 2007; *Phymaturus zapalensis*: Boretto & Ibargüengoytía en prensa), bianuales (*P. vociferator*: Habit & Ortiz 1996; *P. tenebrosus*: Ibargüengoytía 2004; *P. antofagastensis*: Boretto & Ibargüengoytía 2006; *P. cf. flagellifer*: Cabezas et al. 2007; *P. punae*: Boretto et al. 2007) o bianuales a trianuales (*L. pictus*: Ibargüengoytía & Cussac 1996). Los ciclos masculinos presentan respuestas variables, no adjudicables a ninguno de los patrones característicos de climas templados (Pudney 1995), observándose importantes diferencias interespecíficas. Existen especies con ciclos masculinos anuales y sincrónicos con el ciclo femenino (*L. elongatus*: Ibargüengoytía & Cussac 1999; *P. vociferator*: Habit & Ortiz 1996; *P. zapalensis*: Boretto & Ibargüengoytía 2005), otros asincrónicos con el ciclo femenino (*P. punae*: Boretto et al. 2007), continuos con producción de espermatozoides durante toda la temporada de actividad (*L. pictus*: Ibargüengoytía & Cussac 1996, *P. antofagastensis*: Boretto & Ibargüengoytía 2006), o con reserva de espermatozoides en el epidídimo (*P. tenebrosus*: Ibargüengoytía 2004).

En resumen, podemos decir que este nuevo y cuarto patrón se caracteriza por ciclos femeninos multianuales con baja disponibilidad de hembras reproductivas en las poblaciones, marcada variabilidad interespecífica de los ciclos reproductivos masculinos, dimorfismo sexual con características propias de competencia intrasexual masculina, y aumento del tamaño de camada o de las crías en las hembras, madurez sexual tardía, longevidad y baja fecundidad (Tabla 14.1).

Saint Girons (1985) describe en las regiones de climas fríos y templado frío ciclos anuales con espermatogénesis estival o de un tipo mixto, vitelogénesis en otoño o en la primavera, ovulación en primavera, desarrollo embrionario en el verano y nacimientos al final del verano o principios del otoño. Este tipo de ciclo es característico de especies del hemisferio norte, donde bajo un clima del tipo continental existen temperaturas medias muy bajas durante el invierno, pero la temporada de actividad es más extensa y con una temperatura media relativamente alta. A similares latitudes en el hemisferio sur (HS), con un clima predominantemente templado marítimo (Amat et al. 2000), la temporada de actividad de los lagartos es más reducida con una temperatura media en primavera y verano menor (Cree 1994, Amat et al. 2000, Ibagüengoytía & Casalins 2007). Bajo estas condiciones, a altas latitudes y altitudes en el HS, existirá una fuerte selección hacia maximizar el primer año de crecimiento de las crías aumentando, de esta forma, la sobrevivencia al primer invierno (Schuter & Post 1990). Cobra entonces una importancia vital, la sincronización del ciclo de reproducción con el ciclo climático, a fin que los neonatos puedan realizar un crecimiento máximo durante el verano y se reduzca el peligro de perecer durante el invierno, asegurando el éxito reproductivo presente y también, el futuro (Schuter & Post 1990, Ibagüengoytía & Casalins 2007). Los nacimientos de primavera o al comienzo del verano en el hemisferio sur (a diferencia de los nacimientos a fin de verano u otoño en el hemisferio norte) estarían favoreciendo no sólo la sobrevivencia de los neonatos sino también, la posibilidad de que las hembras recuperen energía luego de las puestas o partos para iniciar un nuevo ciclo reproductivo, tal como se observa en la mayor parte de los reptiles en Chile (Figura 14.1 y Tabla 14.2).

Comentarios finales

Las restricciones ambientales y las limitaciones fisiológicas ligadas a la reproducción dan como resultado convergencias evolutivas entre diversos linajes trascendiendo la historia filogenética (Shine 1980, Blackburn 1992). De esta forma, especies y géneros de diferentes continentes presentan patrones de historia de vida más similares entre sí, que con especies filogenéticamente más cercanas (Fuentes 1976, Fuentes 1978, Ibagüengoytía & Casalins 2007, Tabla 14.1). Los estudios de los géneros *Liolaemus*, *Phymaturus* y *Homonota* de Argentina y el ejemplo de *P. vociferator* de Chile (Habit & Ortiz 1996) de climas templados fríos muestran que, a altas latitudes o altitudes, diversos aspectos de su historia de vida se parecen más a especies de latitudes similares en Sud África, Nueva Zelanda y Tasmania que a sus congéneres a menores latitudes (Ibagüengoytía & Casalins 2007). Estas regiones se corresponden con las zonas biogeográficas determinadas sobre la base de numerosos estudios de plantas, hongos y artrópodos, tales como la región biogeográfica Andina que comprende las subregiones de Chile Central, la Subantártica y la Patagónica (Morrone 2004, 2006). La región Andina, a su vez, se encuentra dentro del Reino Austral, el cual corresponde a la Gondwana-oeste, y comprende cinco regiones: la Antártica, del Cabo o afro-templada (Sud África), Neoguineana (Nueva Guinea y Nueva Caledonia), la región Australiana templada (sud-este de Australia), y la Neocelandesa (Nueva Zelanda, Morrone 2006).

A menores latitudes, en el centro y norte de Chile, las similitudes en la historia de vida con lagartos del hemisferio norte halladas en esta revisión, coinciden con los resultados de Fuentes (1978), donde demuestra la existencia de convergencias evolutivas entre las comunidades mediterráneas de lagartos del género *Callopietes* y *Liolaemus* de Chile central y lagartos de los géneros *Uma*, *Cnemidophorus* y *Sceloporus* de California y de los géneros *Lacerta* y *Tarentola* de Sardinia. Las convergencias evolutivas en la historia de vida de lagartos de Chile y Argentina apoyan la idea de que Sudamérica sería una composición de dos zonas claramente discernibles, una que corresponde al sur de Sudamérica que se encuentra más estrechamente relacionada con las áreas templadas del Reino Austral, y la zona más tropical de Sudamérica que presenta mayores similitudes con África y Norte América (Morrone 2006).

Esta revisión espera abrir interrogantes y promover la realización de estudios experimentales en Sudamérica que pongan a prueba hipótesis tales como por ejemplo, si los ciclos reproductivos se encuentran más fuertemente ligados a las condiciones climáticas, en especial a la disponibilidad de temperatura y humedad, que a las relaciones filogenéticas. Probablemente las tendencias observadas se deban a una combinación de factores tales como 1) la alta dependencia de la gametogénesis masculina a la temperatura y de la gametogénesis femenina a la disponibilidad de alimento y de reservas energéticas, 2) la dependencia del desarrollo embrionario y de la capacidad de las crías de mantener estable la temperatura corporal, y 3) de las necesidades de crecimiento de los juveniles, en su primera etapa de vida, tanto sea para adquirir la madurez sexual más prontamente, como para sobrevivir el primer invierno, en climas fríos. Como planteó Hellmich en 1952: “El material de *Liolaemus* chilenos (podríamos incluir todos los reptiles) debería ser un campo pródigo de experimentación tanto para el genetista como para el fisiólogo”.

Agradecimientos

En primer lugar quisiera agradecer a Myriam Iturra Cid y Carla Piantoni, por ayudarme en la búsqueda bibliográfica, imprescindible para este trabajo. A Jorgelina Boretto y Víctor Cussac por su lectura crítica y sus comentarios, así como a dos revisores anónimos. Por último quiero agradecer a Manuela Martínez por su apoyo a mí trabajo.

Literatura citada

- Adolph SC & W Porter (1993) Temperature, activity, and lizards life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- Aldridge RD (1979) Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica* 35: 256-261.
- Amat F, G Llorente & MA Carretero (2000) Reproductive cycle of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in its southwestern range. *Amphibia-Reptilia* 21: 463-473.
- Arribas OJ & P Galán (2005) Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927). *Animal Biology* 55: 163-190.

- Aun L & R Martori (1994) Biología de una población de *Homonota horrida*. Cuadernos de Herpetología (Argentina) 8: 90-96.
- Baldo D, CS Abdala & R Juárez (2005) Bellas, gráciles y autosuficientes. Nueva especie unisexual de *Liolaemus*. VI Congreso Argentino de Herpetología: 12. Corrientes.
- Balon EK (1990) Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts of the early ontogeny and evolution of fishes. Guelph Ichthyology Reviews 1: 1-48.
- Bertona M & M Chiaraviglio (2003) Reproductive biology, mating aggregations and sexual dimorphism of the Argentine Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*). Journal of Herpetology 37: 510-516.
- Blackburn DG (1982) Evolutionary origins of viviparity in the reptilia. I Amphibia-Reptilia 3: 185-205.
- Blackburn DG (1992) Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. Integrative & Comparative Biology 32: 313-321.
- Blackburn DG (1994) Review: Discrepant usage of the term "ovoviviparity" in the herpetological literature. Herpetological Journal 4: 65-72.
- Boretto JM & NR Ibargüengoytía (2006) Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. Amphibia-Reptilia 27: 25-36.
- Boretto JM & NR Ibargüengoytía (En prensa) *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: Reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. Journal of Herpetology.
- Boretto JM, NR Ibargüengoytía, JC Acosta, GM Blanco, HJ Villavicencio & JA Marinero (2007) Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. Amphibia-Reptilia 28: 1-7.
- Bull JJ & R Shine (1979) Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. American Naturalist. 114: 296-316.
- Cabezas F, JM Boretto, NR Ibargüengoytía, JC Acosta, G Blanco, E Sanabria, L Quiroga, J Villavicencio & L Lapiur (2007) Estudio morfológico e histológico de la biología reproductiva del lagarto vivíparo *Phymaturus flagellifer* (Liolaemidae) de San Juan, Argentina. VIII Congreso Argentino de Herpetología: 58. Córdoba.
- Callard IP, LA Fileti, LE Pérez, LA Sorbera, G Giannoukous, L Klosterman, P Tsang & JA Mc Cracken (1992) Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. American Zoologist 32: 264-275.
- Cei JM (1986) Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino 4: 1-527.
- Cree A (1994) Low annual reproductive output in female reptiles from New Zealand. New Zealand Journal of Zoology 21: 351-372.
- Cree A & LJ Guillette (1995) Biennial reproduction with a fourteen-month pregnancy in the Gecko *Hoplodactylus maculatus* from southern New Zealand. Journal of Herpetology 29: 163-173.
- Cree A, J Cockrem, M Brown, P Guillette, L Jun, D Newman & G Chambers (1991) Laparoscopy, radiography and blood analyses as techniques for identifying the reproductive condition of female tuatara. Herpetologica 47: 238-249.

- Cree A, J Cockrem & L Guillette (1992) Reproductive cycles of male and female tuatara (*Sphenodom punctatus*) on Stephens Island, New Zealand. *Journal of Zoology* (London) 226: 199-217.
- Crews D & W Garstka (1982) The ecological physiology of a garter snake. *Scientific American* 247: 158-168.
- Crococo MC, NR Iburgüengoytía & VE Cussac (2006) La eclosión de *Liolaemus elongatus*: ¿mucho diente para tan poca cáscara? VII Congreso Argentino de Herpetología: 79. Corrientes.
- Cuellar O, AR Cortez & FR Méndez-de la Cruz (1995) Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolución Biológica* (Italia) 8- 9: 275-282.
- di Castri F (1968) Esquisse écologique du Chili. En: Deboutteville CL & T Rapoport (eds), *Biologie de l'Amérique austral*: 7-52. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- di Castri F & E Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica, Santiago. 160 pp.
- Donoso-Barros R (1966) *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. cxliv + 458 pp.
- Edwards A, SM Jones & E Wapstra (2002) Multiennial reproduction in females of a viviparous, temperate-zone skink, *Tiliqua nigrolutea*. *Herpetologica* 58: 407-414.
- Espinoza RE, JJ Wiens & CR Tracy (2004) Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 16819-16824.
- Flemming AF & JH van Wyk (1992) The female reproductive cycle of the lizard *Cordylus p. polyzonus* (Sauria: Cordylidae) in the Southwestern Cape Province, South Africa. *Journal of Herpetology* 26: 121-127.
- Fuentes ER (1976) Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.
- Fuentes ER (1978) Evolution of lizard niches in Mediterranean habitats. En: di Castri F, DW Goodall & RL Specht (eds), *Ecosystems of the world 11: Mediterranean-type scrublands*: 417-444. Elsevier Science Publishing, Amsterdam.
- Fuentes ER & FM Jaksic (1979) Lizards and rodents: an explanation for their relative species diversity in Chile. *Archivos de Biología & Medicina Experimentales* (Chile) 12: 179-190.
- Fuenzalida M, J Wacyk & D Lemus (1992) Relación entre el desplazamiento de melanosomas y cambios de color en lagartijas machos, *Liolaemus tenuis tenuis*. (estudio ultraestructural). *Revista Chilena de Anatomía* 10: 127-132.
- Gadsen H, FJ Rodríguez-Romero, FR Méndez-de la Cruz & R Gil-Martínez (2005). Ciclo reproductor de *Sceloporus poinsettii* Baird y girard 1852 (Squamata: *Phrynosomatidae*) en el centro del desierto chihuahuense, México. *Acta Zoológica Mexicana* 21: 93-107.
- Gilbert SF (2005) *Biología del desarrollo*. Editorial Médica Panamericana. Argentina. 881 pp.
- Goin JC, OB Goin & GR Zug (1978) *Introduction to herpetology*. Freeman & Company. USA. 378 pp.
- Goldberg SR & E Rodriguez (1986) Reproductive cycles of two iguanid lizards from northern Chile, *Tropidurus quadrivittatus* and *Tropidurus theresioides*. *Journal of Arid Environments* 10: 147-151.
- Gómez PF & J Acosta (1998) Datos biológicos de *Homonota borelli* (Squamata, Gekkonidae) en la provincia de San Juan, Argentina. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile) 69: 123-129.

- Gómez PF, V Bianchi & J Acosta (2005) Relación entre el ciclo reproductivo y los sacos endolinfáticos en una población antrópica de *Homonota borelli* en San Juan, Argentina. VI Congreso de Herpetología: 46. Paraná, Entre Ríos, Argentina.
- Guillette LJ Jr (1981) Fall reproductive activity in high elevation reptiles of the Parque Nacional de Zoquiapan, México. Journal of the Colorado-Wyoming Academy of Science 13: 152.
- Habit EM & JC Ortiz (1994) Ámbito de hogar de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia: Tropiduridae). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 65: 149-152.
- Habit EM & JC Ortiz (1996) Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropiduridae). Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción (Chile) 67: 7-14.
- Halloy M, JM Boretto & NR Iburgüengoytia (2007) Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. South American Journal of Herpetology 2: 141-147.
- Heisig M (1993) An etho-ecological study of an island population of *Tropidurus atacamensis*. Salamandra 29: 65-81.
- Hellmich W (1951) 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*. Investigaciones Zoológicas Chilenas 1: 7-15.
- Hernández-Gallegos O, FR Méndez-de la Cruz, M Villagrán-Santa Cruz & RM Andrews (2002) Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae) from high elevation habitat of central México. Herpetologica 58: 415-421.
- Hews DK & MC Moore (1995) Influence of androgens on differentiation of secondary sex characters in tree lizards, *Urosaurus ornatus*. General & Comparative Endocrinology 97: 86-102.
- Hill WH, AW Gordon & M Anderson (2006) Fisiología animal. Ed. Panamericana. Argentina. 1038 pp.
- Iburgüengoytia NR (2004) Prolonged cycles as a common reproductive pattern in viviparous lizards from Patagonia, Argentina: Reproductive cycle of *Phymaturus patagonicus*. Journal of Herpetology 38: 73-79.
- Iburgüengoytia NR & L Casalins (2007) Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. Journal of Herpetology 41: 71-79.
- Iburgüengoytia NR & VE Cussac (1996) Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): Biennial female reproductive cycle? Herpetological Journal 6: 137-143.
- Iburgüengoytia NR & VE Cussac (1998) Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of southern South America: Plastic cycles in response to climate? Herpetological Journal 8: 99-105.
- Iburgüengoytia NR & VE Cussac (1999) Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropiduridae). Herpetological Journal 9: 111-117.
- Iburgüengoytia NR, ML Renner, JM Boretto, C Piantoni & VE Cussac (2007) Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). Amphibia-Reptilia 28: 235-246.

- Jaksic FM & K Schwenk (1983) Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica* 39: 457-461.
- Lamborot M & E Alvarez-Sarret (1989) Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile (Iguanidae). *Genome* 32: 393-403.
- Lamborot M & M Vásquez (1998) A triploid lizard (*Liolaemus gravenhorsti*) from Chile. *Journal of Herpetology* 32: 617-620.
- Lamborot M, ME Manssur & E Alvarez-Sarret (2006) Triploidy and mosaicism in *Liolaemus chiliensis* (Sauria: Tropiduridae). *Genome* 49: 445-453.
- Leyton V & J Valencia (1992) Follicular population dynamics: its relation to clutch and litter size in Chilean *Liolaemus* lizards. En: Hamlett W (ed), *Reproductive biology of South American vertebrates*: 123-124. Springer-Verlag, New York.
- Lemus D, J Wacyk, V Leyton, C Casanova & MC Palma (1973) Relación entre las variaciones del grosor de la capa muscular, la actividad espontánea y el efecto de la oxitocina en el tracto genital aislado de *Liolaemus gravenhorsti* y *Liolaemus tenuis t.* *Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile)* 9: 11-15.
- Lemus D, J Illanes, M Fuenzalida, Y PazdelaVega & M Garcia (1981) Comparative analysis of the development of the lizard, *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology* 169: 337 – 349.
- Leyton V, E Miranda & E Bustos-Obregón (1980) Gestational chronology in the viviparous lizard *Liolaemus gravenhorsti* (Gray) with remarks on ovarian and reproductive activity. *Archives de Biologie (Bruxelles)* 91: 347-361.
- Leyton V, A Veloso & E Bustos-Obregón (1982) Modalidad reproductiva y actividad cíclica gonadal en lagartos iguánidos de distintos pisos altitudinales del interior de Arica (lat. 18°10'S). En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds), *El hombre y los ecosistemas de montaña*: 1- La vegetación y los vertebrados ectodérmicos del transecto Arica-Lago Chungará: 293-315. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.
- Martori R, R Juárez & L Aun (2002) La taxocenosis de lagartos de Achiras, Córdoba, Argentina: parámetros biológicos y estado de conservación. *Revista Española de Herpetología* 16: 73-91.
- Mayhew WW & S Wright (1970) Seasonal changes in testicular histology of three species of the lizard genus *Uma*. *Journal of Morphology* 130: 163-186.
- Méndez-de la Cruz FR, M Villagran-Santa Cruz & R Andrews (1998) Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54: 521-532.
- Méndez-de la Cruz FR, RN Meza Lázaro, R García Collarzo, M Calderón Espinosa, F Rodríguez Romero & RA Lara Resendiz (2007) Evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus*: avances y perspectivas. VIII Congreso Argentino de Herpetología: 21. Córdoba.
- Morrone JJ (2004) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48: 149-62.
- Morrone JJ (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 464-494.

- Núñez H & FM Jaksic (1992) Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 43: 63-91.
- O'Bryant EL & JWade (2002) Seasonal and sexual dimorphisms in the green anole forebrain. *Hormones & Behavior* 41: 384-395.
- Olivares A, D Estica, J Leiva, C Troncoso & E Bustos-Obregón (1983) Reproductive cycle in *Phyllodactylus gerrhopugus* (Wiegman), 1835. *Microscopía Electrónica & Biología Celular* (Argentina) 7: 39-47.
- Olivares A, L Tapia, O Estica, R Henríquez & E Bustos-Obregón (1987) Reproductive cycle of two coastal *Tropidurus* lizards. *Microscopía Electrónica & Biología Celular* (Argentina) 11: 107-117.
- Olsson M & R Shine (1998) Timing of parturition as a maternal care tactic in an alpine lizard species. *Evolution* 52: 1861-1864.
- Olsson M & R Shine (1999) Plasticity in frequency of reproduction in an Alpine lizard, *Niveoscincus microlepidotus*. *Copeia* 1999: 794-796.
- Olsson M, R Shine, E Wapstra, B Ujvari & T Madsen (2002) Sexual dimorphism in lizard body shape. The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538-1542.
- Ortiz JC (1981) Révision taxonomique et biologie des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata, Iguanidae). Thèse de Doctorat d'État Sciences Naturelles, Université Paris VII. 438 pp.
- Ortiz JC & GM Riveros (1976) Hábitos alimenticios de *Liolaemus nigromaculatus kuhlmani*, Muller & Hellmich. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso* (Chile) 9: 131-140.
- Ortiz JC & TS Zunino (1976) Ciclo reproductor de *Liolaemus nigromaculatus kuhlmani*. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* (Chile) 9: 127-130.
- Packard GC, CR Tracy & Roth JJ (1977) The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biological Reviews* 52: 71-105.
- Parker ED Jr, JM Walker & MA Paulissen (1989) Clonal diversity in *Cnemidophorus*: ecological and morphological consequences. En: RM Dawley & JP Bogart (eds), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*. New York State Museum Bulletin New York state Museum, Albany, New York, USA.
- Pflaumer K (1944) Las lagartijas vivíparas del género *Liolaemus* (Fam. Iguanidae). *Revista Universitaria: Anales de la Academia Chilena de Ciencias Naturales* 29: 113-116.
- Piantoni C, NR Ibagüengoytía & VE Cussac (2006a) Age and growth of the Patagonian lizard *Phymaturus patagonicus*. *Amphibia-Reptilia* 27: 385-392.
- Piantoni C, NR Ibagüengoytía & VE Cussac (2006b) Growth and age of the southernmost nocturnal gecko *Homonota darwini*: a skeletochronological assessment. *Amphibia-Reptilia* 27: 393-400.
- Pough FH, R Andrews, J Cadle, M Crump, A Savitzky & K Wells (1998) *Herpetology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. 577 pp.
- Pudney J (1995) Spermatogenesis in non-mammalian vertebrates. *Microscopy Research & Technique* 32: 459-497.
- Reca A, C Úbeda & D Grigera (1994) Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical* (Argentina) 1: 17-28.

- Saint Girons H (1985) Comparative data on Lepidosaurian reproduction and some time tables. En: Gans C (ed), *Biology of the reptilia* Vol. 15: 35-58. John Wiley & Sons. New York.
- Schulte II JA, RJ Macey, RE Espinoza & A Larson (2000) Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: Multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Shine RD (1980) Reproduction, feeding and growth in the Australian burrowing snake *Vermicella annulata*. *Journal of Herpetology* 14: 71-77.
- Shine RD (1985) The evolution of viviparity in reptiles: An ecological analysis. En: Gans C & F Billet (eds), *Biology of reptilia* Vol. 15: 605-694. John Wiley and Sons. Nueva York
- Shuter BJ & J Post (1990) Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 314-336.
- Silva C (1940) Reproducción vivípara de la culebra de cola corta. *Revista Chilena de Historia Natural* 44: 36-38.
- Van Wyk JH (1991) Biennial reproduction in the female viviparous lizard *Cordylus giganteus*. *Amphibia-Reptilia* 12: 329-342.
- Veloso A & J Navarro (1988) Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 6: 481-539.
- Vial JL & JR Stewart (1985) The reproductive cycle of *Barisia monticola*: A unique variation among viviparous lizards. *Herpetologica* 41: 51-57.
- Vidal M, JC Ortiz & A Labra (2002) Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae), from northern Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 75: 283-292.
- Wilson JL & A Cree (2003) Extended gestation with late-autumn births in cool-climate viviparous gecko from southern New Zealand (Reptilia: *Naultinus gemmeus*). *Austral Ecology* 28: 339-348.
- Zug GR (1993) *Herpetology and introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press. USA. 527 pp.



Ecología nutricional y flexibilidad digestiva en anfibios



Insuetophrynus acarpicus, foto Felipe Rabanal.

Daniel E. Naya, Francisco Bozinovic y Pablo Sabat

El estudio de los procesos digestivos posee importantes implicancias en ecología, ya que las restricciones digestivas pueden influenciar características de historia de vida, tales como el crecimiento, reproducción y sobrevivencia. Estudios realizados en varias especies de vertebrados han mostrado que el sistema digestivo es altamente sensible, y que responde a cambios en las variables bióticas y abióticas del ambiente. Sin embargo, los anfibios, que representan un modelo estándar para el estudio de muchos procesos fisiológicos, han sido pobremente considerados desde el punto de vista de la flexibilidad digestiva. En este capítulo, se revisa y analiza la información actual en esta materia y los ejemplos existentes para especies de anfibios en Chile. En este intento, se identifican tres cuerpos mayores de evidencia empírica, entre los que se incluyen los cambios estacionales en el desarrollo del tracto digestivo, ausencia de modulación dietaria de los atributos del tracto en individuos adultos de varias especies, y una asociación significativa entre la frecuencia de alimentación y la magnitud de la regulación de los procesos y desempeño digestivos.

Una vez que las características de historia natural son consideradas, toda la evidencia apoya las predicciones de la teoría digestiva. Sin embargo, desafortunadamente sólo se posee información parcial para varias hipótesis y los datos de la mayoría de los atributos digestivos se restringen a unas pocas especies, representando sólo unos pocos grupos taxonómicos. Se propone que la fisiología evolutiva y comparada podrá beneficiarse enormemente del estudio de la flexibilidad fisiológica en anfibios.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Los procesos digestivos en ecología	429
Flexibilidad digestiva	431
Recuadro 15.1: Plasticidad y flexibilidad fenotípica	434
Evidencia existente para los anfibios	435
Cambios estacionales en los atributos del tracto digestivo	435
La hipótesis de rigidez digestiva en individuos adultos	437
Frecuencia de alimentación y regulación digestiva	438
El sapo andino. Un caso de estudio	439
¿Rigidez o flexibilidad digestiva?	439
Recuadro 15.2: Integración fenotípica	442
Variación interpoblacional en los atributos digestivos	444
¿Flexibilidad fenotípica o adaptaciones locales?	444
Conclusiones	445
Direcciones a futuro	445
Agradecimientos	446
Literatura citada	447



DANIEL E. NAYA

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad,
Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile

FRANCISCO BOZINOVIC

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Centro de Estudio Avanzados en Ecología y Biodiversidad,
Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile

PABLO SABAT

Departamento de Ciencias Ecológicas,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago, Chile

Los procesos digestivos en ecología

En la actualidad, es evidente que la dieta constituye una de las fuerzas selectivas más potentes de la evolución fenotípica, existiendo numerosos ejemplos de adaptaciones frente a cambios dietarios, tanto a nivel “macroevolutivo” –e.g., cambios en el tamaño corporal o en la dentición– como “microevolutivo” –e.g., organelos blanco de enzimas catabólicas– (Birdsey et al. 2005). En este sentido, es esperable que los atributos del tracto digestivo se hayan encontrado y se encuentren bajo fuertes presiones selectivas, ya que éstos representan el lazo funcional entre la ingesta de energía y la energía disponible para las funciones vitales, tales como el crecimiento, supervivencia y reproducción (Karasov 1990, Secor 2001). A pesar de que esta idea ya fue presentada por Alfred Wallace en la segunda mitad del siglo XIX (citado en Cochran 1987), durante la mayor parte del siglo XX la importancia de los procesos post-ingestivos en ecología fue relativamente olvidada. El gran auge de la teoría de forrajeo óptimo, desde su primera formulación (MacArthur & Pianka 1966, Emler 1966) hasta mediados de los años ochenta, determinó que la mayoría de los trabajos sobre utilización de los recursos alimenticios se enfocaran en el análisis de los procesos pre-ingestivos, como la abundancia de presas y sus tiempos de manipulación (e.g., Bozinovic 1993, Mangione & Bozinovic 2003). No obstante, durante las décadas de los años sesenta y setenta, nuevas evidencias empíricas pusieron en claro la importancia de considerar los procesos y ajustes digestivos. Estas ideas pueden agruparse en tres cuerpos de evidencias:



Alsodes nodosus, foto Juan Luis Celis.

- Diversos trabajos mostraron la existencia de una correlación entre los cambios ambientales estacionales y los atributos del tracto digestivo (Myrcha 1965, Juszczyk et al. 1966, Moss 1972).
- Los modelos de programación lineal utilizados para explicar la selección de dieta, demostraron la importancia de considerar las características de diseño de los organismos (e.g., su anatomía digestiva), junto a las características nutricionales del alimento (Belovsky 1978).
- Trabajos experimentales demostraron la existencia de “cuellos de botella” digestivos sobre las tasas de consumo de alimento (Kenward & Sibly 1977, 1978).

Con la finalidad de explicar de forma integrada las evidencias arriba mencionadas, se desarrolló, a comienzo de los años ochenta, la teoría de digestión (Sibly 1981). Esta teoría postula, de forma análoga a la teoría de forrajeo, que la estrategia digestiva que maximice la asimilación de energía y nutrientes, una vez que un alimento fue ingerido, será favorecida por selección natural. En su versión original, la teoría de digestión está basada en un modelo de optimización que relaciona la ganancia de energía por unidad de alimento ingerido y el tiempo por el cual el alimento es retenido en las cámaras digestivas. Las predicciones básicas de este modelo son:



Pleurodema thaul, foto Nicolás Lagos Silva.

- Si la ingesta es limitante, se debe maximizar el tiempo por el cual el alimento es retenido en las cámaras digestivas.
- Para una cantidad dada de alimento ingerido, existe un tiempo óptimo de retención de la ingesta.
- Cuando se ingieren alimentos de baja calidad se debe aumentar la cantidad de alimento consumido y concomitantemente, el volumen de las cámaras digestivas.

Pocos años después de este primer planteamiento, la teoría de digestión se vio enriquecida por la inclusión de la teoría de reactores químicos, proveniente de la ingeniería química (Penry & Jumars 1986, 1987). El objetivo de los modelos basados en la teoría de reactores, es identificar la configuración intestinal (reactor) y las estrategias digestivas (operaciones) que maximizan la tasa de producción de energía y nutrientes a partir del alimento. La principal ventaja de estos modelos es que las variables estructurales y funcionales del sistema poseen un significado biológico claro, como la arquitectura intestinal, la capacidad intestinal, el nivel de ingesta, la composición de la dieta y la tasa de pasaje de la ingesta. De esta forma se logró, mediante modelos mecanicistas relativamente sencillos, un mayor refinamiento de los planteamientos originales de la teoría de digestión (Martínez del Río et al. 1994). En base a estas dos teorías quedó constituido el marco conceptual, sobre el cual se ha investigado en flexibilidad digestiva en las últimas dos décadas y media.

Flexibilidad digestiva

Siguiendo la definición de flexibilidad fenotípica (ver recuadro 15.1), la flexibilidad digestiva podría definirse como cualquier ajuste en los atributos digestivos (e.g., morfología, histología, fisiología) desarrollado frente a cambios en las condiciones ambientales. Al presente, la flexibilidad digestiva ha sido estudiada en diversas especies animales, principalmente dentro de los vertebrados (ver Karasov & Diamond 1983, Piersma & Lindstrom 1997, Starck 1999, McWilliams & Karasov 2001). Si se considera en forma conjunta todos estos trabajos, queda claro que:

- Un genotipo particular posee el potencial de producir distintos atributos digestivos en respuesta a la variación en las condiciones ambientales físicas y bióticas (Piersma & Lindstrom 1997, Starck 1999).
- La flexibilidad digestiva surge de un compromiso entre los beneficios de procesar el alimento con un tracto digestivo con determinados atributos, y los costos de mantenerlo y cargarlo (Moss 1974, Sibly 1981).

- La flexibilidad digestiva puede observarse en distintos niveles de organización, como el tiempo de retención del alimento (e.g., Derting & Bogue 1993, Lopez-Calleja et al. 1997) y la distribución del alimento en las distintas cámaras digestivas (e.g., Loeb et al. 1991, Dykstra & Karasov 1992), la actividad de las enzimas hidrolíticas (e.g., Sabat et al. 1995, Sabat & Bozinovic 2000) y transportadores de membrana (e.g., Toloza et al. 1991, Konarzewski & Diamond 1994), y la morfometría del tracto digestivo (e.g., Gross et al. 1985, Green & Millar, 1987).
- Los factores causantes de los cambios digestivos más estudiados han sido la cantidad y calidad del alimento, la temperatura ambiental y el estatus reproductivo (Starck 1999, McWilliams & Karasov 2001, Naya et al. 2007a).
- Varios trabajos apoyan la idea de una secuencia progresiva de ajustes desde los niveles energéticamente más económicos (i.e., cambios en la materia existente) a los niveles energéticamente más caros (i.e., síntesis de nueva materia; Derting & Bogue 1993, Nagy & Negus 1993).
- Para organismos ectotermos existe una correlación entre la frecuencia de alimentación en la naturaleza de distintas especies, y la capacidad de regular sus atributos digestivos (Secor & Diamond 2000, Secor 2005a).

Sin embargo, debe notarse que la mayor parte del conocimiento sobre la flexibilidad digestiva arriba mencionado, proviene de dos situaciones particulares:

- Los ajustes realizados por pequeños endotermos (mayoritariamente roedores y aves paseriformes) frente a cambios en la temperatura ambiental y/o la calidad de la dieta y/o el estatus reproductivo.
- Los ajustes realizados por vertebrados ectotermos de medio o gran tamaño (principalmente víboras) después de una ingesta (Karasov & Diamond 1983, Piersma & Lindstrom 1997, Starck 1999, McWilliams & Karasov 2001).

Más allá de las razones prácticas, existen varias razones teóricas para explicar este sesgo en el conocimiento. Por un lado, los pequeños endotermos son interesantes para los estudios de la flexibilidad digestiva dado que:

- Poseen altos costos de mantenimiento, dadas sus elevadas tasas metabólicas peso específicas.
- Muchas especies consumen dietas de baja calidad y/o dietas que varían marcadamente en calidad a lo largo del año.

- La forma por la cual la tasa de ingesta y el volumen del tracto digestivo se escalan con la masa corporal ($M^{0.75}$ y $M^{1.0}$, respectivamente; Hume 1989), determina que la capacidad como tampón del tracto digestivo (i.e., volumen del tracto / tasa de ingesta) sea proporcional a $M^{0.25}$.

Dado que la síntesis de tejido digestivo es energéticamente cara (McBride & Kelly 1990, Wang et al. 2001) –es decir, los animales sólo deberían recurrir a sintetizar más tejido digestivo cuando la capacidad de tampón está agotada– se espera que la flexibilidad digestiva aumente al disminuir el tamaño corporal. Por otro lado, los animales ectotermos de gran tamaño son interesantes desde el punto de vista de la flexibilidad digestiva dado que presentan gastos metabólicos específicos muy bajos, i.e., son considerados sistemas de bajo flujo de energía (*sensu* Pough 1980). Consecuentemente, muchas especies son capaces de pasar largos períodos de tiempo sin consumir alimento, reduciendo el tracto digestivo a su mínima expresión y reconstruyéndolo una vez que una presa es capturada (Secor & Diamond 1995, Starck et al. 2004, Lignot et al. 2005). Por este motivo, algunas especies de reptiles (e.g., *Phyton molurus*) han sido consideradas como excelentes modelos animales para el estudio de la regulación fisiológica (Secor & Diamond 1998, Andersen et al. 2005). Además, el hecho que distintas especies presenten distintas frecuencias de alimentación en la naturaleza, constituye un experimento natural para el estudio de la evolución de los mecanismos de regulación y reconstrucción del tracto digestivo (Secor & Diamond 2000, Secor 2005a).

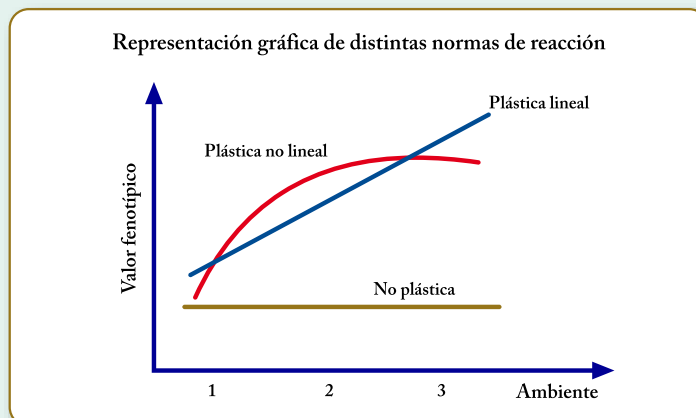


Bufo spinulosus, foto Mariana Acuña Retamar.

Recuadro 15.1: Plasticidad y flexibilidad fenotípica

La plasticidad fenotípica, si bien constituye un tópico muy antiguo en biología, ha sido largamente ignorado hasta hace relativamente poco tiempo (Pigliucci & Preston 2004). Woltreck (1909) fue el primero en hacer referencia a este concepto al analizar cómo el fenotipo de distintas especies de copépodos era afectado por cambios en las condiciones ambientales (e.g., cantidad de nutrientes). Sin embargo, los dos investigadores más influyentes sobre la visión actual del concepto fueron Ivan I Schmalhausen y Anthony D Bradshaw. El primero estableció que la plasticidad sería favorable bajo condiciones ambientales heterogéneas y que el objeto central de la selección natural son las normas de reacción (Schmalhausen 1949). El segundo postuló que la plasticidad es un carácter en sí mismo, genéticamente controlado (i.e., que puede evolucionar independientemente de otros aspectos del fenotipo) y que la plasticidad no es una propiedad de un genotipo entero, sino que debe ser considerada en referencia a un ambiente y rasgos específicos (Bradshaw 1965). A finales de los años sesenta y particularmente a partir de mediados de los años ochenta, el estudio de la plasticidad pasó a constituir una pieza central en biología del desarrollo, genética, ecología y evolución. De acuerdo con Pigliucci & Preston (2004), la larga gestación que tuvo el concepto de plasticidad fenotípica, se debe a que éste se relaciona con aspectos complejos de los organismos y por tanto, aún los primeros pasos para su entendimiento requirieron de un sofisticado conjunto de herramientas conceptuales y analíticas.

La plasticidad fenotípica se define de forma amplia como la propiedad de un genotipo de producir diferentes fenotipos en respuesta a cambios en las condiciones ambientales (Schmalhausen 1949, Bradshaw 1965). La forma más común de representar la plasticidad es a través de una norma de reacción, es decir, a través de una función genotipo-específica que relaciona cada fenotipo con el ambiente en el cual se produce. En otras palabras, una norma de reacción es la trayectoria desarrollada por un genotipo en el espacio ambiente-fenotipo, mientras que la plasticidad es la desviación de dicha trayectoria con respecto a una recta de pendiente cero. Recientemente, se ha sugerido el uso del término flexibilidad fenotípica para referirse a toda variación reversible en el fenotipo de un individuo que es iniciada por cambios ambientales (Piersma & Drent 2003). De esta forma, se diferencia la flexibilidad fenotípica de otros fenómenos históricamente incluidos dentro del concepto de plasticidad fenotípica, como por ejemplo la plasticidad del desarrollo (i.e., cambios irreversibles que resultan como consecuencia de variaciones en el ambiente de desarrollo) y los polifenismos (i.e., producción de una secuencia de generaciones con diferentes fenotipos discretos).



Evidencia existente para los anfibios

La flexibilidad digestiva de anfibios ha sido agrupada de acuerdo a la aproximación metodológica seguida, los factores experimentales evaluados por diferentes autores y el nivel de organización para la cual fue analizada la respuesta digestiva (Tabla 15.1). Dos cosas son importantes de resaltar al respecto. En primer lugar, existe una carencia importante de estudios en anfibios residentes en Chile, con la excepción de *Bufo spinulosus*. En segundo lugar, la evidencia existente puede ser agrupada en tres categorías, las cuales se describen a continuación.

Cambios estacionales en los atributos del tracto digestivo

Juszczyk et al. (1966) analizaron la variación estacional en la masa y la histología (i.e., la estructura de la mucosa estomacal e intestinal) para cinco clases de edades y ambos sexos de *Rana temporaria*. Los principales resultados de este estudio son:

- Los individuos exhibieron una notoria variación estacional en el desarrollo del tracto digestivo, la cual se correlaciona con el ciclo anual de alimentación.
- Durante el período de alta alimentación, las hembras alcanzaron tamaños intestinales mayores que los machos.
- La regresión del tamaño del tracto comienza antes que empiece la estación de inactividad, lo que sugiere un control endógeno de los cambios del tracto digestivo.

A partir de este trabajo, Naya et al. (2003) evaluaron la variación intestinal en el largo del tracto digestivo en la rana común sudamericana (*Leptodactylus ocellatus*). En este caso también se encontró que dicha especie ajusta las dimensiones de sus órganos digestivos frente a cambios estacionales relacionados con la alimentación y la reproducción. Este trabajo también indica que los ajustes realizados por las hembras son de mayor magnitud que los realizados por los machos.

En relación a los ajustes digestivos durante la hibernación, Geuze (1971a, b) describió los cambios histológicos de la mucosa gástrica en *Rana esculenta*, reportando un claro decremento en su desarrollo durante el período de invierno. Nuevamente, el hecho que la activación de la mucosa comenzó antes que el final de la hibernación, sugirió que el control de los cambios digestivos, sería endógeno. Posteriormente, se analizó la variación de la flora bacteriana que se localiza en el intestino grueso de individuos de *R. pipens* durante la hibernación. Este trabajo mostró que, tanto en la naturaleza como en el laboratorio, ocurre un claro cambio en la abundancia y en la composición de la flora intestinal durante

TABLA 15.1

Estudios sobre la flexibilidad digestiva en anfibios. Aprox. = Aproximación metodológica seguida (Obs = observaciones hechas en terreno, Exp = manipulación experimental). Todas las especies son anuros, excepto las marcadas con un asterisco que pertenecen al orden Urodela (modificado de Naya & Bozinovic 2004).

CAMBIOS ESTACIONALES EN LOS ATRIBUTOS DIGESTIVOS				
Especie	Aprox.	Factor Experimental	Nivel de Organización	Referencia
<i>Rana temporaria</i>	Obs		Morfología, Histología	1
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	Obs		Morfología	2
<i>Bufo spinulosus</i>	Obs		Morfología	3
<i>Rana pipens</i>	Obs/Exp	Temperatura	Flora intestinal	4
<i>Rana pipens</i>	Exp	Temperatura	Flora intestinal	5
		Frecuencia de alimentación		
<i>Rana esculenta</i>	Exp	Temperatura	Histología, Ultra-estructura	6
<i>Cyclorana alboguttata</i>	Exp	Ayuno	Morfología	7
<i>Cyclorana alboguttata</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Histología	8
				9
<i>Bufo alvarius</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Transportadores	10
<i>Bufo marinus</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Transportadores	10
<i>Ceratophrys ornata</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Transportadores	10
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Transportadores	10
<i>Pyxicephalus adspersus</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Transportadores	10
<i>Rana catesbeiana</i>	Exp	Ayuno	Morfología, Transportadores	10
<i>Bufo spinulosus</i>	Exp	Ayuno, Composición de la dieta	Morfología, Enzimas	11
HIPOTESIS DE RIGIDEZ DIGESTIVA				
Especie	Aprox.	Factor Experimental	Nivel de Organización	Referencia
<i>Rana catesbeiana</i>	Exp	Composición de la dieta	Morfología, Transportadores	12
<i>Bufo spinulosus</i>	Exp	Composición de la dieta	Enzimas	13
<i>Xenopus laevis</i>	Exp	Composición de la dieta	Enzimas	14
RELACION ENTRE LA FRECUENCIA DE ALIMENTACION Y LA REGULACION DIGESTIVA**				
Especie	Aprox.	Factor Experimental	Nivel de Organización	Referencia
<i>Rana catesbeiana</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Rana pipens</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Hyla regilla</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Hyla cadaverina</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Bufo marinus</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Ceratophrys ornata</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Pyxicephalus adspersus</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Tarbica granulose*</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
<i>Tarbica torosa*</i>	Exp	Frecuencia de alimentación	Transportadores	15
OTROS ESTUDIOS				
Especie	Aprox.	Factor Experimental	Nivel de Organización	Referencia
<i>Bufo melanostictus</i>	Exp	Dosis de tiroxina	Enzimas	16
<i>Pseudacris crucifer</i>	Exp	Deshidratación	Contenido de agua del intestino	17

** Cabe notar que esta idea fue originalmente propuesta por Secor & Diamond (1996) en forma de resumen de la Sociedad de Biología Integrativa y Comparativa (USA), en el cual los autores ya brindan algunos datos al respecto.

Referencias: 1- Juszczuk et al. 1966, 2- Naya et al. 2003, 3- Naya 2006, 4- Gosling et al. 1982a, 5- Gosling et al. 1982b, 6- Geuza 1971a, b, 7- Cramp & Franklin 2003, 8- Cramp & Franklin 2005, 9- Cramp et al. 2005, 10- Secor 2005b, 11- Naya et al. 2005, 12- Toloza & Diamond 1990a, b, 13- Sabat & Bozinovic 1996, 14- Sabat et al. 2005, 15- Secor 2001, 16- Bhattacharyya et al. 2002, 17- Churchil & Storey 1994.

la hibernación (Gosling et al. 1982a). Más aún, resultados obtenidos por los mismos autores, sugieren que el decremento en la temperatura, más que la ausencia de comida, es el factor que determina los cambios observados (Gosling et al. 1982b). En los últimos años se ha evaluado el efecto de la estivación sobre la morfometría e histología intestinal encontrándose que largos períodos de inactividad resultan en un marcado decremento del desarrollo del tracto digestivo (Cramp & Franklin 2003, 2005, Cramp et al. 2005).

La hipótesis de rigidez digestiva en individuos adultos

Tolosa & Diamond (1990a, b) evaluaron los cambios ontogénicos a nivel de los transportadores de membrana y de la morfometría intestinal en *Rana catesbeiana*. Luego, estos autores analizaron la flexibilidad de ambos rasgos bajo distintos tratamientos dietarios, encontrando que, a diferencia de los individuos pre-metamórficos, los ejemplares adultos no poseían la capacidad de ajustar sus atributos digestivos al cambiar la calidad de la dieta. Posteriormente, Sabat & Bozinovic (1996), usaron estos resultados para formular la hipótesis de rigidez digestiva en anfibios adultos, la cual pusieron a prueba en la especie *Bufo spinulosus* presente en Chile. En este caso se evaluó la actividad de tres enzimas digestivas (sucrasa, maltasa y trealasa) y los resultados obtenidos fueron congruentes con los publicados anteriormente, i.e., los individuos adultos fueron incapaces de modular los atributos digestivos en respuesta a cambios en la composición de la dieta.



Bufo variegatus, foto Myriam Iturra Cid.

Sin embargo, recientemente se evaluó por primera vez la capacidad de modulación enzimática frente a cambios dietarios en el anuro *Xenopus leavis* que presenta una dieta omnívora (Sabat et al. 2005). Se encontró que dicha especie si posee la capacidad de regular la actividad de la aminopeptidasa-N (la cual fue mayor en una dieta rica en proteínas), pero no la actividad de la maltasa. Este resultado sugiere entonces que la hipótesis de rigidez digestiva para anfibios adultos podría estar relacionada con los hábitos tróficos de las especies, más que a una generalización válida para todo el grupo (Sabat et al. 2005).

Frecuencia de alimentación y regulación digestiva

Probablemente, los resultados más interesantes en cuanto a la flexibilidad digestiva de los anfibios, es la relación interespecífica entre la frecuencia de alimentación en la naturaleza y la capacidad de regular los atributos digestivos. Secor (2001) analizó el incremento factorial en la capacidad de ingerir aminoácidos y azúcares (e.g., L-prolina, L-leucina y D-glucosa) en siete especies de anuros, encontrando una clara relación entre la frecuencia de alimentación en la naturaleza y la capacidad de modulación digestiva. De forma similar cuando se estudió el efecto del ayuno sobre la morfometría y la histología digestiva de cuatro especies que estivan y cuatro



Batrachyla leptopus, foto Juan Luis Celis.

que no lo hacen, se observó que las primeras tienen la capacidad de regular los atributos en el corto plazo de forma mucho más notoria que las segundas (Secor 2005b). Todos estos resultados son congruentes con los obtenidos para distintas especies de reptiles (e.g., Secor & Diamond 2000, Secor 2001) y sugieren que los anfibios pueden representar un modelo interesante de regulación digestiva (ver Secor & Diamond 1998).

El sapo andino. Un caso de estudio

En esta sección se presentan los resultados de trabajos referentes a la flexibilidad digestiva del sapo andino (*Bufo spinulosus*). En particular, se intenta mostrar cómo esta especie presente en Chile ha servido de modelo para poner a prueba distintas hipótesis generales sobre flexibilidad fisiológica en anfibios.

¿Rigidez o flexibilidad digestiva?

Recientemente, se utilizaron ejemplares de *Bufo spinulosus* para poner a prueba las hipótesis de variación estacional y de rigidez digestiva en anfibios (Naya et al. 2005). En este trabajo se evaluó la respuesta frente a cambios en la cantidad (ayuno vs. alimento *ad libitum*) y la calidad (una dieta rica en proteína vs. una rica en carbohidratos) sobre la morfología digestiva (el largo y la masa de los órganos) y la actividad de dos enzimas digestivas (maltasa y aminopeptidasa-N). Con este diseño se pudo evaluar la relación entre dos hipótesis previamente aceptadas, y que aparecían poco congruentes entre ellas. Específicamente se planteó que:

- Si los cambios estacionales en las dimensiones del tracto digestivo son producto de la cantidad de alimento consumido, entonces debería ocurrir un incremento en el tamaño del tracto digestivo en los grupos con mayor cantidad de alimento disponible (hipótesis de cambios estacionales).
- Si los anfibios adultos no son capaces de regular la actividad de las enzimas digestivas al cambiar la composición del alimento, entonces, no debería haber diferencias en la actividad enzimática cuando los individuos se alimentan con distintas dietas (hipótesis de rigidez digestiva).

Los resultados obtenidos fueron congruentes con ambas hipótesis, encontrándose que la morfometría gruesa del tracto digestivo fue afectada por la cantidad de alimento disponible, pero no por la calidad del mismo, mientras que la actividad enzimática no fue afectada ni por la calidad ni por la cantidad de alimento. El hecho que la actividad enzimática no haya sido afectada por la cantidad de alimento mientras que la morfometría sí, sugiere que la atrofia

del intestino no está asociada a una degradación de las velocidades. Este resultado, que fue previamente demostrado para otros grupos taxonómicos (Secor & Diamond 1995, Karasov et al. 2004), indica que los individuos pueden reducir los costos asociados a la mantención del tejido digestivo, manteniendo cierta capacidad para degradar y absorber alimento, de presentarse la ocasión.

Por otra parte, se encontró una correlación positiva entre la actividad de las dos enzimas digestivas estudiadas, una implicada en la degradación de azúcares y la otra en la degradación de aminoácidos (Figura 15.1). Este resultado, que también ha sido reportado para otros grupos de vertebrados -e.g., aves (Sabat et al. 1998), mamíferos (Naya et al. 2008)- a la fecha no tiene una explicación clara. Probablemente, la correlación positiva sea una consecuencia de la propia falta de modulación enzimática. Es decir, al momento del sacrificio de los animales existe una variación aleatoria entre individuos en el desarrollo de los enterocitos, y este desarrollo diferencial determina simultáneamente el nivel de las enzimas digestivas. Por el contrario, cuando ocurre una modulación enzimática específica, la producción de la enzima que es regulada se hace independiente de la producción de otras enzimas, y esto determina la ausencia de correlación entre sus actividades (Figura 15.2). Finalmente, cabe mencionar que datos preliminares para ejemplares de *Bufo spinulosus* provenientes de una población de altura (localidad de Farellones, 33° 30' S, 70° 25' W; 2800 msnm) que hiberna durante varios meses, indican que la regulación en la morfometría digestiva reportada en el laboratorio ocurriría también en la naturaleza (Naya DE, C Veloso & F Bozinovic, datos no publicados).

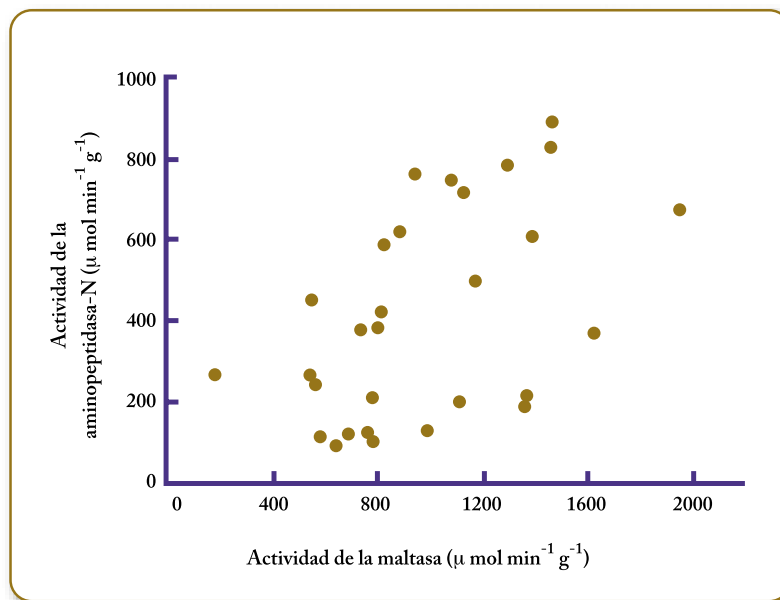


Figura 15.1. Correlación entre la actividad específica de la maltasa y la aminopeptidasa-N ($r = 0,49$, $P = 0,01$) en *Bufo spinulosus* consumiendo distintas cantidades y calidades de alimento (modificado de Naya et al. 2005).

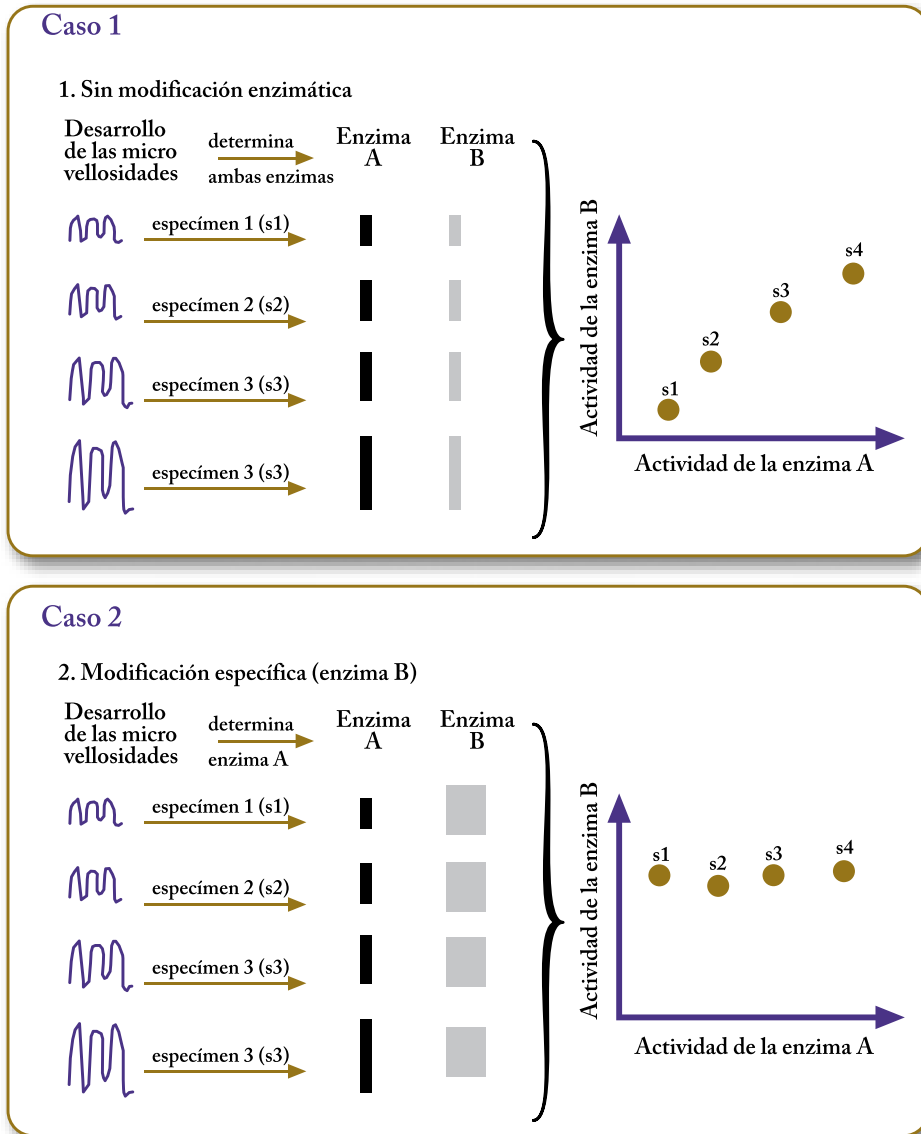
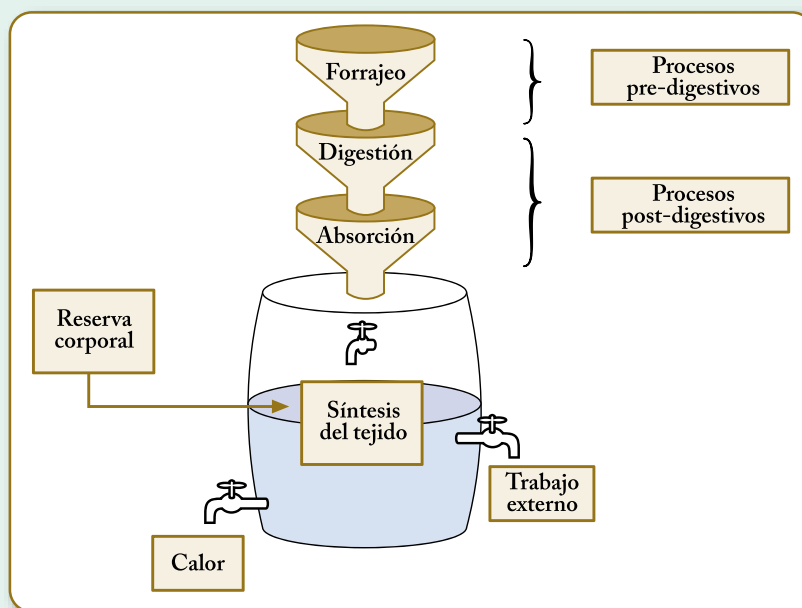


Figura 15.2. Representación gráfica de una posible explicación para la correlación entre la actividad de dos enzimas digestivas. En ausencia de modulación enzimática (caso 1), la variación entre individuos en el desarrollo de las vellosidades al momento del sacrificio de los mismos determina la cantidad de ambas enzimas, lo que resulta en una correlación positiva entre la actividad de éstas. Por el contrario, cuando ocurre modulación enzimática (caso 2), la regulación de una enzima (en el ejemplo la enzima B) se hace independiente de la producción de otras enzimas digestivas, llevando a una pérdida de la correlación entre sus actividades.

Recuadro 15.2: Integración fenotípica

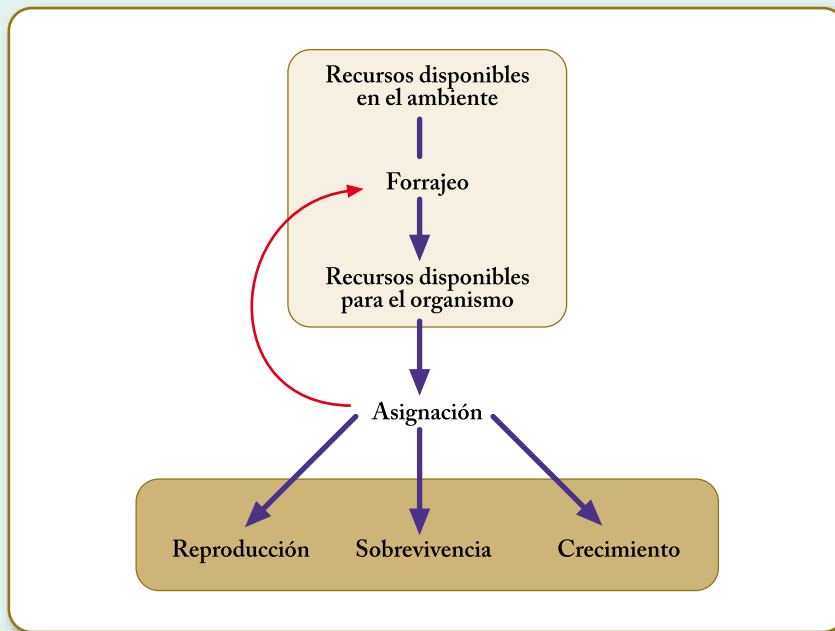
A pesar del rol central de la flexibilidad digestiva para enfrentar cambios en las condiciones ambientales, los organismos pueden realizar ajustes en muchos otros rasgos (conducta, anatomía y fisiología de otros sistemas) al cambiar el ambiente. Una forma sencilla de representar la interacción entre estos ajustes es a través del “modelo del barril” (Wiener 1992), el cual ilustra de forma gráfica los procesos de entrada y salida de energía a un organismo. En este modelo un organismo es representado por un barril, el cual presenta: (1) una serie de entradas –forrajeo, digestión, absorción– representadas por una serie de embudos dispuestos en serie, (2) una serie de salidas –mantenimiento, trabajo externo, síntesis de tejido– representadas por una serie de llaves dispuestas en paralelo y (3) una reserva representada por una cantidad de fluido dentro del barril. Cuando las condiciones ambientales cambian los organismos puede responder modificando el tamaño de los embudos (e.g., forrajear más, incrementar el tamaño del tracto digestivo), la abertura de las llaves (e.g., disminuir la actividad, el crecimiento, o la inversión reproductiva), o simplemente usando el fluido almacenado (e.g., usar las reservas corporales).



Representación gráfica de los principales procesos energéticos en los cuales están involucrados los organismos (modificado de Weiner 1992).

A pesar de la sencillez conceptual del modelo de Wiener (1992), el balance energético de un organismo depende de una gran cantidad de vías intercorrelacionadas. Esta complejidad dificulta en gran manera el entendimiento proximal de cómo los organismos ajustan sus entradas y salidas de energía frente a cambios en las condiciones ambientales. Además, debe considerarse que cada uno de estos ajustes fenotípicos que afectan el balance energético ocurre dentro de una ventana temporal propia. Por ejemplo, sólo considerando los ajustes digestivos con demostrada implicancia en el metabolismo energético de un organismo, se pueden identificar procesos a corto plazo (e.g., degradación mecánica del alimento y secreción de enzimas), mediano plazo (e.g., síntesis de proteínas de detoxificación y reparación de tejido) y largo plazo (e.g., síntesis de nuevo tejido digestivo).

La principal consecuencia de la complejidad mencionada en el párrafo anterior, ha sido una falta de trabajos que evalúen los pasos intermedios que conectan cambios en los factores externos con la adecuación biológica de los organismos. En este sentido, diversos autores han planteado que si bien tanto los procesos fisiológicos subyacentes a la asignación de energía (e.g., utilización de distintas dietas), como los resultados de esta asignación sobre los rasgos de historia de vida (e.g., compromisos entre rasgos) han sido extensivamente estudiados, ambos procesos han sido considerados generalmente de forma separada. Sin embargo, cabe mencionar que esta división ha empezado a disminuir en los últimos años (ver Naya et al. 2007b). El reconocimiento de la importancia de los procesos de integración fenotípica para entender la ecología de organismos (y sus consecuencias a escalas mayores), así como la propia evolución fenotípica, ha determinado que esta área de investigación adquiera un papel central en ecología y evolución (Pigliucci & Preston 2004).



Representación gráfica de la interacción entre los procesos de forrajeo, asignación de recursos y rasgos de historia de vida (modificado de Boggs 1992). Los procesos de utilización de energía (rectángulo claro) han sido estudiados de forma relativamente independiente de los procesos de asignación de energía (rectángulo oscuro).

Variación interpoblacional en los atributos digestivos

Uno de los puntos para los cuales existe muy poca información en relación a la flexibilidad digestiva, y para la flexibilidad fisiológica en general, es el análisis de la variación entre poblacionales de una misma especie. En este sentido, la fisiología ha considerado históricamente a la especie como el nivel fundamental de análisis (Bennett 1987). Sin embargo, es claro que entender la variabilidad entre poblaciones es de vital importancia para comprender la diversidad y evolución de los rasgos fisiológicos.

Las poblaciones de *Bufo spinulosus* que habitan en el norte de Chile constituyen un modelo ideal para investigar la variabilidad entre poblaciones en los rasgos digestivos. Esto se debe a que distintas poblaciones que habitan ambientes contrastantes dentro de una misma región presentan dietas muy diferentes. Valiéndose de estas circunstancias, Núñez et al. (1982) analizaron los atributos digestivos de individuos adultos provenientes de la localidad de El Tatio, que consumen principalmente algas cianofitas, y de individuos adultos provenientes de las poblaciones de San Pedro de Atacama, los cuales consumen principalmente artrópodos. Como era esperable de acuerdo a la teoría de digestión, se encontraron mayores largos intestinales en los individuos de El Tatio que en los de San Pedro de Atacama. En la misma dirección, Naya (2006) comparó los largos del tracto digestivo de individuos provenientes de la población costera de Azapa, los cuales consumen un alto porcentaje de material vegetal (Valencia et al. 1982), contra individuos de poblaciones de altura como Putre y Parinacota. Nuevamente, los resultados obtenidos fueron congruentes con lo predicho por la teoría de digestión, es decir, los individuos provenientes de Azapa presentaron mayores largos intestinales que los provenientes de las poblaciones de Putre y Parinacota (Naya 2006).

¿Flexibilidad fenotípica o adaptaciones locales?

Como ya se ha mencionado, *Bufo spinulosus* presenta: (1) la capacidad de regular las dimensiones del tracto digestivo de acuerdo a la cantidad de alimento ingerido y (2) los individuos provenientes de poblaciones donde hay un alto consumo de material vegetal, tienen largos intestinales mayores que individuos de poblaciones que consumen mayoritariamente presas animales. Una pregunta interesante es si estas diferencias poblacionales son totalmente explicadas por la flexibilidad digestiva o se deben más bien a procesos de adaptación local de las distintas poblaciones. A favor de la primera idea hay dos líneas de evidencia. Por un lado, estudios sobre la diferenciación genética entre las poblaciones del norte de Chile sugieren que hay una baja diferenciación genética entre las mismas (Méndez et al. 2004). Por otro lado, el patrón de flexibilidad demostrado experimentalmente es congruente con las diferencias morfométricas entre las poblaciones (Naya et al. 2005). Es decir, las poblaciones que consumen alimento de menor calidad, probablemente deban compensar esta deficiencia ingiriendo mayor cantidad de alimento, factor que puede determinar un incremento del tamaño intestinal.

Conclusiones

El uso de los anfibios en el estudio de problemas fisiológicos predata la fundación de la fisiología moderna. Sólo a manera de ejemplo, se puede mencionar que Marcello Malpighi en el siglo XVII estudió la función renal tomando estos organismos como modelo animal. Más aún, durante el siglo pasado, los anfibios se constituyeron en un grupo taxonómico estándar para el estudio de diversos procesos biológicos (Feder 1992). Desde la perspectiva de la fisiología digestiva, los anfibios poseen ciertas características que los convierten en un grupo muy interesante, por corresponder a organismos de bajo flujo de energía y altas eficiencias de conversión (Pough 1980). Sin embargo, la mayor parte del conocimiento actual sobre la flexibilidad digestiva no incluye a los anfibios. Aparentemente, esta tendencia parece estar cambiando ya que en lo que va de la presente década ha ocurrido un notable desarrollo del conocimiento de la flexibilidad digestiva de pequeños vertebrados ectotermos. De hecho más de un tercio de todos los artículos existentes sobre el tema en pequeños reptiles y anfibios han sido publicados en los últimos cinco años (Naya 2006).

En cuanto al contenido de estos trabajos, se pueden distinguir tres cuerpos principales de evidencia (Naya & Bozinovic 2004). Primero, el estudio observacional de la flexibilidad de los atributos digestivos indica que los anfibios tiene la capacidad de ajustar dichos rasgos en una base estacional. Esto es esperable ya que las especies estudiadas habitan zonas templadas donde ocurre una marcada estacionalidad en las variables bióticas y abióticas. Segundo, para la mayoría de las especies estudiadas no parece haber una modulación dietaria de los atributos digestivos. Esto también es esperable ya que la mayoría de los anfibios adultos presentan rangos pequeños de variación en la calidad de la dieta naturalmente consumida. Más aún, cuando se evaluó una especie con una dieta relativamente diversificada (*Xenopus leavis*), se encontró que los individuos modificaron la actividad de enzimas digestivas al cambiar la calidad de la dieta. Tercero, existe una correlación entre la frecuencia de alimentación en la naturaleza y la capacidad de regulación digestiva, de forma tal que las especies que pueden soportar largos períodos de inactividad (meses) sin forrajear, presentan una flexibilidad mayor que las especies que se alimentan frecuentemente. En conclusión, los resultados sobre la flexibilidad fisiológica para los anfibios son –al ser interpretados conjuntamente con información sobre la historia natural de estas especies– enteramente congruentes con lo propuesto por la teoría de digestión (*sensu* Sibly 1981).

Direcciones a futuro

Para finalizar este capítulo, se desea puntualizar algunas direcciones futuras que serían interesantes de considerar: (1) la idea de que los cambios estacionales en los atributos digestivos estarían bajo control endógeno, es apoyada únicamente por algunas evidencias circunstanciales. Por tanto, experimentos que permitan separar las condiciones naturales de las experimentales son necesarios para validar esta hipótesis. (2) Algunos trabajos desarrollados en mamíferos

sugieren que los organismos ajustan sus atributos digestivos desde los niveles energéticamente más económicos a los energéticamente más caros (Derting & Bogue 1993, Nagy & Negus 1993, Naya et al. 2005). Sería interesante entonces, realizar experimentos en anfibios para evaluar la respuesta digestiva a distintos niveles de organización frente a cambios en un factor cuya intensidad pueda ser modulada (i.e., permita generar un gradiente). (3) A pesar de que la diversidad trófica de los anfibios puede considerarse baja, algunas especies se escapan a este patrón proveyendo un sustrato interesante para poner a prueba la hipótesis de modulación dietaria. Más aún, a futuro sería interesante ver el rol de ciertos componentes específicos de la dieta (e.g., la quitina) sobre los atributos digestivos. (4) Históricamente, la flexibilidad en rasgos perteneciente a distintos niveles fenotípicos -e.g., morfología, fisiología, comportamiento, historia de vida- ha sido estudiada de forma bastante aislada (Miner et al. 2005, Naya & Bozinovic 2006). Por tanto, a futuro sería muy interesante estudiar como la flexibilidad a nivel digestivo se relaciona con la flexibilidad en otros sistemas, lo que permita avanzar nuestro entendimiento sobre los procesos de integración fenotípica (ver recuadro 15.2). (5) Como ya se ha mencionado, las poblaciones de *Bufo spinulosus* que habitan el norte de Chile, junto con poblaciones de otras especies, constituyen un modelo ideal para el estudio de la variabilidad entre poblaciones en los rasgos digestivos. Sería además interesante realizar experimentos de jardín común donde individuos de las distintas poblaciones sean estudiados en dos o más ambientes fijos (e.g., dietas de distinta calidad).

La clase Amphibia exhibe una extraordinaria diversidad biológica, habiendo persistido a los desafíos ambientales de nuestro planeta durante millones de años (Feder 1992). El reconocimiento reciente de ciertos fenómenos relacionados con la ecología de este grupo, como su rol de ser un nexo entre las comunidades terrestres y acuáticas (Duellman & Trueb 1994, Stebbins & Cohen 1997) o el fenómeno de declinación global de las poblaciones (Wake 1991, Alford & Richards 1999), ha elevado el interés de investigar a estos organismos. Aquí se propone que la fisiología ecológica y evolutiva podría enriquecerse en gran manera con el estudio de la flexibilidad fenotípica en los anfibios.

Agradecimientos

Financiado por DIPUC-FCB (P Universidad Católica de Chile) y CONICYT (Chile) a DEN y FONDAP 1501-0001 (Programa 1) a FB y PS. DEN dedica este trabajo a Rodrigo Vargas Anido y en él a todos aquellos, que sin saberlo, siguen la ética de la virtud aristotélica. Los autores agradecen los comentarios de Carlos Navas y de un revisor anónimo.

Literatura citada

- Alford RA & SJ Richards (1999) Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology & Systematics* 30: 133 - 165.
- Andersen JB, BC Rourke, VJ Caiozzo, AF Bennett & JW Hicks (2005) Postprandial cardiac hypertrophy in pythons. *Nature* 434: 37-38.
- Belovsky GE (1978) Diet optimization in a generalist herbivore: The moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105-134.
- Bennett AF (1987) Interindividual variability: An underutilized resource. En: Feder ME, AF Bennett, RB Huey & W Burggren (eds), *New directions in ecological physiology*: 147-169. Cambridge Univ. Press, New York.
- Bhattacharyya SK, KK Caki & KK Misra (2002) Effect of thyroxine on some digestive enzymes of the adult male toad, *Bufo melanostictus*. *Folia Biologica (Cracovia)* 50: 83-90.
- Birdsey GM, J Lewin, JD Holbrook, VR Simpson, AA Cunningham & CJ Danpure (2005) A comparative analysis of the evolutionary relationship between diet and enzyme targeting in bats, marsupials and other mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 833-840.
- Boggs CL (1992) Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. *Functional Ecology* 6: 508-518.
- Bozinovic F (1993) Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 375-382.
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Churchill TA & KB Storey (1994) Effects of dehydration on organ metabolism in the frog *Pseudacris crucifer* –hyperglycemic response to dehydration mimic freezing-induced cryoprotectant production. *Journal of Comparative Physiology* 164 B: 492-498.
- Cochran PA (1987) Optimal digestion in a batch-reactor gut: The analogy to partial prey consumption. *Oikos* 50: 268-270.
- Cramp RL & CE Franklin (2003) Is re-feeding efficiency compromise by prolonged starvation during aestivation in the green striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*? *Journal of Experimental Zoology* 300A: 126-132.
- Cramp RL & CE Franklin (2005) Arousal and re-feeding rapidly restores digestive tract morphology following aestivation in green-striped burrowing frogs. *Comparative Biochemistry & Physiology* 142: 451-460.
- Cramp RL, CE Franklin & EA Meyer 2005. The impact of prolonged fasting during aestivation on the structure of the small intestine in the green-striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*. *Acta Zoologica (Estocolmo)* 86: 13-24.
- Derting, TL & BA Bogue (1993) Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* 74: 59-68.
- Duellman WE & L Trueb (1994) *Biology of amphibians*. Baltimore. Johns Hopkins University Press. Londres. 696 pp.
- Dykstra CR & WH Karasov (1992) Changes in gut structure and function of house wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiological Zoology* 65: 422-442.

- Emlen JM (1966) The role of time and energy in food preferences. *American Naturalist* 100: 611-617.
- Feder ME (1992) A perspective on environmental physiology of the amphibians. En: Feder ME & WW Burggren (eds), *Environmental physiology of the amphibians*: 1-6. University of Chicago, Chicago and London Press. Londres.
- Geuze JJ (1971a) Light and electron microscope observations on the gastric mucosa of the frog (*Rana esculenta*): I. Normal structure. *Zeitschrift für Zellforschung* 117: 87-102.
- Geuze JJ (1971b) Light and electron microscope observations on the gastric mucosa of the frog (*Rana esculenta*): II. Structural alternations during hibernation. *Zeitschrift für Zellforschung* 117: 103-117.
- Gosling J, WJ Loesche & GW Nace (1982a) Large intestine bacterial flora of nonhibernating and hibernating leopard frogs (*Rana pipens*). *Applied & Environmental Microbiology* 44: 59-66.
- Gosling J, Loesche WJ & GW Nace (1982b) Response of intestinal flora of laboratory-reared leopard frogs (*Rana pipens*) to cold and fasting. *Applied & Environmental Microbiology* 44: 67-71.
- Green DA & JS Millar (1987) Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2159-2162.
- Gross JE, Z Wang & BA Wunder (1985) Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 66: 661-667.
- Hume ID (1989) Optimal digestive strategies in mammalian herbivore. *Physiological Zoology* 62: 1145-1163.
- Juszczyk W, K Obrzut & W Zamachowski (1966) Morphological changes in the alimentary canal of the common frog (*Rana temporaria* L.) in the annual cycle. *Acta Biologica Cracoviensia (Series: Zoologia)* 9: 239-246.
- Karasov WH (1990) Digestion in birds: Chemical and physiological determinants and ecological implications. En: Morrison ML, CJ Ralph, J Verner & JR Jehl (eds), *Avian foraging: Theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology* No. 13: 391-415. Cooper Ornithological Society, Kansas.
- Karasov WH & JM Diamond (1983) Adaptive regulation of sugar and amino acid transport by vertebrate intestine. *American Journal of Physiology* 245: G443-G462.
- Karasov WH, B Pinshow, JM Starck & D Afik (2004) Anatomical and histological changes in the alimentary tract of migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*): A comparison among fed, fasted, food-restricted, and refed birds. *Physiological & Biochemical Zoology* 77: 149-160.
- Kenward RE & RM Sibly (1977) A woodpigeon (*Columba palumbus*) feeding preference explained by a digestive bottle-neck. *Journal of Applied Ecology* 14: 815-826.
- Kenward RE & RM Sibly (1978) Woodpigeon feeding behaviour at brassica sites. *Animal Behavior* 26: 778-790.
- Konarzewski M & J Diamond (1994) Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. *Physiological Zoology* 67: 1186-1212.
- Lignot JH, C Helmstetter & SM Secor (2005) Postprandial morphological response of the intestinal epithelium of the Burmese python (*Python molurus*). *Comparative Biochemistry & Physiology* 141A: 280-291.

- Loeb SC, RG Schwab & MW Demment (1991) Responses of pocket gophers (*Thomomys bottae*) to changes in diet quality. *Oecologia* 86: 542-551.
- Lopez-Calleja MV, F Bozinovic & C Martínez del Río (1997) Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative & Biochemical Physiology* 118A: 1291-1299.
- MacArthur RH & ER Pianka (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- Mangione AM & F Bozinovic (2003) Ecología nutricional y estrategias de digestión: compromisos entre obtención de energía y eliminación de toxinas. En: Bozinovic F (ed), *Fisiología ecológica y evolutiva*: 125-150. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Martínez del Río C, SJ Cork & WH Karasov (1994) Modelling gut function: An introduction. En: Chivers DJ & P Langer (eds), *The digestive system in mammals*: 213-240. Cambridge University Press, Cambridge.
- McBride BW & JM Kelly (1990) Energy cost of absorption and metabolism in the ruminant gastrointestinal tract and liver: A review. *Journal of Animal Science* 68: 2997-3010.
- McWilliams SR & WH Karasov (2001) Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry & Physiology* 128A: 579-593.
- Méndez MA, ER Soto, C Correa, A Veloso, E Vergara, M Sallaberry & P Iturra. (2004) Morphological and genetic differentiation among Chilean populations of *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 559-567.
- Miner BG, SE Sultan, SG Morgan, DK Padilla & RA Relyea (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 685-692.
- Moss R (1972) Effects of captivity on gut lengths in red grouse. *Journal of Wildlife Management* 36: 99-104.
- Moss R (1974) Winter diets, gut lengths, and interspecific competition in Alaskan Ptarmigan. *Auk* 91: 737-746.
- Myrcha A (1965) Length and weight of the alimentary tract of *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). *Acta Theriologica* 10: 225-228.
- Nagy TR & NC Negus (1993) Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): Effects of photoperiod, temperature, and diet quality. *Physiological Zoology* 66: 537-560.
- Naya DE (2006) Flexibilidad fisiológica en pequeños ectotermos: implicancias ecológicas y evolutivas. Tesis de Doctorado. Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Naya DE & F Bozinovic (2004) Digestive phenotypic flexibility in post-metamorphic amphibians: Studies on a model organism. *Biological Research* 37: 365-370.
- Naya DE & F Bozinovic (2006) The role of ecological interactions on the physiological flexibility of lizards. *Functional Ecology* 20: 601-608.
- Naya DE, R Maneyro, A Camargo, I Da Rosa & A Canavero (2003) Annual changes in gut length of the South American common frog (*Leptodactylus ocellatus*). *Biociencias* (Uruguay) 11: 47-52.
- Naya DE, LD Bacigalupe, DM Bustamante & F Bozinovic (2005) Dynamic digestive strategies in response to increased energy demands: a study in the leaf-eared mouse. *Journal of Comparative Physiology* 175B: 31-36.

- Naya DE, G Farfán, P Sabat, MA Méndez & F Bozinovic (2005) Digestive morphology and enzyme activity in the Andean toad *Bufo spinulosus*: Hard-wired or flexible physiology? *Comparative Biochemistry & Physiology* 140 A: 165-170.
- Naya DE, WH Karasov & F Bozinovic (2007a) Phenotypic plasticity in laboratory mice and rats: A meta-analysis of current ideas on gut size flexibility. *Evolutionary Ecology Research* 9: 1363-1374.
- Naya DE, MA Lardies & F Bozinovic (2007b) The effect of diet quality in physiological and life history traits in the harvestman *Pachylus paesleri*. *Journal of Insect Physiology* 53: 132-138.
- Naya DE, LA Ebensperger, P Sabat & F Bozinovic (2008). Digestive and metabolic flexibility allows female degus to cope with lactation costs. *Physiological & Biochemical Zoology* 81: 186-194.
- Núñez H, MA Labra & J Yáñez (1982) Hábitos alimentarios de dos poblaciones andinas de *Bufo spinulosus* Weigmann, 1935 (Anura: Bufonidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 39: 81-91.
- Penry DL & PA Jumars (1986) Chemical reactor analysis and optimal digestion. *BioScience* 36: 310-316.
- Penry DL & PA Jumars (1987) Modeling animal guts as chemical reactors. *American Naturalist* 129: 69-96.
- Piersma T & A Lindstrom (1997) Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptative behaviour. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 134-138.
- Piersma T & J Drent (2003) Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 228-233.
- Pigliucci M & K Preston (2004) Phenotypic integration. Oxford University Press, New York. 464 pp.
- Pough FH (1980) Amphibians and reptiles as low-energy systems. En: Wayne PA & SI Lustick (eds), *Behavioral energetics: The cost of survival in vertebrates*: 141-188. Ohio State University Press, Columbus.
- Sabat P & F Bozinovic (1996) Dietary chemistry and allometry of intestinal disaccharidases in the toad *Bufo spinulosus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 387-391.
- Sabat P & F Bozinovic (2000) Digestive plasticity and the cost of acclimation to dietary chemistry in the omnivorous leaf-eared mouse *Phyllotis darwini*. *Journal of Comparative Physiology* 170 B: 411-417.
- Sabat P, F Bozinovic & F Zambrano (1995) Role of dietary substrates on intestinal disaccharidases, digestibility and energetics in the insectivorous mouse-opossum (*Thylamys elegans*). *Journal of Mammalogy* 76: 603-611.
- Sabat P, F Novoa, F Bozinovic & C Martínez del Rio (1998) Dietary flexibility and intestinal plasticity in birds: A field and laboratory study. *Physiological Zoology* 71: 226-236.
- Sabat P, JM Riveros & C López-Pinto (2005) Phenotypic flexibility in the intestinal enzymes of the African clawed frog *Xenopus laevis*. *Comparative & Biochemical Physiology* 140 A: 135-139.
- Schmalhausen II (1949) *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection*. Blakiston, Philadelphia. 327 pp.
- Secor SM & JM Diamond (1995) Adaptive responses to feeding in Burmese pythons: pay before pumping. *Journal of Experimental Biology* 198: 1313-1325.
- Secor SM & JM Diamond (1996) Adaptive responses of digestive physiology in frogs. *American Zoology* 36: 17A.

- Secor SM & Diamond, JM (1998) A vertebrate model of extreme physiological regulation. *Nature* 395: 659-662.
- Secor SM & Diamond JM (2000) Evolution of regulatory responses to feeding in snakes. *Physiological & Biochemical Zoology* 73: 123-141.
- Secor SM (2001) Regulation of digestive performance: A proposed adaptive response. *Comparative Biochemistry & Physiology* 128A: 565-577.
- Secor SM (2005a) Evolutionary and cellular mechanisms regulating intestinal performance of amphibians and reptiles. *Integrative & Comparative Biology* 45: 282-294.
- Secor SM (2005b) Physiological responses to feeding, fasting and estivation for anurans. *Journal of Experimental Biology* 208: 2595-2608.
- Sibly RM (1981) Strategies of digestion and defecation. En: Townsend CR & P Calow (eds), *Physiological ecology: An evolutionary approach to resource use*: 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Starck JM (1999) Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates - Implications for evolutionary morphology. *Zoologischer Anzeiger* 238: 87-101.
- Starck JM, P Moser, RA Werner & P Linke (2004) Pythons metabolize prey to fuel the response to feeding. *Proceeding of the Royal Society* 271B: 903-908.
- Stebbins RC & NW Cohen (1997) *A natural history of amphibians*. New Jersey. Princeton University Press. 332 pp.
- Tolozan EM & JM Diamond (1990a) Ontogenetic development of nutrient transporters in bullfrog intestine. *American Journal of Physiology* 258: G760-G769.
- Tolozan EM & JM Diamond (1990b) Ontogenetic development of nutrient transporters in bullfrog intestine. *American Journal of Physiology* 258: G770-G773.
- Tolozan E, M Lam & J Diamond (1991) Nutrient extraction by cold-exposed mice: A test of digestive safety margins. *American Journal of Physiology* 261: G608-G620.
- Valencia J, A Veloso & M Sallaberry (1982) Nicho trófico de las especies de herpetozoos del transecto Arica-Chungará. En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds), *El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile (Arica, Lat. 18 28'S)*: 269-291. Proyecto MAB-6, UNEP-UNESCO 1105-77-01, Montevideo.
- Wake DB (1991) Declining amphibian populations. *Science* 253: 860.
- Wang Z, TP O'Connor, S Heshka & SB Heymsfield (2001) The reconstruction of Kleiber's law at the organ-tissue level. *Journal of Nutrition* 131: 2967-2970.
- Wiener J (1992) Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 384-388.
- Woltereck R (1909) Weitere experimentelle untersuchungen ubre artveranderung, speziell ubre das wesen quantitativer artunterschiede bei daphniden. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 19: 110-172.



Dieta de anfibios y reptiles



Pristidactylus torquatus, foto Daniel González Acuña.

Marcela A. Vidal y Antonieta Labra

Diversos factores influyen en los hábitos alimentarios de los herpetozoos, los cuales incluyen tanto factores bióticos extrínsecos (e.g., variaciones estacionales en la abundancia del alimento), como factores intrínsecos (e.g., cambios ontogenéticos). En Chile, como en otras partes del mundo, estos factores determinan el consumo de variadas categorías de presas por parte de los reptiles, distinguiéndose dietas que van desde la carnivoría (e.g., fundamentalmente artrópodos y otros reptiles) a la herbivoría (e.g., hojas, frutos, tallos, flores), pasando por diversos grados de omnivoría (e.g., consumo tanto de partes vegetales como animales).

Este capítulo revisa el estado actual del conocimiento de la alimentación en herpetozoos de Chile e identifica los cuerpos teóricos del área. Cabe destacar que existen diferencias importantes en cuando al conocimiento de la dieta de anfibios y reptiles. Considerando que la mayor información se encuentra en reptiles, el capítulo parte con este taxón, haciendo un análisis de las tácticas de forrajeo, seguido de la diversidad dietaria y se analizan los tres niveles de variaciones observadas en la dieta de las especies: poblacionales, estacionales y ontogenéticas. Finalmente, se discuten las restricciones morfológicas de la dieta de reptiles. Los antecedentes compilados en este capítulo permiten postular que los géneros de lagartijas presentes en Chile tienen grados variables de omnivoría, lo que determina una ruptura del planteamiento clásico general que señala que los saurios presentes en Chile son insectívoros estrictos. En la sección final, se describen los escasos estudios que indican descripciones de la dieta de algunas especies de anuros, así como el contexto en el cual fueron analizadas.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Reptiles	455
Tácticas de forrajeo	456
Tipos de dietas: carnivoría, insectivoría, omnivoría y herbivoría	460
Variaciones en los tipos de dietas	467
Variaciones poblacionales	467
Variaciones estacionales	468
Variaciones ontogenéticas: ¿Insectívoros, omnívoros o herbívoros?	469
Morfología asociada a la dieta	470
Anfibios	473
Omnivoría	475
Comentarios finales	476
Agradecimientos	476
Literatura citada	476



MARCELA A. VIDAL

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

ANTONIETA LABRA

Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES),
Department of Biology, University of Oslo. Oslo, Noruega.

Reptiles

Las estrategias de alimentación en animales, incluidos los reptiles, son fenómenos complejos que van desde la obtención de la presa o categoría alimentaria hasta su utilización. Dentro de los procesos implicados en la obtención de un ítem alimentario se encuentran el reconocer, seleccionar y capturar dicho ítem, mientras que su utilización implica procesos como ingestión, digestión y excreción (Krebs & Davis 1997). La diversidad de procesos involucrados en la alimentación determina la existencia de variadas restricciones que influyen en los hábitos de alimentación y por consiguiente, en la dieta de los reptiles. Por ejemplo, existen factores extrínsecos como la abundancia estacional del alimento y la presencia/ausencia de competidores/depredadores, así como diversos factores intrínsecos como las tolerancias ecológicas y las restricciones morfológicas que se relacionan con los cambios ontogenéticos, con el tamaño corporal y con las especializaciones o preferencias por ciertas presas (e.g., Labanick 1976, Duellman & Trueb 1986, Donnelly 1991, Pough et al. 2001, Hirai 2002). Sin embargo, la premisa fundamental del fenómeno de alimentación, es que los depredadores deben ser eficientes, idealmente con un balance positivo: más energía debe ganarse del alimento que la que se gasta en obtenerlo y procesarlo (Pianka 1982, Grimmond et al. 1994, Kramer 2001). Es destacable, sin embargo, que algunas investigaciones indican que los costos energéticos de la alimentación en lagartos son generalmente muy bajos, comparados con la energía de retorno (Pough & Andrews 1985, Andrews et al. 1987).



Liolaemus bellii es un dispersor de semillas de *Berberis empetrifolia* en ambientes andinos del centro de Chile (Celedon-Neghme et al. 2008).
Foto Mariana Acuña Retamar.

En Chile se han descrito varios factores que condicionan la dieta de distintos Squamata. De hecho, las condiciones geográficas del país determinan una gran variedad de ambientes, tanto en transectos latitudinales como altitudinales (di Castri 1968, di Castri & Hajek 1976), lo que genera presiones locales particulares para las poblaciones o especies (Adams & Rohlf 2000). Por lo tanto, los reptiles del desierto, de la costa, de la alta montaña o de los bosques lluviosos en Chile estarían diferencialmente afectados en sus ambientes (Valido & Nogales 2003), lo que determina diferencias en sus tácticas de forrajeo, y por lo tanto, en los ítems de las presas que consumen. Estas variaciones probablemente son los determinantes de una mayor especialización de la dieta insectívora de las especies de *Liolaemus* en diferentes ambientes (e.g., Hurtubia 1973, Ortiz 1974, Pinto et al. 1978).

El conocimiento de la dieta de todas las especies presentes en Chile y los mecanismos asociados a éstas es fraccionado. Sin embargo, existe información suficiente como para discutir varios aspectos relevantes de la dieta de estos, como se describe a continuación.

Tácticas de forrajeo

Uno de los conceptos centrales de la ecología conductual, tiene que ver con las tácticas de forrajeo y el forrajeo óptimo, donde se plantea que los depredadores maximizarían la energía ganada (e.g., Krebs & Davis 1997). En reptiles, así como en otros depredadores, se han planteado dos estrategias básicas de forrajeo:

- a) Depredadores activos o “active foragers” (Duellman & Trueb 1986, McLaughlin 1989, Reyes 1998), que buscan activamente sus presas (e.g., *Callopiastes maculatus*, *Microlophus quadrivittatus*; Vidal & Ortiz 2003, Donoso-Barros 1966).
- b) Depredadores pasivos, de acecho (Fuentes 1976, Rocha et al. 2004), sedentarios o “sit-and-wait”, como lo serían la mayoría de las especies de *Liolaemus* (Fuentes 1976). Cabe destacar que algunas especies de *Liolaemus* que incorporan algún material vegetal podrían ser categorizados como especies forrajeadoras activas dado que seleccionan su alimento activamente (J Acosta, comunicación personal).

Las diferencias en las tácticas de forrajeo tendrían un componente filogenético, debido a que los forrajeadores activos pertenecen principalmente al clado Autarchoglossa (e.g., Teiidae), mientras que los depredadores de acecho pertenecen principalmente al clado Iguania (Vitt & Pianka 2005). No obstante, existe controversia sobre si efectivamente estas dos estrategias representan una real dicotomía. Butler (2005) sostiene que la dicotomía es clara, mientras que Perry (1999) plantea que existe un continuo entre ambas estrategias, lo cual sería avalado por una serie de estudios (e.g., Vrcibradic & Rocha 1995, 1996, Rocha et al. 2002, Rocha et al. 2004). En el caso de los reptiles de Chile, no existen estudios que hayan cuantificado con exactitud cuál es la modalidad de forrajeo de las distintas especies,

a pesar de que se cuenta con registros principalmente anecdóticos (ver Donoso-Barros 1966, Pincheira-Donoso & Núñez 2005 y las citas allí incluidas). De hecho, existen algunas propuestas, tales como que *Liolaemus* en general serían depredadores de acecho (e.g., Fuentes, 1976), al igual que las especies de zonas más australes y patagónicas (Pough et al 2001, Villavicencio et al. 2005). No obstante, estas propuestas no son tan claras, como se discute a continuación.

En general, los forrajeadores activos consumen presas numerosas, pequeñas pero localmente abundantes (e.g., hormigas) como *Liolaemus curicensis* (= *hernani*) que consume hormigas principalmente del género *Solenopsis* (Núñez 1996) o como *L. monticola*, que consume mayoritariamente hormigas del género *Camponotus* (Fuentes 1977, Fuentes & Ipinza 1979), a pesar de que Núñez et al. (1989) señalan que esta última especie muestra consumos que van desde el 13 al 63% de hormigas. *Liolaemus fuscus* igualmente tendría una dieta rica en hormigas (Hurtubia 1973), aún cuando Núñez et al. (1989) documentan menores valores de ingesta de hormigas para esta especie. Por otra parte, *Callopistes maculatus* consume con alta frecuencia coleópteros del género *Gyrinosomus* en zonas de la IV Región (Reyes 1998), pero sólo en períodos de alta productividad generada por un año con ENSO como ha sido demostrado en diversos taxa (Vidiella 1992, Jaksic 1999, Meserve et al. 1999, Cepeda-Pizarro et al. 2005).

Por otra parte, los forrajeadores de acecho tienden a tener una dieta más oportunista, puesto que consumen un menor número de presas solitarias de mayor tamaño (e.g., ortópteros, Toft 1980, 1981), con una mayor diversidad de presas. Tal es el caso de *L. pictus* que consume al menos 19 ítems de presa diferentes (Vidal 2007), *L. lemniscatus* con 16 ítems (Núñez et al. 1989), *P. volcanensis* con 22 ítems (Núñez et al. 1992), 21 ítems para *L. curicensis* y más de 40 para *L. curis* (Núñez 1996). En general, es posible plantear que en *Liolaemus*, la mayoría de los ítems de presa caen dentro de los grupos Coleoptera, Hemiptera (Heteroptera) e Hymenoptera (ver Tabla 16.1), como ha sido propuesto por Halloy et al. (2006).

Las tácticas de forrajeo en culebras no son muy diferentes. A pesar de que se han descrito serpientes que forrajean con la modalidad de acecho como las pitones (ver Starck

Microlophus atacamensis consumiendo el cadáver de un pinguino. Esto evidencia el carácter oportunista de la dieta de esta especie.



Foto Maritza Sepúlveda Martínez

TABLA 16.1. Continuación.

Categorías de presa registradas en la dieta de reptiles presentes en Chile. Se indica la categoría de presa, el porcentaje que representa en la dieta y la referencia. Los datos han sido simplificados en algunos casos para un mejor entendimiento por parte del lector.

Especie	Araneae	Chilopoda	Coleoptera	Collembola	Corrodentia	Dermaptera	Diplopoda	Diptera	Ephemeroptera	Hemiptera	Heteroptera	Homoptera	Himenoptera	Lepidoptera	Mecoptera	Microcorhyphia	Neuroptera	Odonata	Orthoptera	Plecoptera	Psocoptera	Solifugae	Strepsiptera	Thysanura	Gastropoda	Crustacea	Epidermis otros reptiles	Huevos indeterminados	Larvas indeterminadas	Pupas indeterminadas	Ninfas indeterminadas	Referencia
<i>L. silvati</i>			#				25			2,7		14	#	0,5				0,5			0,5										15	
<i>L. tenuis tenuis</i>	8,6		34									3,2	0,5								7,2										4	
<i>L. velosot</i>	#		#									#										#									14	
<i>Callopistes maculatus</i>	14		91										0,6									3,2					1,3				5	
<i>C. maculatus</i> (Lagunillas)			86									0,4																			18	
<i>C. maculatus</i> (P.N. Fray Jorge)	5,2		75									3,7	11																		18	
<i>C. maculatus</i> (5)	3,8		84				0,1					4,6	1,3	0,3																	1	
<i>Pristidactylus valeriae</i>	3,8		79									3,8																			21	
<i>P. volcanensis</i>	7,8		47									6,3	9,4	6,3																	10	
<i>Phyllodactylus gerrobopygus</i> (6)			31			17																			31						17	
<i>Microlophus atacamensis</i>			*																													13
<i>M. heterolepis</i>	#											#																				13
<i>M. quadrivittatus</i>																																13
<i>M. quadrivittatus</i> (7)	0,4		0,3			8,7	3					0,8	12	8	0,2																17	
<i>M. quadrivittatus</i> (1)	3,4		8,2			1,5	16			7,9																						23
<i>M. tarapacensis</i>			#																													13
<i>M. theresioides</i> (Primavera)			20				13			2,7		3,7	36																			19
<i>M. theresioides</i> (Verano)			6,8				13			2,8		1,4	50	0,4																		19
<i>M. theresioides</i> (Otoño)			2,7				27			13		1,7	32	0,7																		19
<i>M. theresioides</i> (Invierno)			12				17			5,2		15	11																			19
<i>M. theresioides</i>	#		#									#																				13
<i>M. yanzei</i>			8																													13

* (< frecuencia) **(> frecuencia) # solo mencionado. (1) Para estas especies se debe considerar que el porcentaje faltante en esta tabla corresponde a material vegetal. (2) Los datos de esta columna fueron transcritos íntegros desde la publicación original a pesar de que la sumatoria del porcentaje es de 146,79. (3) Para *L. nitidus* fue eliminado el ítem Nematoda (n = 14) del total reportado por Jaksic & Fuentes (1980) debido a que éstos no corresponden a presas que el individuo haya escogido como presa. (4) Calculado como el porcentaje en que la presa del taxón contribuye al número total de ítems de presa en todos los estómagos (Bowen 1996). (5) Si se considera la arthropodofauna como un solo ítem alimentario, esta constituye el 87,6% del contenido estomacal. El 8,9% corresponde a los roedores *Oryzomys longicaudatus*, *Phyllotis darwini* y *Octodon degus*, mientras que el 3,5% corresponde a los reptiles *Phyllorhynchus chamissonis*, *Liolaemus nitidus* y a una especie de *Liolaemus* no determinada. (6) El 12,8% del contenido estomacal corresponde a las algas *Lessonia nigrescens* y *Porphyra columbina*, al gasterópodo *Siphonaria lessona*, al equinodermo *Stichaster striatus* y a una especie de poliqueto. (7) El 29,1% del contenido estomacal corresponde a las algas *Ulva lactuca*, *Lessonia nigrescens*, *Porphyra columbina*, a los gasterópodos *Collisella araucana*, *C. variabilis*, *Siphonaria lessona*, *Littorina araucana* y *Onchidella marginata*, a una especie de poliqueto y ejemplares del reptil *Microlophus quadrivittatus*. (8) Ortiz señala que esta especie es omnívora pero que consume fundamentalmente artrópodos (insectos y arácnidos). Referencias: 1- Castro et al. 1991, 2- Codocero 1954, 3- Habit 1988, 4- Hurtubia 1973, 5- J. Pizarro 1973, 6- Jaksic & Fuentes 1980, 7- Marquet 1985, 8- Núñez 1996, 9- Núñez et al. 1989, 10- Núñez et al. 1992, 11- Núñez et al. 2004, 12- Ortiz 1987, 13- Ortiz 1980, 14- Ortiz 1987, 15- Ortiz 1989, 16- Ortiz & Riveros 1976, 17- Pérez et al. 1979, 18- Reyes 1998, 19- Rodríguez & Gómez 1983, 20- Sallaberry et al. 1982, 21- Sufán-Catalán & Núñez 1993, 22- Urbina & Zúñiga 1977, 23- Valencia et al. 1982, 24- Valencia et al. 1983, 25- Vidal 2007, 26- Young-Downey & Moreno 1991.

& Beese 2002 y artículos relacionados), las culebras en Chile han sido descritas como depredadoras activas (Núñez 1984). De hecho, *Philodryas chamissonis* trepa árboles de hasta unos 5,5 m de altura para consumir los huevos del ave ralladito (*Aphrastura spinicauda*, véase Escobar & Vukasovic 2003). La dieta de esta culebra incluye varias especies de vertebrados (e.g., lagomorfos, roedores y anfibios; Greene & Jaksic 1992) y ha sido también descrita como una especie eminentemente saurófaga (Donoso-Barros 1966, Núñez 1984, Greene & Jaksic 1992, Sepúlveda et al. 2006). *Tachymenis chilensis* en cambio, muestra un consumo mayor de anuros (e.g., *Bufo chilensis*, *Batrachyla taeniata*, *Pleurodema thaul*) pero también incluye a las lagartijas del género *Liolaemus* en su dieta (Greene & Jaksic 1992).

Tipos de dietas: carnivoría, insectivoría, omnivoría y herbivoría

La dieta es un aspecto fundamental en la biología de un organismo, y la evolución de las estrategias relacionadas a la dieta pueden tener importantes consecuencias, no solo para las líneas filéticas que incorporan éstos cambios evolutivos, sino que para los ecosistemas donde viven estos depredadores (Espinoza et al. 2004). En este contexto, en relación a la carnivoría de reptiles, se hace una distinción entre carnívoros estrictos que son aquellos depredadores que sólo consumen otros vertebrados, de los insectívoros que sólo incorporan insectos en su dieta. En Chile, la carnivoría estricta no ha sido registrada en reptiles, sin embargo, *Callopistes maculatus* es el lagarto que mejor podría aproximarse a esta definición, debido a que consume con frecuencia roedores de los géneros *Akodon*, *Oryzomys*, *Phyllotis* y *Octodon* (Mellado 1982, Castro et al. 1991), lagartijas del género *Liolaemus* (Mellado 1982) y a la culebra *Philodryas chamissonis* (Castro et al. 1991), a pesar de que también consume invertebrados (Mellado 1982, Castro et al. 1991, Reyes 1998). Por otra parte, los insectívoros, que si bien tienen una dieta de origen animal con predominio de insectos, consumen también una amplia variedad de especies de invertebrados tales como arácnidos, anélidos, crustáceos (e.g., *Phyllodactylus gerrhopygus*, *Homonota (Garthia) gaudichaudi*, *Liolaemus fuscus*, *L. pseudolemniscatus*, *L. tenuis*; Codoceo 1956, Hurtubia 1973, Lamborot & Ortiz 1990).



Callopistes maculatus comiendo a un degu.

Foto Pablo Espejo.

Si bien, los saurios en Chile presentan una amplia diversidad en categorías dietarias (Tabla 16.1) de tipo animal, la omnivoría ha sido desestimada por muchos autores, señalándose que el consumo de material vegetal es incidental (e.g., Lamborot & Díaz 1987, Sufán-Catalán & Núñez 1993). Dado que esta condición es uno de los eslabones fundamentales para entender el origen de la herbivoría en reptiles (ver Vitt 2004, Espinoza et al. 2004), aquí se analizará la relevancia de la omnivoría en los saurios presentes en Chile.

Uno de los casos más conocidos de omnivoría es el de *Liolaemus pictus chiloensis* de la Isla Grande de Chiloé (Willson et al 1995, Willson et al. 1996), el cual consume mayoritariamente insectos (cerca del 60%), y el resto corresponde a material vegetal (Vidal 2007). Dentro de los frutos consumidos y determinados en las heces están *Nertera granadensis* (52%), *Galium hypocarpium* (13%) y semillas de *Gaultheria* sp. (2%)



Hembra de *Liolaemus pictus* trepada en arbusto en busca de comida. En la foto de la derecha se observa *Galium hypocarpium*, que corresponde a un fruto consumido por esta especie tanto en el continente en la región de Los Lagos como en las islas del archipiélago de Chiloé. En la Isla Butachauques, los isleños de más edad lo denominan el “fruto de la lagartija” y han asociado un aumento anual de este fruto en la isla, con una buena cosecha de papa para ese año (la papa es la base de la alimentación de los lugareños). Así mismo, otros han llegado a pensar que los “frutos de la lagartija” corresponden más bien a los huevos de ella puesto que, como ellos describen, donde se encuentran los frutos, hay una lagartija. (Comentado por Gladys Barrientos, habitante de Metahue, Isla Butachauques, Archipiélago de Chiloé).

Foto Daniel González-Acuña

Foto Marcela Vidal Maldonado

(Willson et al. 1996). Este alto consumo de frutos llevó a Willson et al. (1995, 1996) a señalar, por medios experimentales, que el paso de semillas por el tracto digestivo de esta lagartija favorece la germinación de estas semillas por lo que describieron a *L. pictus chiloensis* como dispersor de semillas. El consumo de las semillas encontradas en esta especie no está restringido solo a las poblaciones que se encuentran en la Isla de Chiloé, ya que Vidal (2007) indica que un porcentaje de frutos que son consumidos en el continente (Antillanca = 21,6%; Hornopirén 18,2%) son también consumidos en las islas pequeñas dentro de archipiélago de Chiloé (I. Butachauques = 22,7%; I. Talcán = 25%). Más aún, *L. pictus* no solo consume frutos, sino que la población proveniente de la Isla Talcán tiene presencia de gramíneas en su contenido estomacal (Urbina & Zúñiga 1977).

La especie *L. islugensis* ha sido considerada eminentemente insectívora (e.g., hormigas, hemípteros, homópteros y larvas de lepidópteros) según Ortiz & Marquet (1987). Sin embargo, esta especie incorpora abundante material vegetal, el cual alcanza al 59,5% en peso seco del material ingerido (Marquet 1985). Este material consiste en hojas, plántulas, cápsulas de flores y frutos de *Adesmia* sp., *Viola* sp., *Ephedra breana*, *Baccharis incarum* y otras especies no determinadas. Según Ortiz & Marquet (1987), esta dieta es la esperada para un lagarto que obtiene sus presas desde la superficie del suelo donde come además de los insectos, los frutos caídos, las plántulas y los brotes de arbustos y herbáceas. Otras especies de *Liolaemus* claramente han sido consideradas omnívoras, como *L. nigromaculatus* y *L. platei*. Estas especies además de incorporar artrópodos a su dieta (ver Tabla 16.1), consumen flores y bulbos de *Cristaria glaucophylla*, siendo el porcentaje del contenido vegetal en sus dietas el 66% y 29% respectivamente (Fuentes & Cancino 1979, Fuentes 1981). A pesar de que la ingesta de flores



La omnivoría de *Microlophus atacamensis* se refleja claramente en el hecho de consumir desde cadáveres de vertebrados en la playa (ver página 457), hasta vegetales como tomate.

Foto Maritza Sepulveda Martinez.

y bulbos ha sido indicada como una compensación a los bajos consumos de presas animales, más que a reflejos verdaderos de preferencia, el contenido vegetal en estas especies es alto (Ortiz & Riveros 1976, Fuentes 1977, Fuentes 1981). Por otra parte, la población de *L. platei* en la localidad desértica de Paposo ha sido observada visitando el cacto *Copiapoa baseltoniana*. Esta lagartija se mueve ágilmente entre las espinas y consume partes de la flor, especialmente el polen de los estambres (Weisser et al. 1975).

Otros ejemplos de omnivoría lo constituyen *L. curicensis* cuyo componente vegetal en la dieta corresponde a cerca del 20%, el cual incluye especies como *Galium suffruticosum*, *Trifolium* sp., *Chaenopodium* sp. y *Polygonum* sp. (Sallaberry et al. 1982, Núñez 1996), mientras que la especie simpátrica *L. curis*, incorpora en su dieta *Verbena ribifolia*, *Baccharis pingraea*, *Polygonum* sp., *Trifolium* sp., *Senecio* sp., *Chaenopodium* (Núñez 1996). *Liolaemus juanortizi* además de consumir insectos, incorpora en su dieta hojas, flores y frutos (Young-Downey & Moreno, 1991). Para *L. monticola* se ha reportado consumo de *Baccharis* sp. y *Berberis empetrifolia* (Habit 1988), y para *L. magellanicus* también se ha reportado presencia de vegetales en su dieta (Jaksic & Schwenk 1983). Valencia et al. (1982) indican que el material vegetal (hojas, cortezas, flores y frutos) encontrado en diferentes especies en un gradiente altitudinal (Arica a Chungará) es alto: en *L. alticolor* es el 57,57%, en *L. signifer* (= *multiformis*) es el 68,93%, en *L. aymarae* es el 87,16% y en *L. jamesi* es el 67,84%.

La información existente acerca de la dieta omnívora en *Liolaemus* es mucha ¿qué sucede en los otros géneros representados en Chile? En el caso del género *Microlophus*, Ortiz (1980) describió sucintamente que *M. atacamensis*, se alimenta en el área intermareal



Foto Marcela Vidal Maldonado.

Ejemplo canibalismo, donde un macho adulto de *Callopistes maculatus* está comiendo a un conespecífico.

del norte de Chile y que incorpora insectos en su dieta, pero también abundante cantidad de algas; lo mismo es señalado para *M. quadrivittatus* y *M. heterolepis* (Flores et al. 1977, Pérez et al. 1979, Ortiz 1980). Según Valencia et al. (1982), el 37,8% del contenido estomacal de *M. quadrivittatus* corresponde a material vegetal y Ortiz (1980) también describió que las especies del desierto interior como *M. theresioides* se alimentaban de botones florales, pequeños frutos y trozos de hojas, mientras que *M. tarapacensis* consumía botones florales. De hecho, Rodríguez & Gómez (1983) describen altos niveles de herbivoría en *M. theresioides*, la que varía entre estaciones y entre clases de edades (ver más adelante). En *Pristidactylus valeriae* se encontraron 17 semillas que no pudieron ser determinadas según Sufán-Catalán & Núñez (1993) a pesar de que otros autores solo han registrado una dieta insectívora para *P. volcanensis*, *P. valeriae* y *P. torquatus* (Lamborot & Díaz 1987, Núñez et al. 1992). Incluso *Callopiastes maculatus*, que ha sido descrito como un carnívoro-insectívoro por algunos autores (Donoso-Barros 1966, Castro et al 1991, Greene & Jaksic 1992, Vidal & Ortiz 2003), fue señalado por Fuentes (1976) con un cierto grado de herbivoría, sugiriendo la posibilidad de que la altura a la cual se encontraba la población en estudio (aprox. 1000 msnm), determinaría que esta especie suplementara su dieta carnívora con frutos.

Con los antecedentes planteados, se puede postular que al menos los géneros *Liolaemus*, *Microlophus*, *Pristidactylus* y *Callopiastes* presentan grados variables de omnivoría, lo que determina una ruptura del planteamiento general de que los saurios en Chile son insectívoros estrictos. De hecho, resultados en *Liolaemus* de otras regiones de Sudamérica apoyan el planteamiento de que la omnivoría es bastante frecuente (Halloy et al. 2006, O'Grady et al. 2005).

Hasta hace un poco más de dos décadas, se contaban como herbívoros facultativos solo cerca de un 2% de entre más de 7800 especies de lagartos descritos en el mundo (Espinoza et al. 2004), pero esta condición estaría asociada a lagartos de gran talla y elevada temperatura corporal, los que habitaban zonas tropicales, como por ejemplo especies del género *Iguana* (Sokol 1965, Vitt 2004). Dentro del grupo Liolaemidae (lagartijas de pequeño tamaño y de ambientes templados; Donoso-Barros 1966, Cei 1986, 1993), la herbivoría presentaría cerca de nueve orígenes independientes, asociado a la vida en ambientes de altura en la cordillera de los Andes (Espinoza et al. 2004). En estos sitios específicos se darían condiciones muy similares a las de “islas reales” (e.g., escasez de insectos, ausencia de depredadores y aislamiento geográfico; Olesen & Valido 2003). Si bien, mucho se ha especulado acerca del por qué algunos linajes de lagartijas han pasado por un estado evolutivo omnívoro al herbívoro, no existen estudios sobre las bases mecanicísticas de esta evolución dietaria. De hecho, se ha descrito que menos del 1% de los reptiles actuales consumen plantas como fuente primaria de energía y nutrientes (Espinoza 2002). De esta manera, puede hipotetizarse un patrón predecible de cambios evolutivos, cuya dirección va desde la evolución primaria de una conducta (e.g., reconocimiento de material vegetal como alimento), seguido de un cambio fisiológico (e.g., actividad de las enzimas digestivas) y finalmente seguido de un cambio morfológico (e.g., tamaño del tracto digestivo, forma de los dientes; Herrel et al 2004, O'Grady

et al. 2005). Si bien esta serie de pasos evolutivos son intuitivamente lógicos, no han sido estudiados para entender la evolución de la herbivoría en lagartos y existe desconocimiento casi absoluto en torno a estos procesos en reptiles en Chile (Espinoza et al. 2004, Herrel et al. 2004).

A pesar de esto, incipientes ensayos de herbivoría han dado algunas luces al respecto. Los experimentos desarrollados por Fuentes & di Castri (1975) mostraron que las especies de mayor tamaño (e.g., *L. nitidus* o *L. nigroviridis*) son más propensas a consumir vegetales en condiciones de laboratorio. En estos experimentos, los autores observaron que solo *L. nitidus* y *L. nigroviridis* consumieron plántulas, en tanto que otras especies como *L. monticola*, nunca lo hicieron. Esta generalización es confirmada por Ortiz (1975) que describió que *L. donosoi* consume vegetales. Así mismo, en *L. cf. ceii* del Río Las Damas en la IV región se ha descrito que trepa a arbustos de *Berberis* sp., al parecer, para comer sus flores (Núñez & Torres-Mura 1992) y resultados similares han sido documentados para especies de *Liolaemus* y *Pristidactylus* de Argentina (e.g., Acosta et al. 2004, O'Grady et al. 2005, Villavicencio et al. 2005).

Con estos antecedentes, se ha propuesto que algunas especies tienden a ser insectívoras por debajo de un cierto umbral de tamaño, lo que apoyaría la hipótesis de que solo cuando las demandas energéticas de las lagartijas se hacen grandes respecto a la disponibilidad de recursos de artrópodos en el ambiente, comienza a ingerirse material vegetal (Ortiz & Riveros 1976, Fuentes 1976, 1977, Jaksic 1978, Fuentes & Cancino 1979, Jaksic & Fuentes 1980). Este cambio ontogenético también ha sido observado en *Microlophus theresioides* (Rodríguez & Gómez 1983), lo que es discutido detalladamente más adelante.



Pristidactylus torquatus, foto Daniel González Acuña.

El caso más relevante relacionado a la herbivoría en reptiles en Chile está representado por *Phymaturus palluma* (= *flagellifer*). Esta especie ha sido descrita como mayoritariamente herbívora, pues el 91% de su dieta esta compuesta por vegetales, en la que incluye frutos, hojas, tallos, flores y semillas provenientes principalmente de *Berberis empetrifolia*, *Rumex acetosella* y *Calandrinia* sp. (Celedón-Neghme et al. 2005). Celedón-Neghme et al. (2005) señalaron que *P. palluma* actúa como dispersor de semillas pues la viabilidad de las semillas de *B. empetrifolia* aumenta en un 75% y en un 14% la de las semillas de *Calandrinia* sp. cuando éstas pasan por el tracto digestivo de esta lagartija. Sin embargo, las semillas de *R. acetosella* se ven afectadas negativamente por el paso a través del tracto digestivo, dado que su viabilidad es de 0%. Si bien estos autores describieron el rol dispersor de *P. palluma*, datos previos son importantes de destacar. Habit (1988) indica que individuos del Parque Nacional Laguna del Laja trepan o saltan desde sus rocas a los arbustos para alimentarse de sus hojas o flores. La selección de los frutos por parte de *P. palluma* se hace evidente si se considera que Habit (1988) no encontró espinas u otras estructuras duras, vegetales esclerófilos o restos de animales en los contenidos estomacales analizados. Más aún, individuos de esta especie que han sido mantenidos en cautiverio, consumen todos los tipos de vegetales que se les ofrece (Habit 1988). Araya (2007) realizó observaciones conductuales en el campo (“El Enladrillado”), determinando que la dieta de *P. palluma* está constituida por 10 especies de plantas, aún cuando de éstas, en el 85% de las observaciones el consumo fue de *Adesmia aff. hirsuta*, mientras que *Berberis empetrifolia* fue solo consumida en el 5% de las observaciones.

Finalmente, la característica herbívora de *P. palluma* es confirmada además porque su tracto digestivo es más largo que el de *L. monticola*, especie de hábitos preferentemente insectívoros que vive en simpatria con *P. palluma* (Fuentes & Ipinza 1979, Habit 1988). Más aún, Tamayo (1991) indica que *P. palluma* presenta una serie de adaptaciones a la herbivoría, al comparar las características intestinales de esta especie con aquellas de especies carnívoras: *Pristidactylus torquatus* y *Callopistes maculatus*. Los resultados indican que *P. palluma* tiene un intestino de mayor longitud, las células absorbentes del intestino son de mayor altura que las especies carnívoras, además posee un ciego en el intestino grueso, el cual contiene bacterias anaeróbicas con actividad enzimática celulolítica. Además, solo en *P. palluma* se encontraron nemátodos, los cuales han sido asociados a dietas herbívoras. Tamayo (1991) también reporta que los intestinos de *P. torquatus* y *C. maculatus* presentan una mayor tasa porcentual de células mucosas que *P. palluma*, y *P. torquatus* presentan un ciego reducido, lo que ha sido vinculado con la dieta carnívora. Finalmente, resultados similares se han reportado en distintas especies de *Liolaemus* en donde se ha encontrado una relación entre el largo del intestino y la dieta (O’Grady et al. 2006, Vidal 2007). Debe tenerse en consideración que recientemente, Pincheira-Donoso (2004) nominó a *Phymaturus palluma* de la Reserva laguna del Laja como *P. vociferator*, pero en esta revisión, no se ha hecho una distinción en los consumos de cada especie.

Variaciones en los tipos de dietas

Variaciones poblacionales

Las características bióticas y abióticas suelen presentar variaciones geográficas determinando importantes variaciones poblacionales en los depredadores. Dentro de los pocos estudios que han abordado la variación poblacional en la dieta están los relacionados con cambios en el uso de hábitat (i.e., áreas con diferente vegetación o pisos altitudinales). Por ejemplo, Hurtubia (1973) estudió la diversidad trófica en especies simpátricas de *Liolaemus* en Chile central (*L. lemniscatus*, *L. tenuis*, *L. fuscus*), incorporando dos sitios diferentes de análisis para el caso específico de *L. lemniscatus* (Tabla 16.1). Según este autor, las diferencias interespecíficas y poblacionales estarían influidas por variaciones en la disponibilidad de recursos tróficos. Al considerar un microhábitat simple (una pendiente de exposición norte), Hurtubia (1973) encontró que las especies más pequeñas como *L. lemniscatus* y *L. fuscus*, son las que muestran una dieta más especializada. En el otro sitio, una quebrada, la diversidad de presas disponibles para los lagartos es probablemente mayor y se reflejaría en los altos valores de diversidad observada en sus contenidos estomacales.

Un estudio similar fue desarrollado por Ortiz (1974) en *L. pictus*, incluyendo tres sitios de muestreo con diferente composición vegetal. Los resultados indican que la población más cercana al lago (Lago Petrohué) incluye en la dieta los insectos que habitan preferentemente en las cercanías de los cursos de agua como Ephemera y Plecoptera (Tabla 16.1). Pese a estas diferencias, Ortiz (1974) no encontró variaciones importantes en la dieta de las poblaciones analizadas. Por otra parte, Vidal (2007) analizó la variación poblacional de las presas consumidas por *L. pictus* comparando poblaciones continentales en la Región de Los Lagos y en algunas de las islas del archipiélago de Chiloé. Los resultados indican que si bien existen variaciones en las localidades analizadas (Tabla 16.1), *L. pictus* consume tanto artrópodos como frutos en cantidades relativamente similares en las distintas poblaciones.

TABLA 16.2

Fracción vegetal (%) del contenido estomacal de *Liolaemus kuhlmanni*. Extraído de Ortiz & Riveros (1976). N: Número de lagartijas analizadas; n: Número de presas encontradas en el contenido estomacal.

Tipo de presa	n	Otoño N=58	n	Invierno N=15	n	Primavera N=27	n	Verano N=29
Frutos de:								
<i>Margaricarpus setosus</i>	1	3,48					77	100
Trozos de hojas de								
<i>Ambrosia chamissonis</i>	19	65,51			51	41,8		
<i>Baccharis concava</i>	5	17,24			46	37,7		
<i>Corpobrotus chilensis</i>			25	100	22	18,03		
<i>Astragalus valparaisiensis</i>	4	13,79						
<i>Poligonum sanguinaria</i>					3	2,45		

Ortiz & Riveros (1976) compararon la dieta de *L. kuhlmanni* de tres sitios con composiciones vegetales diferentes, en las dunas de Concón: a) dunas cercanas a la playa donde predomina *Ambrosia chamissonis*, b) terrenos llanos bajos con dominio de *Scirpus nodosus* y c) zonas más alejadas de la costa caracterizadas por *Baccharis concava* (Tabla 16.1). Al comparar los contenidos estomacales en esta especie, en estos tres sitios, estos autores concluyen que la riqueza florística del sitio “c” tiene asociada una alta riqueza de artropofauna lo que determinaría una alta densidad de lagartos en el sector (165 ind/ha), en comparación a los sitios “b” (64 ind/ha) y “a” (92 ind/ha), los que tendrían menor disponibilidad de recursos tróficos.

Variaciones estacionales

Un factor ambiental claramente determinante de las variaciones alimentarias (composición, calidad y cantidad del alimento) de las distintas especies, es la estacionalidad. Esto puede promover cambios significativos en los tipos de dieta los cuales pueden variar desde la insectivoría a la herbivoría. De hecho, *L. kuhlmanni* es considerada una especie omnívora, que mantiene hábitos alimentarios preferentemente sobre la base de homópteros, himenópteros, coleópteros (imago y larvas) y arañas

TABLA 16.3
Fracción vegetal (%) del contenido estomacal de *Microlophus theresioides*. Extraído de Rodríguez & Gómez (1983). N: Número de lagartijas analizadas; n: Número de presas encontradas en el contenido estomacal.

Tipo de presa	n	Otoño N=63	n	Invierno N=50	n	Primavera N=80	n	Verano N=62
Anacardiaceae	93	41,33	45	22,27	84	27,72	74	46,25
Polygonaceae					1	0,33	8	5
Papilionaceae	9	4	3	1,48	20	6,6		
Compositae	68	30,22	143	70,79	106	34,98	27	16,87
Indeterminados	55	24,44	11	5,44	92	30,36	51	31,87

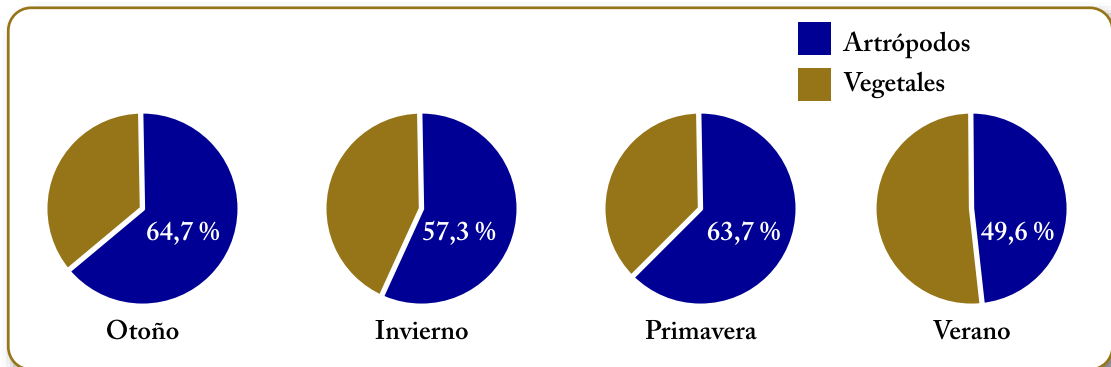


Figura 16.1. Variación estacional de la dieta en *Microlophus theresioides*. Extraído y modificado de Rodríguez & Gómez (1983).

(Ortiz & Riveros 1976, Tabla 16.1). Sin embargo los autores hacen notar que en ciertas estaciones (otoño e invierno), la cantidad de trozos de hojas aumenta (Tabla 16.2), probablemente consecuencia de una disminución de los recursos entomofaunísticos. De esta manera, frente a una disminución de insectos, los lagartos recurrirían a un nivel trófico menor para obtener energía (Ortiz & Riveros 1976, Jaksic & Fuentes 1980).

Por otro lado, los datos existentes para *Microlophus theresioides* señalan que el consumo de vegetales no es un fenómeno accidental, sino que corresponde a una tendencia voluntaria (Rodríguez & Gómez 1983). La dieta de esta especie presenta variaciones estacionales cuali y cuantitativas (Tabla 16.3), con un número reducido de presas que pueden considerarse constantes a través del año, pero con una mayor ingesta de vegetales en verano (Figura 16.1). Según Rodríguez & Gómez (1983), los cambios estacionales de la dieta se expresan principalmente en una alta tasa de reemplazo de los ítems categorizados como ocasionales a través de las estaciones, lo cual sugeriría que la dieta de esta especie es concordante con las fluctuaciones poblacionales que experimentan las presas. Además, estas variaciones estarían directamente relacionadas con las anomalías climáticas (e.g., años ENSO) de la zona, que actúa como factor desencadenante de una mayor productividad primaria y con ello, fluctuaciones poblacionales en las categorías de presa (Cepeda et al. 2005).

Variaciones ontogenéticas: ¿Insectívoros, omnívoros o herbívoros?

Los cambios ontogenéticos asociados a la dieta son ampliamente conocidos. Para el caso de poblaciones insectívoras de *L. p. pictus*, Ortiz (1974) indica que los adultos tendrían mayores preferencias por coleópteros y arañas, en comparación con la ingesta observada en infantiles. De hecho, Pough (1973) plantea que las lagartijas más grandes serían herbívoras

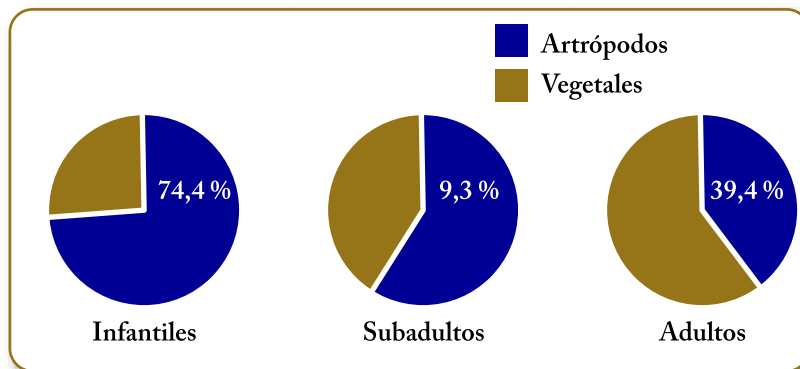


Figura 16.2. Variación ontogenética de la dieta en *Microlophus theresioides*. Extraído y modificado de Rodríguez & Gómez (1983).

porque les resulta energéticamente desventajoso alimentarse de insectos pequeños, debido a que las presas mayores son escasas, lo cual ha sido documentado para algunos otros *Liolaemus* (O'Grady et al. 2005). De esta manera, se podría explicar las diferencias dietarias entre juveniles y adultos de *L. leopardinus* (Fuentes 1981). De forma similar, en el caso de los adultos de *L. nitidus* y *L. nigromaculatus*, les resultaría más conveniente alimentarse de categorías energéticamente pobres pero más abundantes (e.g., tejidos vegetales), antes que esperar la captura de presas ricas en energía (i.e., insectos grandes) pero con menores probabilidades de encuentro (Fuentes 1977, Jaksic & Fuentes 1980). Un caso interesante de cambios ontogenéticos es el presentado por *Microlophus theresioides* (Rodríguez & Gómez 1983). Como se muestra en la Figura 16.2, la ingesta de material vegetal incrementa con la edad en esta especie. De igual forma, en *M. quadrivittatus* el consumo de material vegetal (algas) aumenta desde un 8,1% del total de la dieta en los juveniles a un 24,6% en los adultos (Pérez et al. 1979).

Morfología asociada a la dieta

Cuando existen similares contextos ecológicos, es posible que distintas especies o linajes presenten evolución morfológica convergente (e.g., Wainwright & Reilly 1994, Schluter 2000, Herrel et al. 2004), aún cuando existen evidencias contrarias de que especies que ocupan similares ambientes o explotan similares recursos ecológicos, no muestran



Ejemplar de *Philodryas chamissonis* consumiendo un individuo de *Liolaemus* sp., foto Mariana Acuña Retamar.

convergencia o solo parcialmente (Vanhooydonck & Van Damme 1999, Leal et al. 2002). En este sentido, revisiones acerca de la conducta de forrajeo de lagartos han acertado en decir que el fenotipo y la dieta muestran generalmente una asociación predecible (e.g., Greene 1982). Si bien una falta de especialización funcional podría ser interpretada como el resultado de demandas impuestas por diferentes dietas sobre la morfología y función de los sistemas de alimentación, las especializaciones morfológicas pueden resultar en una habilidad mejorada para los organismos (Herrel et al. 2004).

La biología evolutiva supone que las capacidades funcionales de los órganos podrían tener demandas pareadas entre ellos. Capacidades subutilizadas causan costos asociados con la mantención (Taylor et al. 1996) a nivel individual como específico (Starck 1999). Por ejemplo, Jaksic & Fuentes (1980) indican que existe una correlación positiva entre la longitud corporal en *L. nitidus* y la longitud promedio de la presa consumida, e indican que esto se relaciona con el hecho de que los individuos más grandes, al tener hocicos más grandes, pueden atrapar y deglutir presas de mayor tamaño que los individuos más pequeños. Estos autores propusieron para *L. nitidus* la existencia de diferencias de tamaño entre individuos, las que se reflejarían en que si hay suficiente oferta ambiental del alimento, los individuos más grandes ingerirán presas de mayor tamaño.

Estos autores infieren que el tamaño de los individuos de una población podría ser regulado por la oferta de presas (Roughgarden & Fuentes 1977, Jaksic & Fuentes 1980). Sin embargo, Fuentes & Cancino (1979) señalan que cuando la oferta ambiental de alimento es relativamente pobre (e.g., áreas desérticas), no existe una estrecha asociación entre el tamaño de las presas y sus depredadores como lo describen para *L. nigromaculatus* y *L. platei*. Resultados similares fueron encontrados para *L. pictus* de la localidad de Antillanca y de la Isla Grande de Chiloé; no se observa correlación entre la proporción largo de la boca y el largo de la cabeza total con el volumen de la presa ($r = 0,179$, $P = 0,297$ y $r = 0,42$, $P = 0,054$, respectivamente) (MA Vidal, datos no publicados).

Por otra parte, al analizar otras variables como la morfología del tracto digestivo, O'Grady et al. (2005) señalan que el intestino delgado de *Liolaemus* herbívoros es significativamente más largo que los de especies omnívoras e insectívoras, lo que estaría relacionado a una mayor digestión de una dieta rica en fibras. De hecho, ellos encuentran que la longitud del intestino delgado está correlacionada con el porcentaje de material vegetal en los estómagos de *Liolaemus* omnívoros y herbívoros. De igual forma, Tamayo (1991) correlaciona distintas características intestinales y la dieta de tres especies de lagartos, encontrando una relación similar.

TABLA 16.4

Categoría de presa registradas en la dieta de anfibios presentes en Chile. Se indica el ítem de presa, la especie que lo consume, el porcentaje que representa en la dieta y la referencia. Los datos han sido simplificados en algunos casos para un mejor entendimiento por parte del lector.

Especie	Araneae	Coleoptera	Collembola	Dermaptera	Diplopoda	Diptera	Ephemeroptera	Hemiptera	Homoptera	Himenoptera	Lepidoptera	Neuroptera	Orthoptera	Plecoptera	Phrhiraptera	Tricoptera	Annelida	Crustacea	Mollusca	Peces	Otros anfibios	Epidermis de otros anfibios	Epidermis de reptiles	Larvas de sapos	Referencia
<i>Batrachyla taeniata</i> (año 2000) (1)	16	16				19		3,1	3,1	22		3,1	3,1		3,1										1
<i>Batrachyla taeniata</i> (año 2001) (1)	25	6,3				28		6,3	6,3	6,3															1
<i>Batrachyla taeniata</i>	21	13	3,3			4,4		4,4		7,8	2,2		1,1				30								7
<i>Bufo spinulosus</i> (El Tatio)	0,1	4,6	0,4			8,3	0,6	13	2,5	2,5	2,5						46	23							4
<i>Bufo spinulosus</i> (Sn Pedro, Atacama)	7,7	21	15			16	28	2,1	2,9	0,8	6,4						18				2				4
<i>Bufo spinulosus</i> (Azapa) (1)	5,4	19	0,7	11	2,7	0,7	0,7			0,7	2,7	0,7					8,6				2				9
<i>Bufo spinulosus</i> (Putre) (1)	1,3	14				54		0,9		1,3	7,8										2				9
<i>Bufo spinulosus</i> (Parnacota) (1)	2,6	33				33		0,3	0,2	0,3	0,2				26		0,3	0,2			0,2				9
<i>Caudiverbera caudiverbera</i> (año 2000) (1)		36				6,7		52		7,1															1
<i>Eupsophus contulmoensis</i> (2)	21	14	7,1		14	7,1											29								6
<i>Eupsophus miguéi</i> (3)		#				#							#				#								3
<i>Eupsophus nabuelbutensis</i> (4)	12	44			8	16		4	4	4	4														5
<i>Pleurodema byfonina</i>	4,7	4,2				3,6		27	2,6	1								14					0,5	0,4	8
<i>Pleurodema marmorata</i> (Putre) (1)	5,2	3,1				17		3,1	0,3	1,7	1		63					0,7				1,7			9
<i>Pleurodema thaul</i> (año 2000) (1)	13	4,7				56		0,3	2,9	2,4	3,8							13							2
<i>Pleurodema thaul</i> (año 2001) (1)	7,6	5				35		0,8	5,7	0,8	5,7							42							2
<i>Telmatobius peruvianus</i> (Putre) (1)	1,9	3,6				33								0,6				37	2,3		0,2				9
<i>Telmatobius marmoratus</i> (Parnacota) (1)	0,8	7,5			6	4,1								5,5				16	0,7	0,2	0,1	0,5			9

sólo mencionado.

(1) El porcentaje faltante en la dieta corresponde a material vegetal.

(2) Datos de esta fila corresponden a dos individuos muestreados.

(3) Registraron restos vegetales.

(4) Datos de cinco individuos.

Referencias: 1- Diaz-Páez 2003, 2- Diaz-Páez & Ortiz 2003, 3- Formas 1978, 4- Núñez et al. 1982, 5- Ortiz & Ibarra-Vidal 1992, 6- Ortiz et al. 1989, 7- Pincheira 2002a, 8- Pincheira 2002b, 9- Valencia et al. 1982.

Anfibios

La dieta en los anfibios es un tema poco estudiado en Chile. Debido a esto, en esta sección sólo se describen los tipos de dieta, desde una perspectiva bastante general (ver Tabla 16.4), y los contextos en los cuales han sido abordados.

Batrachyla: Para este género, la escasa información indica que se alimenta fundamentalmente de arácnidos, dípteros, himenópteros y crustáceos (Pincheira-Donoso 2002, Díaz-Páez 2003). Pincheira-Donoso (2002) describió la dieta de *B. taeniata* sin encontrar relación entre el número de presas ingeridas y la longitud corporal del depredador. Por otra parte, Díaz-Páez (2003) analizó la dieta durante dos años continuados (2000 y 2001), estudiando la sobreposición dietaria de esta especie junto a las especies *Pleurodema thaul* y *Caudiverbera caudiverbera*. Esta autora detectó que las dietas de *B. taeniata* y *P. thaul* son más semejantes respecto de *C. caudiverbera*. Sin embargo, las dos primeras mostrarían variaciones entre los años.

Bufo: Sólo se ha estudiado a *B. spinulosus*. En los dos estudios realizados, se ha considerado la variación altitudinal como factor de diferenciación. En el primer estudio, Núñez et al. (1982) indican que las mayores diferencias en la dieta entre dos poblaciones corresponden a un aumento de coleópteros, colémbolos, dípteros y efemerópteros en la localidad de San Pedro de Atacama (2400 msnm) y un aumento del consumo de crustáceos y moluscos en la localidad del Tatio (4300 msnm). Debido a que la población del Tatio tendría hábitos más acuáticos, existiría un aumento del consumo de vegetales, fundamentalmente de algas cianofitas. Sin embargo, existe un pequeño porcentaje de vegetales no algas, lo cual indica que los individuos de esta población incursionan fuera del agua esporádicamente. Además, el mayor grado de herbivoría de esta población está correlacionado con una mayor extensión del tracto digestivo. En el segundo estudio, se consideró un transecto altitudinal desde los 0 a los 4800 msnm en el norte de Chile (Valencia et al. 1982) donde se registraron diferencias en la composición de la dieta entre las localidades analizadas (Azapa, Putre y Parinacota). Si bien en las tres poblaciones hay consumo de coleópteros, himenópteros, dípteros, lepidópteros, arácnidos, material vegetal y mudas de piel, la población de Putre consume más dípteros (54%) que la de Parinacota (33%) y Azapa (0,7%), pero además, el porcentaje de material vegetal disminuye con la altura desde 37% en Azapa a 3% en Parinacota.

Caudiverbera: El trabajo desarrollado por Díaz-Páez (2003) indica que *C. caudiverbera* se alimenta de un reducido número de categorías de presas con un alto consumo de hemípteros y coleópteros en la localidad estudiada (Hualpén). Esta autora describió además que no existe sobreposición trófica con otras especies simpátricas (*Batrachyla taeniata* y *Pleurodema thaul*). Datos previos presentados por Cei (1962) indican que esta especie es muy voraz. Según Lira Lira (1946 *vide* Cei 1962) ésta sería una de las

características que mejor describe a esta especie. Cei (1962) escribe respecto a *C. caudiverbera* “...come principalmente peces pero también otros batracios, como *Pleurodema bibroni* (= *thaul*) y además caza toda clase de animales, desde larvas de insectos o crustáceos (*Aegla*) hasta pájaros y pequeños mamíferos, e incluso sus propios huevos, renacuajos y especímenes jóvenes...”. Según describe Lira Lira (1946 *vide* Cei 1962) esta especie no mostraría sensación de hambre ni límites de saciedad por lo que comería por reflejo, al detectar la presencia de una presa. Posteriormente, Parra et al. (1974) estudian la dieta de las larvas de esta especie. Del listado completo de las especies encontradas en el contenido estomacal, se observa que en total, considerando los 16 diferentes estadios larvarios, existe la presencia de 65 taxa de algas donde la mayor parte correspondió a diatomeas (25 taxa), clorófitas (22 taxa), cianófitas (14 taxa) y euglenófitas (4 taxa). Estos autores concluyen que las larvas suplementan su alimentación de microorganismos por filtración y que no existen claras diferencias entre los diferentes estadios respecto de su alimentación.

***Eupsophus*:** La descripción de dieta de especies de *Eupsophus* es más escasa aún. Estas descripciones están restringidas sólo a pequeños párrafos incluidos en la descripción de las especies (e.g., Formas 1978, Ortiz et al. 1989).



Eupsophus contulmoensis, foto Felipe Rabanal.

Pleurodema: Se han analizados tres especies: *P. bufonina*, *P. marmorata* y *P. thaul*, las cuales tienen en común el consumo de arácnidos, coleópteros, dípteros e himenópteros, pero se diferencian en categorías como hemípteros, neurópteros, plecópteros, entre otros (Tabla 16.4). Tanto Valencia et al. (1992) como Díaz-Páez (2003) estudiaron la dieta en relación a la sobreposición trófica que presentaban en sus respectivas localidades estudiadas. En estos trabajos indican que *P. marmorata* se sobrepone tróficamente en algunas localidades con *Telmatobius marmoratus* y *Bufo spinulosus* (Valencia et al. 1989), mientras que *P. thaul* se sobrepone en forma relativa con *Batrachyla taeniata* y éstas dos no se sobreponen con *C. caudiverbera* (Díaz-Páez 2003).

Telmatobius: Como se muestra en la Tabla 16.4, las especies que han sido foco de estudio fueron consideradas con sobreposición en algunas localidades pero un análisis más exhaustivo no ha sido desarrollado.

Otras descripciones generales: Datos anecdóticos acerca de la dieta de algunas especies fueron entregados por Cei (1962). Por ejemplo, *Bufo spinulosus* consume insectos, larvas y lombrices y que en ejemplares de Putre se registraron orugas de mariposa en la dieta. Así mismo, este autor describió que *Batrachyla taeniata* y *Eupsophus calcaratus* se alimentaban de pequeños artrópodos y *Pleurodema marmorata* se alimenta de artrópodos, arácnidos, coleópteros y formícidos. Para *Rhinoderma darwinii* señala que se alimenta de insectos, los que fueron reportados previamente por Schneider (1930 *vide* Cei 1962).

Omnivoría

En la mayoría de las especies consideradas en esta revisión se destaca el consumo de material vegetal, lo cual fue descrito por Díaz-Páez (2003) como accidental, producido fundamentalmente al momento de la captura de las presas animales. Sin embargo, la misma autora indica que no existe claridad respecto a la importancia de la categoría vegetal en la dieta de anuros. Según Anderson et al. (1999), existen dos hipótesis que explicarían el consumo de vegetales en anuros. Por una parte, el material vegetal sería utilizado para ayudar a eliminar parásitos intestinales, al proveer de un medio de arrastre de los exoesqueletos y restos de invertebrados. Otra hipótesis se relaciona a una contribución nutricional y/o como recurso de agua adicional para prevenir la desecación. Desafortunadamente, a la fecha, no existen estudios en Chile que intenten dilucidar esta y otras problemáticas.

Comentarios finales

El conocimiento que tenemos actualmente acerca de la dieta de herpetozoos presentes en Chile es aún fraccionario, particularmente en anfibios. El cuerpo teórico que aquí se ha desarrollado, plantea nuevas líneas de trabajo tendientes a generar nuevos datos en especies donde estos faltan, pero además, plantea la necesidad de estudiar concertadamente la dieta de las especies, las fluctuaciones ambientales y las restricciones que puedan existir frente a una determinada oferta ambiental. Debido a que Chile es privilegiado en mostrar ambientes fluctuantes de norte a sur y de mar a cordillera, queda clara la idea de que examinar sólo lo que estas especies consumen no es suficiente para generar hipótesis completas que incluyan aspectos evolutivos en ellas.

Agradecimientos

Agradecemos a Juan Carlos Ortiz por facilitar información acerca de varias especies listadas en este trabajo, a Juan Carlos Acosta y Herman Núñez por sus valiosos comentarios de la versión inicial. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por proyecto de Doctorado AT-24050037 de CONICYT y PG-4-2005 del Departamento de Postgrado y Post-título, Universidad de Chile de MAV.

Literatura citada

- Acosta JC, G Blanco, F Murúa, J Marquez, HJ Villavicencio & G Cánovas (2004) *Pristidactylus scapulatus* (NCN) Diet. Natural history notes. *Herpetological Review* 35: 171-172.
- Adams D & FJ Rohlf (2000) Ecological character displacement in *Plethodon*: Biomechanical differences found from a geometric morphometric study. *Proceeding of Natural Academy of Science* 97: 4106-4111.
- Andrews RM, FH Pough, A Collazo & A de Queiroz (1987) The ecological cost of morphological specialization: feeding by a fossorial lizard. *Oecologia* 73: 139-145.
- Araya S (2007) Aspectos autoecológicos relevantes para la conservación de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia: Tropiduridae) en la Reserva nacional altos de Lircay, Región del Maule. Tesis de Ingeniero en Recursos Naturales Renovables. Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile. 44 pp.
- Bowen SH (1996) Quantitative description of diet. En: Murphy BR & DW Willis (eds), *Fisheries techniques*: 513-532. American Fisheries Society, Bethesda.
- Butler MA (2005) Foraging mode of the chameleon, *Bradypodion pumilum*: A challenge to the sit-and-wait versus active forager paradigm? *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 797-808.

- Castro SA, JE Jiménez & F Jaksic (1991) Diet of the racerunner *Callopiastes palluma*, in north central Chile. *Journal of Herpetology* 25: 127-129.
- Cei JM (1962) Batracios de Chile. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. Chile. cviii + 128 pp.
- Celedón-Neghme C, CR Salgado & PF Victoriano (2005) Preferencias alimentarias y potencial dispersor del lagarto herbívoro *Phymaturus flagellifer* (Tropiduridae) en los Andes. *Gayana (Chile)* 69: 266-276.
- Celedon-Neghme C, LA San Martin, PF Victoriano & LA Cavieres (2008) Legitimate seed dispersal by lizards in an alpine habitat: The case of *Berberis empetrifolia* (Berberidaceae) dispersed by *Liolaemus bellii* (Tropiduridae). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 33: 265-271.
- Cepeda-Pizarro J, J Pizarro-Araya, H Vásquez (2005). Composición y abundancia de artrópodos del Parque Nacional Llanos de Challe: impactos del ENOS de 1997 y efectos del hábitat pedológico. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 635-650.
- Codoceo M (1954) Reptiles de la región de los lagos valdivianos. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 2: 69-71.
- Codoceo M (1956) La salamaneja. *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 1: 7-8.
- Díaz-Páez H (2003) Dinámica espacio temporal de una comunidad de anfibios en el centro-sur de Chile, relevancia en las interacciones sociales de *Pleurodema thaul*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. 266 pp.
- Díaz-Páez H & JC Ortíz (2003) Hábitos alimentarios de *Pleurodema thaul* (Anura, Leptodactylidae), en Concepción, Chile. *Gayana (Chile)* 67: 25-32.
- di Castri F (1968) Esquisse écologique du Chili. En: Deboutteville CL & T Rapoport (eds), *Biologie de l'Amérique Austral*: 7-52. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- di Castri F & ER Hajek (1976) Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile, Santiago. Chile. 163 pp.
- Donnelly MA (1991) Feeding patterns of the strawberry poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Copeia* 1991: 723-730.
- Donoso-Barros R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones Universidad de Chile. Santiago, Chile. cxlvi + 458 pp.
- Duellman WE & L Trueb (1986) *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Book Co. New York. 696 pp.
- Escobar MA & MA Vukasovic (2003) Depredación de *Philodryas chamissonis* (Serpentes: Colubridae) sobre polluelos de *Aphrastura spinicauda* (Passeriformes: Furnariidae): ¿Una culebra arborícola? *Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 352: 18-20.
- Espinoza RE (2002) Body size, temperature, and the evolution of herbivory in reptiles. Tesis de Doctorado, University of Nevada, Reno.
- Espinoza RE, JJ Wiens & CR Tracy (2004) Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 16819-16824.
- Flores E, M Gallardo, X Leon, L López & L Maldonado (1977) Estudio preliminar de las poblaciones de *Tropidurus peruvianus quadrivittatus*. Tesis de Bachillerato, Universidad de Chile, Iquique, Chile. 75 pp.
- Formás R (1978) A new species of leptodactylid frog (*Eupsophus*) from the coastal range in southern Chile. *Studies of Neotropical Fauna & Environment* 13: 1-9.

- Fuentes ER (1976) Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.
- Fuentes ER (1977) Autoecología de *Liolaemus nigromaculatus* (Lacertilia, Iguanidae). *Anales Museo Historia Natural, Valparaíso (Chile)* 10: 169-177.
- Fuentes ER (1981) Evolution of lizard niches in Mediterranean habitats. En: di Castri F, DW Goodall & RL Specht (eds), *Mediterranean-type scrublands*: 417-444. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Fuentes ER & F di Castri (1975) Ensayo de herbivoría experimental en especies de *Liolaemus* (Iguanidae) chilenos. *Anales Museo Historia Natural, Valparaíso (Chile)* 8: 66-75.
- Fuentes ER & J Cancino (1979) Rock-ground patchiness in a simple *Liolaemus* lizard community. *Journal Herpetology* 13: 343-350.
- Fuentes ER & J Ipinza (1979) A note on the diet of *Liolaemus monticola* (Iguanidae). *Journal Herpetology* 13: 123-124.
- Greene HW (1982) Dietary and phenotypic diversity in lizards: why are some organisms specialized? En: Mossakowski D & G Roth (eds), *Environmental adaptation and evolution*: 107-128. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Greene HW & FM Jaksic (1992) The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chilensis* (Colubridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 485-493.
- Grimmond NM, MR Preest & FH Pough (1994) Energetic cost of feeding on different kinds of prey for the lizard *Chalcides ocellatus*. *Functional Ecology* 8: 17-21.
- Habit E (1988) Autoecología de *Centruroides flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia: Iguanidae). Seminario de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 168 pp.
- Halloy M, C Robles & F Cuezco (2006) Diets in two syntopic neotropical lizard species of the genus *Liolaemus*, Liolaemidae. *Revista Española de Herpetología* 20: 47-56.
- Herrel AH, B Vanhooydonck & R Van Damme (2004) Omnivory in lacertid lizards: adaptive evolution or constraint? *Journal of Evolutionary Biology* 17: 974-984.
- Hirai T (2002) Ontogenetic change in the diet of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *Ecological Research* 17: 639-644.
- Hurtubia J (1973) Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology* 54: 885-890.
- Jaksic FM (1978) ¿A qué tamaño se hace herbívora una lagartija? *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 11: 113-116.
- Jaksic FM (1998) The multiple facets of El Niño/Southern Oscillation in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 121-131.
- Jaksic F & ER Fuentes (1980) Observaciones autoecológicas en *Liolaemus nitidus* (Lacertilia: Iguanidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 15: 109-124.
- Jaksic FM & K Schwenk (1983) Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica* 39: 457-461.
- Kramer DL (2001) Foraging behavior. En: Fox CW, DA Roff & DJ Fairbairn (eds), *Evolutionary ecology. Concepts and case studies*: 231-246. Oxford University Press.

- Krebs JR & NB Davies (1997) Behavioral ecology. An evolutionary approach. 4th edn. Blackwell Scientific, London. 464 pp.
- Labanick GM (1976) Prey availability, consumption and selection in the cricket frog, *Acris crepitans* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 10: 293–298.
- Lambrot M & NF Díaz (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *Journal of Herpetology* 21: 29–37.
- Lambrot M & JC Ortiz (1990) *Liolaemus pseudolemniscatus*, una nueva especie de lagarto del Norte Chico (Sauria: Tropiduridae). *Gayana* (Chile) 54: 135–142.
- Leal M, AK Knox & JB Losos (2002) Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. *Evolution* 56: 785–791.
- Marquet P (1985) Estudio de algunos ejes del nicho de una comunidad de *Liolaemus* (Squamata-Iguanidae) en el altiplano del Norte de Chile. Unidad de Investigación, Universidad de Concepción. 44 pp.
- Meserve PL, WB Milstead, JR Gutierrez & FM Jaksic (1999) The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: Results of a long-term experiment. *Oikos* 85: 364–372.
- McLaughlin RL (1989) Search modes of birds and lizards: Evidence for alternative movement patterns. *American Naturalist* 133: 654–670.
- Mellado J (1982) Sobre la alimentación de *Callopistes maculatus* (Reptilia; Teiidae). *Doñana Acta Vertebrata* (España) 9: 372–373.
- Núñez H (1984) Culebras chilenas: Más allá del mito. *Revista Naturaleza* (Chile) 2: 16–19.
- Núñez H (1996) Autecología comparada de dos lagartijas de Chile central. *Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 50: 5–60.
- Núñez H & JC Torres-Mura (1992) Adiciones a la herpetofauna de Chile. *Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 322: 3–7.
- Núñez H, MA Labra & J Yañez (1982) Hábitos alimentarios de dos poblaciones andinas de *Bufo spinulosus* Wiegman, 1835 (Anura: Bufonidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 39: 81–91.
- Núñez H, Marquet PA, Medel RG & FM Jaksic (1989) Niche relationships between two sympatric *Liolaemus* in a fluctuating environment: the “lean” versus “feast” scenario. *Journal of Herpetology* 23: 22–28.
- Núñez H, D Pincheira & C Garin (2004) *Liolaemus hajeki*, una nueva especie de lagartija de Chile (Squamata, Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 53: 85–97.
- Núñez H, J Sufán, H Torres, JH Carothers & F Jaksic (1992) Autecological observations on the endemic central Chilean lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Journal of Herpetology* 26: 228–230.
- O’grady SP, M Morando, L Avila & MD Dearing (2005) Correlating diet and digestive tract specialization: Examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology* 108: 201–210
- Olesen JM & A Valido (2003) Lizards as pollinators and seed dispersers: An island phenomenon *Trends in Ecology & Evolution* 18: 177–181.
- Ortiz JC (1974) Reptiles del Parque nacional Vicente Pérez Rosales. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso* (Chile) 7: 317–326.

- Ortiz JC (1975) Una nueva especie de lagartija chilena, *Liolaemus donosoi* sp. Nov. (Squamata - Iguanidae). Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile) 8: 62-65.
- Ortiz JC (1980) Revisión taxonómica del género *Tropidurus* en Chile. I Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados, La Rabida. España: 355-377.
- Ortiz JC (1987) Une nouvelle espèce de *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae) du Chili. Bulletin Museum National d'Historie Naturelle Paris 9: 265-270.
- Ortiz JC (1989) Description de *Liolaemus silvai* sp. nov. (Sauria, Iguanidae) du Norte Chico du Chili. Bulletin Museum National d'Historie Naturelle Paris 11: 247-252.
- Ortiz JC & H Ibarra-Vidal (1992) Una nueva especie de Leptodactylidae (*Eupsophus*) de la Cordillera de Nahuelbuta (Chile). Acta Zoologica Lilloana (Argentina) 41: 75-79
- Ortiz JC & P Marquet (1987) Una nueva especie de lagarto altoandino: *Liolaemus islugensis* (Reptilia-Iguanidae). Gayana (Chile) 51: 59-63.
- Ortiz JC & GM Riveros (1976) Hábitos alimenticios de *Liolaemus nigromaculatus kuhlmani*, Muller & Hellmich. Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile) 9: 131-140.
- Ortiz JC, H Ibarra-Vidal & R Formás (1989) A new species of *Eupsophus* (Anura: Leptodactylidae) from Contulmo, Nahuelbuta Range, southern Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 102: 1031-1035.
- Pérez C, E Rodríguez, O Rodríguez & C Tesorieri (1979) Aplicación de modelos matemáticos para el análisis de la diversidad en comunidades terrestres - litorales de *Tropidurus* en Colorado Chico, I Región Chile: Estudio Preliminar. Tesis, Departamento de Ciencias, Universidad de Chile. Iquique. 98 pp.
- Perry G (1999) The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. American Naturalist 153: 98-109.
- Pianka ER (1982) Ecología evolutiva. Universidad de Texas, Austin. 376 pp.
- Pincheira-Donoso D (2002) Dieta de *Batrachyla taeniata* (Girard, 1854) en poblaciones de Concepción, Chile (Anura: Leptodactylidae). Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 348: 3-7.
- Pincheira-Donoso D (2002) Nota sobre la alimentación de *Pleurodema bufonina* Bell, 1843 (Anura: Leptodactylidae). Gayana (Chile) 66: 77-80.
- Pincheira-Donoso D & H Núñez. (2005) Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae) Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 59: 7-486.
- Pinto A, W Hermosilla, F di Castri & V Astudillo (1978) Distribución altitudinal y diversidad trófica de la herpetofauna del Cerro El Roble, Chile. Investigaciones Zoológicas Chilenas (Chile) (Número Especial): 32-40.
- Pough FA (1973) The lizard energetics and diet. Ecology 54: 837-844.
- Pough FH & RM Andrews (1985) Energy costs of subduing and swallowing prey for a lizard. Ecology 66: 1525-1533.

- Pough FH, RM Andrews, JE Cadle, ML Crump, AH Savitzky & KD Wells (2001) *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey. 577 pp.
- Reyes P (1998) Hábitos dietarios del teiido *Callopiastes palluma* de dos localidades de norte de Chile central. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena. 20 pp.
- Rocha CFD, GF Dutra, D Vrcibradic & VA Menezes (2002) The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos archipelago: Species list and ecological aspects. *Brazilian Journal of Biology* 62: 285-291.
- Rocha CFD, D Vrcibradic & M Van Sluys (2004) Diet of the lizard *Mabuya agilis* (Sauria; Scincidae) in an insular habitat (Ilha Grande, RJ, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 135-139.
- Rodríguez ES & AV Gómez (1983) Autoecología de *Tropidurus theresioides* (Lacertilia: Iguanidae). Tesis de Bachillerato, Universidad de Chile, Iquique, Chile. 21 pp.
- Roughgarde J & E Fuentes (1977) The environmental determinants of size in solitary population of West Indian *Anolis* lizards. *Oikos* 29: 44-51.
- Sallaberry M, H Núñez & J Yañez (1982) *Liolaemus hernani* n. sp. de iguanidae de la zona central de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 39: 93-99.
- Schluter D (2000) *The ecology of adaptive radiation* Oxford University Press, Oxford, UK. 296 pp.
- Schneider CO (1930) Observaciones sobre batracios chilenos. *Revista Chilena de Historia Natural* 34: 220-223.
- Sepúlveda M, MA Vidal & FM Fariña (2006) *Microlophus atacamensis* (Atacama Desert Runner). Predation. *Herpetological Review* 37: 224-225.
- Sokol OM (1965) Herbivory in lizards. *Evolution* 21: 192-194.
- Starck JM (1999) Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates. Implications for evolutionary morphology. *Zoologischer Anzeiger* 238: 87-101.
- Starck JM & K Beese (2002) Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. *Journal of Experimental Biology* 205: 1377-1388.
- Sufán-Catalán J & H Nuñez (1993) Estudios autoecológicos en *Pristidactylus* cf. *valeriae* (Squamata, Polychridae) en Chile central. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 44: 115-130.
- Tamayo M (1991) Histología comparada de intestino de *Callopiastes palluma* y *Phymaturus flagillefer* (Reptilia, Lacertilia). Tesis de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Morfología, Facultad de Medicina, Universidad de Chile. 59 pp.
- Toft CA (1980) Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45: 131-141.
- Toft CA (1981) Feeding ecology of Panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15: 139-144.
- Urbina M & O Zúñiga (1977) *Liolaemus pictus talcanensis* nov. subsp. (Squamata - Iguanidae) nuevo reptil para el Archipiélago de Chiloé. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso (Chile)* 10: 69-74.
- Valencia J, A Veloso & M Sallaberry (1982) Nicho trófico de las especies de los herpetozoos del transecto Arica - Chungará. En: Veloso A & E Bustos. *El hombre y los ecosistemas de montaña: 293-315*. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.

- Valido A & M Nogales (2003) Digestive ecology of two omnivorous Canarian lizard species (*Gallotia*, Lacertidae). *Amphibia-Reptilia* 24: 331-344.
- Vanhooydonck B & R Van Damme (1999) Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research* 1: 785-805.
- Vidal MA (2007) Variación geográfica en *Liolaemus pictus* (Liolaeminae) del Archipiélago de Chiloé: el rol de las glaciaciones y la insularidad en la divergencia molecular, fisiológica y morfológica. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 110 pp.
- Vidal MA & JC Ortiz (2003) *Callospistes palluma* (Chilean Racerunner, Iguana Chilena). Cannibalism. *Herpetological Review* 34: 364-365.
- Vidiella PE (1992) Desierto florido: estudio experimental de la emergencia de plantas efímeras en respuesta a distintos regímenes de precipitación. Tesis de Magíster. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Villavicencio HJ, JC Acosta & MG Canovas (2005) Dieta de *Liolaemus ruibali* Donoso-Barros (Iguania, Liolaeminae) en la Reserva de usos múltiples Don Carmelo, San Juan Argentina. *Multequina* (Argentina) 14: 47-52.
- Vitt LJ (2004) Shifting paradigms: herbivory and body size in lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 30: 16713-16714.
- Vitt LJ & ER Pianka (2005) Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of National Academy of Science* 102: 7877-7881.
- Vrcibradic D & CFD Rocha (1995) Ecological observations of the scincid lizard *Mabuya agilis* in a Brazilian restinga habitat. *Herpetological Review* 26: 129-131.
- Vrcibradic D & CFD Rocha (1996) Ecological differences tropical sympatric skinks (*Mabuya agilis* and *Mabuya macrorhyncha*) in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 30: 60-67.
- Wainwright PC & SM Reilly (1994) Ecological morphology: Integrative organismal biology. University of Chicago Press, Chicago. 376 pp.
- Weisser PJ, JN Weisser & L Robres (1975) Notes on cactus flower predation by lizards in the Atacama desert. *Aloe* 13: 117-118. <http://www.copiapoa.info/online/Aloe/lizard.htm>
- Willson MF, C Smith-Ramirez, C Sabag, JF Hernandez (1995) Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chile. En: Armesto JJ, C Villagran & MK Arroyo (eds), *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 251-264. Ediciones Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Willson MF, C Sabag, J Figueroa, JJ Armesto, M Caviedes (1996) Seed dispersal by lizards in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 339-342.
- Young-Downey A & J Moreno (1991) A new species of tropidurine lizard (Squamata: Tropiduridae) from Los Andes of northern Chile. *Gayana* (Chile) 55: 391-396.

Ecofisiología de anfibios y reptiles



Homonota gaudichaudi, foto Mariana Acuña Retamar.

**Antonieta Labra, Marcela A. Vidal,
Rigoberto Solís y Mario Penna**

Este capítulo resume el conocimiento existente a la fecha respecto a los aspectos básicos de la ecofisiología de herpetozoos residentes de Chile. Dado que el mayor desarrollo teórico y experimental de la ecofisiología de herpetozoos es en reptiles, el capítulo parte con la discusión de los estudios concernientes a termorregulación, energética y hematología en este grupo. El tópico más explorado ha sido la termorregulación, particularmente en *Liolaemus*. Es destacable que en varios aspectos de la termorregulación, existen variaciones entre los distintos estudios, por lo tanto, no solo es necesario incrementar la información en éste ámbito, sino que también se requiere determinar si las diferencias reportadas son debido a variaciones metodológicas son producto de importantes diferencias fisiológicas y/o ecológicas no consideradas hasta ahora.

En la segunda parte se discuten los pocos estudios realizados en ecofisiología de anfibios, entregándose además nueva información acerca de la relación entre la temperatura corporal y el canto, una conducta fuertemente involucrada en la adecuación biológica de anfibios. Ambas secciones incluyen datos de especies congénicas no residentes en Chile, pues esto permite tener una visión más global de la ecofisiología de las especies que residen en Chile.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Ecofisiología de reptiles	485
Termorregulación	485
Termorregulación conductual: Patrones de actividad, uso de sustrato y cambios posturales	496
Termorregulación fisiológica	498
Otros mecanismos termorregulatorios: Color y tamaño del cuerpo	500
Metabolismo	501
Hematología	502
Ecofisiología de anfibios	503
Termorregulación	503
Temperatura y efecto sobre el canto	505
Metabolismo y hematología	507
Conclusiones generales	508
Agradecimientos	508
Literatura citada	508



ANTONIETA LABRA

Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES),
Department of Biology,
University of Oslo. Oslo, Norway.

MARCELA A. VIDAL

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Facultad de Ciencias,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

RIGOBERTO SOLIS

Departamento de Ciencias Biológicas Animales,
Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

MARIO PENNA

Programa de Fisiología y Biofísica,
Instituto de Ciencias Biomédicas, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Ecofisiología de reptiles

Termorregulación

Los herpetozoos han sido llamados *poiquilotermos* (*poikilo* = variable, *termo* = temperatura) debido a que al tener bajas tasas metabólicas, la adquisición y mantención de adecuadas temperaturas corporales, dependen de una fuente térmica externa, determinando que sus temperaturas corporales sean variables (Eckert et al. 1991). Por el contrario, organismos como las aves, al generar calor a través de sus altas tasas metabólicas, pueden mantener sus temperaturas corporales constantes, siendo llamados *homeotermos* (*homeo* = constante). Sin embargo, Cowles & Bogert (1944) demostraron que los reptiles son capaces de mantener temperaturas corporales bastante constantes y relativamente precisas durante las horas de actividad, las que podían diferir bastante de las temperaturas ambientales. Luego Cowles (1962) dividió a los organismos en función de la fuente de energía usada para mantener la temperatura corporal: *endotermos* (*endo* = adentro) dependientes de una fuente interna (metabolismo) como las aves y *ectotermos* (*ecto* = fuera) dependientes de una fuente externa (e.g., radiación solar) como los herpetozoos (Pough & Gans 1982). La dependencia de los ectotermos por una fuente térmica externa, ha llevado a plantear que la temperatura ambiental es un recurso ecológico por el cual estos organismos competirían (Magnuson et al. 1979, Tracy & Christian 1986).



Liolaemus copiapensis, foto Daniel González Acuña.

La temperatura corporal es la variable fisiológica más importante para ectotermos, pues afecta directamente su adecuación biológica a través del efecto en el desempeño de distintas variables conductuales y fisiológicas (Huey 1982, Huey & Kingsolver 1989, Angilletta et al. 2002). La mayoría de estos desempeños son optimizados en un rango estrecho de temperaturas (Angilletta et al. 2002), por lo que la adecuación biológica de ectotermos está directamente relacionada al tiempo que ellos son capaces de estar activos a temperaturas corporales óptimas (Huey & Slatkin 1976). De hecho los ectotermos presentan una amplia diversidad de mecanismos termorregulatorios que les permiten mantener temperaturas corporales dentro de un rango apropiado, en un ambiente de temperaturas heterogéneas (Labra & Vidal 2003). Como se analiza más adelante, el mecanismo más usado es la termorregulación conductual, seguido de la termorregulación fisiológica (Bartholomew 1982). Además, ciertas características morfológicas como el tamaño corporal y los patrones de coloración son factores que *per se*, afectan el intercambio calórico y pueden ayudar a una termorregulación efectiva (Stevenson 1985, Clusella-Trullas et al. 2007).

Los estudios de termorregulación en herpetozoos han explorado cuáles son las temperaturas corporales que los organismos mantienen en condiciones naturales o de campo (T_c). Los estudios de la termobiología de *Liolaemus* probablemente comenzaron con las descripciones de Pearson (Pearson & Bradford 1976, Pearson 1977) sobre la eficiencia de la



Phymaturus vociferator, foto Christoph Heibl.

termorregulación de *L. signifier (multiformis)* en el altiplano de los Andes. Esta especie, a pesar de residir en ambientes de bajas temperaturas, mantiene T_c de 34°C a 37°C. Luego, Fuentes & Jaksic (1979) determinaron T_c de ocho *Liolaemus* de la zona central, proponiendo, a pesar de documentar variaciones intraespecíficas de T_c en tres especies, que T_c está en los 35°C. Estudios posteriores con especies de distintas regiones geográficas, indican que T_c de *Liolaemus* varía de 24,4°C a 37°C (Tabla 17.1).

Las variaciones intraespecíficas de T_c revelan que los lagartos tienen diversas restricciones para la termorregulación, tales como disponibilidad de buenos parches térmicos, presencia de competidores o depredadores (Huey 1982). En *Microlophus atacamensis* existirían potenciales interacciones competitivas entre las distintas clases de edad; adultos y subadultos usarían perchas térmicamente más favorables que los juveniles (Vidal et al. 2002). Por otra parte, el efecto de la disponibilidad de los recursos térmicos queda de manifiesto a través de las diferencias estacionales de T_c en *Microlophus quadrivittatus* (Báez & Cortés 1990) y *Liolaemus occipitalis* (Bujes & Verrastro 2006).

El balance entre los costos y beneficios de la termorregulación determina cuándo, cómo y con qué precisión (o variabilidad) los ectotermos controlan sus temperaturas corporales, así como el grado de independencia de T_c de la temperatura ambiental, T_a (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982). Esta dependencia térmica es estimada correlacionando T_c con T_a, donde correlaciones cercanas a cero, implican una alta independencia de las condiciones ambientales y los organismos son considerados *termorreguladores*. Por el contrario, organismos *termoconformistas* tienen correlaciones cercanas a uno, con una alta dependencia térmica del ambiente (Huey 1982). Los termoconformistas son frecuentes de encontrar en ambientes con poca disponibilidad de recursos térmicos y/o con altos costos para aumentar T_c (e.g., ambientes acuáticos, bosques sombreados). No obstante, esta estrategia también sería apropiada cuando los animales no necesitan invertir tiempo y energía seleccionando activamente microambientes (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982).

El grado de dependencia térmica presenta una importante variación intra e interespecífica (Tabla 17.1), aún cuando existen algunas tendencias claras, tales como que los lagartos de zonas más frías son mejores termorreguladores. Por ejemplo, Marquet et al. (1989) compararon la dependencia térmica de cuatro especies de *Liolaemus*, encontrando que las especies de mayores altitudes (*L. jamesi* y *L. alticolor*) tienen mayor independencia térmica que especies de altitudes medias (*L. ornatus* y *L. islugensis*). Otros ejemplos de independencia térmica en ambientes fríos han sido reportados en *L. elongatus*, *Phymaturus patagonicus* (Ibargüengoytía 2005) y *L. sanjuanensis* (Acosta et al. 2004). No obstante, *Microlophus quadrivittatus* residente de las costas nortinas de Chile, también presenta una alta independencia térmica (Báez & Cortés 1990) y similares resultados fueron obtenidos en *M. atacamensis* (Sepúlveda et al. 2008). Es interesante destacar aquí que el grado de independencia térmica muestra variaciones geográficas (Vidal et al. 2002, Sepúlveda et al. 2008) como ocurre en las poblaciones más nortinas de *M. atacamensis* y

TABLA 17.1

Temperaturas de sustrato (Ts) utilizados por las distintas especies, y temperaturas corporales registradas en el campo (Tc) y en condiciones de laboratorio (Tsel). Los datos se entregan como promedio \pm EE ($^{\circ}$ C). En paréntesis esta el tamaño muestral. En algunos estudios no existe reporte de la temperatura de sustrato, pero sí del aire, lo cual se indica con el superíndice Tar. Referencia: ver al pie de la Tabla.

Especies	Temperatura de Sustrato	Temperatura Corporal de Campo	Temperatura Corporal de Laboratorio	Referencia
<i>Liolaemus</i>				
<i>alticolor</i>	28,69 \pm 3,15 (8)	32,90 \pm 0,57 (5)	32,92 \pm 0,32 (15)	1
	20,80 \pm 0,70 (23)Tar	29,10 \pm 0,60 (23)	34,50 \pm 0,45 (108)	2
<i>bellii</i>	28,29 \pm 1,04 (9)	34,23 \pm 0,38 (9)	35,10 \pm 0,20 (26)	1
		33,03 \pm 0,14 (262)		3
<i>bibroni</i>	33,58 \pm 1,59 (13)	31,22 \pm 0,75 (13)	35,14 \pm 0,33 (7)	1
<i>bisignatus</i>	38,13 \pm 1,09 (34)	32,77 \pm 0,65 (21)	34,75 \pm 0,32 (13)	1
<i>buergeri</i>			35,61 \pm 0,50 (3)	4
<i>chaltin</i>		31,30 \pm 0,43 (40)		5
<i>chiliensis</i>	30,87 \pm 3,41 (3)	36,55 \pm 0,85 (2)	35,16 \pm 0,30 (6)	1
		34,09 \pm 0,74 (9)		3
<i>chillanensis</i>		26,50 \pm 1,15 (22)		4
<i>constanzae</i>	32,48 \pm 1,35 (17)	30,79 \pm 0,81 (17)	34,31 \pm 0,22 (11)	1
<i>cristiani</i>			36,24 \pm 0,26 (3)	4
<i>curis</i>	31,50 \pm 2 (2)	32,95 \pm 0,15 (2)	35,90 \pm 0,08 (3)	1
	29,35 \pm 0,55 (47)	32,89 \pm 0,31 (65)	36,57 \pm 0,07 (2)	6
<i>cyanogaster</i>	34,80 \pm 1,56 (3)	32,90 \pm 1,55 (2)	33,79 \pm 0,69 (2)	1
<i>dorbigny</i>	23,00 \pm 11,9 (2)	29,40 (1)	31,01 \pm 0,99 (2)	1
<i>eledori</i>	36,57 \pm 1,46 (15)	32,34 \pm 0,45 (16)	35,87 \pm 0,62 (4)	1
<i>elongatus</i>	25,50 \pm 1,20 (53)	30,76 \pm 0,76 (41)	29,90 \pm 0,32 (14)	7
<i>fabiani</i>	25,93 \pm 1,07 (28)	31,26 \pm 0,27 (50)	31,46 \pm 0,49 (21)	1
			32,70 \pm 0,28 (15)	8
<i>fitzgeraldi</i>	35,49 \pm 1,21 (27)	33,05 \pm 0,36 (28)	35,68 \pm 0,31 (5)	1
<i>fuscus</i>	31,68 \pm 1,49 (5)	36,00 \pm 0,60 (8)	35,30 \pm 0,30 (5)	1
		34,61 \pm 0,14 (128)		3
		34,20 \pm 0,35 (28)		9
<i>gracilis</i>	37,40 \pm 0,91 (61)Tar	32,94 \pm 0,43 (32)		10
<i>hellmichi</i>	28,71 \pm 1,09 (7)	29,06 \pm 0,57 (5)	33,69 \pm 0,26 (5)	1
<i>hermani</i>	32,33 \pm 1,72 (12)	34,97 \pm 0,68 (9)	35,24 \pm 0,51 (7)	1
	24,20 \pm 0,2 (123)	31,90 \pm 0,35 (25)		6
<i>islugensis</i>	23,40 \pm 0,70 (41)Tar	28,20 \pm 0,65 (41)		2
<i>jamesi</i>	31,30 \pm 1,26 (15)	30,36 \pm 0,64 (15)	32,94 \pm 0,26 (18)	1
	19,30 \pm 1,30 (9)Tar	29,10 \pm 1,10 (9)	36,00 \pm 0,20 (51)	2
<i>koslowsky</i>	34,70 \pm 0,17 (1077)	34,76 \pm 0,08 (1077)		11
<i>kriegi</i>			33,89 \pm 0,83 (5)	12
<i>lemniscatus</i>	32,26 \pm 1,05 (25)	35,12 \pm 0,42 (25)	35,20 \pm 0,30 (19)	1
		34,62 \pm 0,08 (381)		3
		34,70 \pm 0,25 (55)		9
<i>leopardinus</i>	32,25 \pm 2,25 (2)		34,24 \pm 0,61 (4)	1
		34,07 \pm 0,19 (119)		3
<i>lorenzmuelleri</i>	30,51 \pm 2,17 (16)	34,65 \pm 0,54 (13)	36,13 \pm 0,15 (5)	1
<i>lutzae</i> (estación seca)		32,00 \pm 0,22 (144)		31
(estación lluviosa)		34,10 \pm 0,14 (214)		31
<i>magellanicus</i>		27,00 \pm 0,35 (20)		13
<i>monticola</i>	36,18 \pm 1,53 (14)	36,70 \pm 0,40 (13)	36,80 \pm 0,30 (10)	1
		35,29 \pm 0,09 (282)		3
		35,40 \pm 0,40 (26)		9
<i>multimaculatus</i>	39,00 \pm 0,85 (75)	34,20 \pm 0,36 (60)		10

TABLA 17.1. Continuación

Temperaturas de sustrato (Ts) utilizados por las distintas especies, y temperaturas corporales registradas en el campo (Tc) y en condiciones de laboratorio (Tsel). Los datos se entregan como promedio \pm EE (°C). En paréntesis esta el tamaño muestral. En algunos estudios no existe reporte de la temperatura de sustrato, pero sí del aire, lo cual se indica con el superíndice Tar. Referencia: ver al pie de la Tabla.

Especies	Temperatura de Sustrato	Temperatura Corporal de Campo	Temperatura Corporal de Laboratorio	Referencia
<i>Liolaemus</i>				
<i>nigromaculatus</i>	34,40 \pm 2,4 (2)	34,08 \pm 0,46 (6) 34,80 \pm 0,40 (25)	35,12 \pm 0,39 (6)	1 9 14
<i>nigroroseus</i>	31,07 \pm 1,42 (7)	33,89 \pm 0,71 (8)	34,75 \pm 0,24 (8)	1
<i>nigroviridis</i>	32,25 \pm 2,25 (2)	35,30 \pm 0,40 (2) 35,49 \pm 0,10 (409) 35,99 \pm 0,20 (80)	36,31 \pm 0,31 (10)	1 3 9
<i>nitidus</i>	34,40 \pm 2,4 (2)	35,43 \pm 0,33 (12) 34,96 \pm 0,13 (181) 35,40 \pm 0,45 (14)	35,70 \pm 0,35 (12)	1 3 9
			33,70 \pm 1,06 (7)	14
		35,10 \pm 0,40 (35)	34,80 \pm 0,10 (784)	15
<i>occipitalis</i>		30,89 \pm 0,27 (270)		16
<i>olongasta</i>		32,10 \pm 0,53 (55)		17
<i>ornatus</i>	36,93 \pm 2,49 (18) 26,60 \pm 1,05 (24) ^{Tar}	32,41 \pm 0,71 (16) 30,70 \pm 0,65 (24)	35,32 \pm 0,22 (21)	1 2
<i>pictus</i>	31,24 \pm 1,56 (19)	32,04 \pm 0,81 (19)	34,30 \pm 0,33 (24)	1
<i>platei</i>	35,68 \pm 1,13 (12)	33,82 \pm 0,49 (9) 35,50 \pm 0,35 (15)	34,50 \pm 0,26 (15)	1 9
<i>pseudolemniscatus</i>	31,25 \pm 1,25 (2)	34,29 \pm 0,46 (8)	34,60 \pm 0,44 (7)	1
<i>pseudoanomalus</i>	30,38 \pm 0,55 (98)	31,98 \pm 0,39 (98)		18
<i>robertoi (vallecurensis)</i>	34,85 \pm 1,45 (6)	31,50 \pm 0,32 (8) ^a	35,91 \pm 0,38 (4)	1
<i>ruibali</i>		24,40 \pm 1,79 (12)		19
<i>sanjuanensis</i>		30,10 \pm 0,59 (29)		20
<i>schroederi</i>		33,38 \pm 0,57 (15)		3
			34,90 \pm 0,43 (9)	8
		35,30 \pm 0,40 (8)		9
<i>tenuis tenuis</i>	30,68 \pm 1,33 (13)	36,82 \pm 0,44 (10) 34,59 \pm 0,30 (46)	37,20 \pm 0,10 (4)	1 3
<i>tenuis punctatissimus</i>	34,42 \pm 1,65 (18)	34,80 \pm 0,24 (19)	35,36 \pm 0,56 (9)	1
<i>walkeri</i>	31,00 \pm 4,50 (2)	24,00 (1)	33,76 \pm 0,50 (2)	1
<i>wiegmannii</i>	38,40 \pm 0,87 (75) 31,00 \pm 0,13 (660)	33,65 \pm 0,45 (53) 33,70 \pm 0,06 (660)		10 21
<i>Phymaturus</i>				
<i>vociferator</i>		22,50 \pm 0,51 (59)	35,80 \pm 0,90 (6)	4
<i>patagonicus</i>	30,42 \pm 2,08 (23)	28,95 \pm 0,83 (21)	31,13 \pm 0,31 (22)	7
<i>Microlophus</i>				
<i>atacamensis</i> (primavera- Medano)	33,80 \pm 0,4b	29,40 \pm 1,20 (7)	33,60 \pm 1,2 (4)	22
<i>atacamensis</i> (verano- Medano)	31,20 \pm 1,5b	33,00 \pm 0,90 (11)		22
<i>atacamensis</i> (otoño- Medano)	30,90 \pm 2,5b	30,40 \pm 0,70 (12)	34,60 \pm 0,7 (11)	22
<i>atacamensis</i> (primavera-Zenteno)	23,50 \pm 1,7b	28,80 \pm 0,60 (7)	33,9 (1)	22
<i>atacamensis</i> (verano - Zenteno)	36,80 \pm 1,5b	30,60 \pm 1,50 (9)		22
<i>atacamensis</i> (otoño - Zenteno)	26,50 \pm 0,2b		35,20 \pm 0,7 (9)	22
<i>atacamensis</i> (primavera- Arrayán)	26,30 \pm 1,0b	27,00 \pm 1,30 (12)	33,90 \pm 1,7 (3)	22
<i>atacamensis</i> (verano - Arrayán)	33,40 \pm 2,2b	33,30 \pm 1,00 (6)		22
<i>atacamensis</i> (otoño - Arrayán)	23,60 \pm 3,4b	21,80 (1)	32,40 \pm 1,23 (6)	22

TABLA 17.1. Continuación

Temperaturas de sustrato (Ts) utilizados por las distintas especies, y temperaturas corporales registradas en el campo (Tc) y en condiciones de laboratorio (Tsel). Los datos se entregan como promedio \pm EE ($^{\circ}$ C). En paréntesis esta el tamaño muestral. En algunos estudios no existe reporte de la temperatura de sustrato, pero sí del aire, lo cual se indica con el superíndice Tar. Referencia: ver al pie de la Tabla.

Especies	Temperatura de Sustrato	Temperatura Corporal de Campo	Temperatura Corporal de Laboratorio	Referencia
<i>Microlophus heterolepis</i>			32,40 \pm 1,23 (6)	23
<i>quadrivittatus</i> (verano)	28,80 \pm 0,9 (16)	36,00 \pm 0,30 (16)	36,60 \pm 0,57 (9)	24
<i>quadrivittatus</i> (invierno)	22,90 \pm 0,6 (16)	34,00 \pm 0,45 (16)	36,00 \pm 0,30 (9)	24
<i>theresioides</i>			34,66 \pm 0,38 (12)	12
<i>Callopiastes maculatus</i> (palluma)		39,00 \pm 0,62 (67)		4
			39,20 \pm 0,14 (8)	14
<i>Pristydactylus torquatus</i>		22,7	28,41 \pm 0,05 (15)	25
<i>valeriae</i>	25,10 \pm 1,45 (21)	26,10 \pm 2,27 (25)		26
<i>volcanensis</i>		27,8	27,96 \pm 0,08 (10)	25
	27,40 \pm 0,7 (28)	27,80 \pm 0,60 (31)		27
<i>scapulatus</i>		27,00 \pm 0,60 (9)		32
<i>Homonota (Garthia) gaudichaudi</i> (día)		30,90 \pm 1,30 (12)		28
(noche)		26,40 \pm 1,60 (12)	25,80 \pm 1,60 (12)	28
(noche)		22,50 \pm 1,27 (11)	26,80 \pm 0,56 (57)	29
(día)		30,30 \pm 0,34 (42)	30,90 \pm 0,24 (39)	29
<i>Philodryas cbamissonis</i>			29,90 \pm 0,57 (6)	30

Referencias: 1- Labra et al. Enviado, 2- Marquet et al. 1989, 3- Carothers et al. 1997, 4- Labra & Vidal 2003, 5 -Lobo & Espinoza 2004, 6- Núñez 1996, 7- Ibagüengoyría 2005, 8- Labra 1998, 9- Fuentes & Jaksic 1979, 10- Vega 1999, 11 -Martori et al. 2002, 12- Este artículo, 13- Jaksic & Schwenk 1983, 14- Cortés et al. 1992, 15- Valencia & Jaksic 1981, 16- Bujes & Verrastro 2006, 17- Cánovas et al. 2006, 18- Villavicencio et al. 2007, 19- Villavicencio et al. 2006a, 20- Acosta et al. 2004, 21- Martori et al. 1998, 22- Sepúlveda et al. 2008, 23- Vidal et al. 2002, 24- Báez & Cortés 1990, 25- Labra 1995, 26- Súfan-Catalán & Núñez 1993, 27- Núñez et al. 1992, 28- Marquet et al. 1990, 29- Cortés et al. 1994, 30- Bozinovic & Rosenmann 1988, 31- Rocha 1995, 32- Villavicencio et al. 2006b.

a- Datos proporcionados por A Cortés. b- Datos registrados para el ambiente (Sepúlveda 2007).

M. peruvianus, que con mejores recursos térmicos, son más termoconformistas (Catenazzi et al. 2005, Sepúlveda et al. 2008). Así mismo, esta independencia puede ser modulada estacionalmente como se ha visto en *Liolaemus wiegmanni* y *L. koslowskyi* cuya independencia térmica es alta solo en los meses más fríos (Martori et al. 1998, 2002).

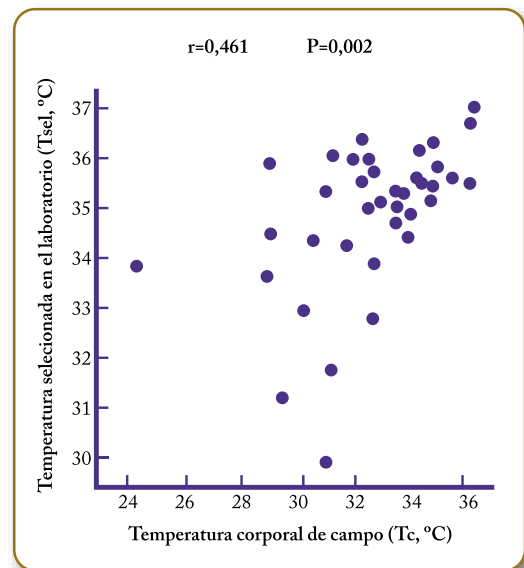
Estudios no estacionales en *L. pseudoanomalus* (Villavicencio et al. 2007), *L. multimaculatus*, *L. wiegmanni*, *L. gracilis* (Vega 1999), *L. olongasta* (Cánovas et al. 2006) y *L. ruibali* (Villavicencio et al. 2006a), muestran que Tc tiene una alta dependencia térmica, probablemente porque las mediciones fueron principalmente hechas en épocas de verano,

cuando los individuos no requieren ser “buenos termorreguladores”. Esto contrasta con que en verano las especies simpátricas *L. curis* y *L. curisensis* (*hernani*) tienen una alta independencia de las condiciones térmicas (Núñez 1996). Otras especies descritas como termoconformistas son *Pristidactylus volcanensis* (Núñez et al. 1992) y el gecko nocturno *Homonota* (*Garthia*) *gaudichaudi* (Marquet et al. 1990). Este último no obstante, sólo presenta dependencia térmica durante la noche, cuando está activo (Cortés et al. 1994).

La determinación de la fuente primaria de energía térmica, e.g., sustrato o sol, se ha hecho a través de correlaciones de T_c con la temperatura del sustrato (T_s) y la del aire (T_a), ésta última usualmente medida a unos pocos centímetros sobre el sustrato donde son recolectados los ejemplares (e.g., Ibarguengoytía 2005, Villavicencio et al. 2007). En una termorregulación *tigmotérmica* (*tigmo* = contacto), el calor es ganado por conducción con la superficie por lo que T_c se correlaciona mejor con T_s . Por el contrario, en una termorregulación *heliotérmica* (*helio* = sol), el calor es ganado por radiación solar directa y T_c correlaciona mejor con T_a . En el género *Liolaemus* existen especies básicamente tigmotermas (Villavicencio et al. 2006a, Bujes & Verrastro 2006) hasta preferentemente heliotérmicas (Cánovas et al. 2006). Sin embargo, la fuente térmica usada puede variar estacionalmente como ocurre en *L. wiegmanni* (Martori et al. 1998). La única especie no *Liolaemus* estudiada desde esta perspectiva es *Homonota gaudichardi*, la que muestra una termorregulación tigmoterma (Marquet et al. 1990, Cortés et al. 1994), al igual que *H. underwoodi* de Argentina (Marinero et al. 2003).

Una estimación de las restricciones impuestas para la termorregulación en condiciones naturales, es comparar T_c con las temperaturas corporales que los organismos seleccionan voluntariamente en condiciones ideales (sin restricciones) para la termorregulación, las llamadas temperaturas corporales seleccionadas, T_{sel} (Pough & Gans 1982). Estas son

Figura 17.1. Relación entre la temperatura corporal de campo (T_c) y la registrada en el laboratorio (temperatura corporal seleccionada- (T_{sel})) en especies de *Liolaemus* (Tabla 17.1). Se entrega el valor de la correlación de Pearson entre ambas variables.



usualmente determinadas en condiciones de laboratorio en un gradiente térmico (Licht et al. 1966) y han sido consideradas “la meta” de T_c (Scheers & Van Damme 2002) o un índice de las temperaturas óptimas (Huey & Slatkin 1976, Huey 1982), dado que muchos procesos fisiológicos y conductuales se optimizan próximos a T_{sel} (Dawson 1975, Angilletta et al. 2002, Blouin-Demers et al. 2003). De hecho, *Pristidactylus torquatus* y *P. volcanensis* tienen su máxima capacidad metabólica a T_{sel} (Labra & Rosenmann 1994). Como se aprecia en la Tabla 17.1 y en la Figura 17.1, existen casos como el de *L. nitidus*, en que se no registran diferencias entre T_c y T_{sel} (Valencia & Jaksic 1981), mientras que especies como *L. constanzae*, habitante de la región norte o como *L. schroederi* y *L. bellii* residentes de la zona central, estas dos temperaturas difieren significativamente (Labra 1998, Labra et al. 2001). Eventualmente, estas restricciones para la termorregulación podrían ser sólo estacionales, como ocurre en *Microlophus quadrivittatus* (Báez & Cortés 1990).

Aún cuando existen reportes como el de *M. atacamensis* cuyas T_{sel} no cambian ni geográfica ni estacionalmente (Sepúlveda et al. 2008), existen varias especies en las cuales T_{sel} correlaciona con las condiciones térmicas ambientales en las cuales los organismos habitan, sugiriendo un ajuste fisiológico a las condiciones prevalecientes en la naturaleza (Labra 1998, Labra et al. 2001). Sin embargo, no solo la disponibilidad de recursos térmicos afecta T_{sel} , sino que existen varios otros factores moduladores (Huey 1982). En la culebra *Philodryas chamissonis*, T_{sel} es mayor después de comer, lo que facilitaría el proceso digestivo (Bozinovic & Rosenmann 1988). Así mismo, la condición reproductiva de las hembras sería otro factor modulador. En *Liolaemus curis* la preñez reduciría T_{sel} (Núñez 1996) y una tendencia similar fue reportada para T_c de *L. elongatus* (Ibargüengoytía & Cussac 2002). Sin embargo, en *L. fuscus*, *L. tenuis*, *L. monticola* y *L. lemniscatus* la preñez no afecta T_{sel}

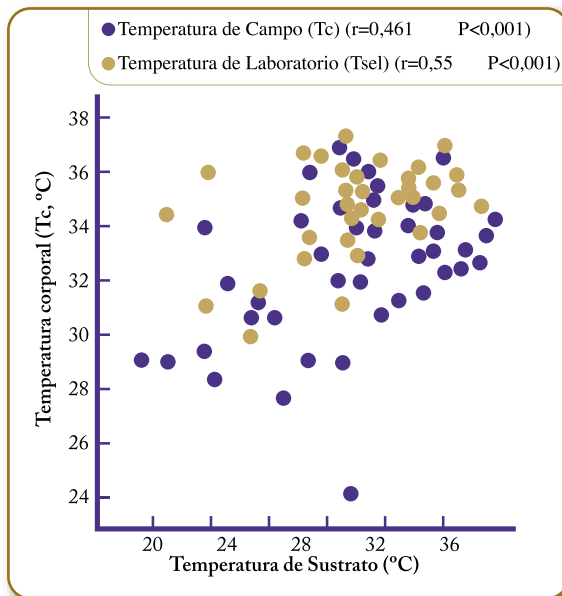


Figura 17.2. Relación entre las temperaturas corporales de campo (T_c) y de laboratorio (T_{sel}) con la temperatura de sustrato (T_s) a la cual viven especies de *Liolaemus* (Tabla 17.1). Se indica en cada caso el coeficiente de correlación de Pearson entre las temperaturas corporales y la del sustrato.

(Labra & Bozinovic 2002). Por otra parte, la presencia de conespecíficos reduce Tsel en *Pristidactylus torquatus* y *P. volcanensis*, no por falta de recursos térmicos, sino debido a que las interacciones sociales reducirían las posibilidades de termorregular adecuadamente (Labra 1995). En el gecko nocturno *Homonota gaudichaudi*, los valores de Tsel durante las horas de actividad (noche) son dependiente del fotoperíodo al cual están sometidos los individuos. Interesantemente, durante las horas de reposo (día), Tsel no se afecta por ésta variable (Cortés et al. 1994).

La mayoría de los estudios de termobiología a nivel de género sugieren que las temperaturas corporales dependen fuertemente de las temperaturas ambientales. Como se aprecia en la Figura 17.2, en *Liolaemus* Tsel y Tc se correlacionan con las temperaturas ambientales (Labra 1998, Labra et al. Enviado). Esto sin embargo, contrasta con la ausencia de relación entre Tc y la altitud (medida indirecta de la temperatura ambiental) donde viven distintas especies de *Liolaemus* de la zona central (Carothers et al. 1998). Por otra parte, en el género *Microlophus* se observa una leve disminución de Tsel y Tc de norte a sur (Huey 1974, Báez & Cortés 1990, Catenazzi et al. 2005), sugiriendo un ajuste fisiológico a la disponibilidad de recursos térmicos.

Bogert (1949) señaló que lagartos de un mismo género tienden a tener temperaturas corporales similares, independiente de donde habitan. Esto sugiere que la biología térmica de lagartos es evolutivamente estable, lo cual sería apoyado por diversos estudios de especies que habitan en Chile. De hecho, aún cuando el aumento de la información respecto a Tsel en distintas especies de la familia Liolamidae (*Liolaemus* y *Phymaturus*) con rangos levemente más amplios que los reportados previamente por Labra & Vidal (2003), es aún posible apoyar



Liolaemus stolzmanni, foto Christoph Heibl.

el planteamiento de que Tsel de la familia Liolamidae está en torno a los 34°C y 35°C, probablemente reflejando un mejor ajuste físico-químico de las reacciones celulares (Labra & Vidal 2003). En *Pristidactylus* (Leiosauridae), Tsel estaría alrededor de los 28°C (Labra 1995), mientras que en geckos del género *Homonota* esta sería de 26°C a 27°C durante las horas de actividad (Marquet et al. 1990, Cortés et al. 1994), aún cuando en condiciones naturales se ha reportado Tc en especies de *Homonota* de entre 14°C a 32°C (Aún & Martori 1994, Cortés et al. 1994, Werner et al. 1996, Marinero et al. 2003, Ibarzüengoytía et al. 2007). En *Phyllodactylus* en cambio, los reportes de Tc son de entre 22°C y 25°C durante la noche (Werner et al. 1996). Estos bajos valores de Tsel contrastan fuertemente con Tsel de *Callopiastes maculatus* (Teiidae), especie con Tsel próxima a los 40° C (Cortés et al. 1992, Labra & Vidal 2003).

Hertz et al. (1983) plantean que la fisiología térmica podría o no responder relativamente rápido a las presiones de selección, denominándolas planteamientos lábil y estático, respectivamente. Una fisiología térmica conservada (estática) se favorecería dado que Tc es una variable fundamental dentro de los presupuestos de energía y tiempo de ectotermos (Spotila & Standora 1985), y cambios en las temperaturas corporales determinarían una serie de cambios en los desempeños de otras variables. Más aún, si se considera que varias funciones celulares en reptiles ocurren más rápido a temperaturas próximas a Tsel (Dawson 1975), los cambios en la temperatura corporal debieran acompañarse de cambios en la cinética de diversas reacciones.



Liolaemus chiliensis, foto Luis Ebensperger

Los resultados encontrados en *Liolaemus* indican que aún cuando el rango de Tsel no es muy amplio, apoyando el planteamiento de una termobiología estática, éstas temperaturas si se correlacionan con las condiciones ambientales, apoyándose también el planteamiento lábil (Labra 1998, Labra et al. Enviado). La existencia de datos que apoyan en menor o mayor grado ambos planteamientos en distintos taxa, determinó que Anguilletta et al. (2002) propusieran que la adaptabilidad de la biología térmica sería un continuo entre la propuesta lábil y estática, y que la biología evolutiva de la fisiología térmica debiera cambiar a preguntas como ¿cuáles son las tasas de evolución de las variables de la biología térmica? Los resultados en *Liolaemus* sugieren que Tsel evoluciona relativamente rápido en función de las presiones selectivas (i.e., temperatura ambiental), pero solo dentro de un rango relativamente estrecho de temperaturas corporales (Labra et al. Enviado).

Como ya se ha discutido, el análisis de precisión y restricciones para la termorregulación se basa en mediciones de Tc, Ta (Tar y Ts) y Tsel. Hertz et al. (1993) proponen nuevos índices para determinar la efectividad de la termorregulación usando mediciones de Tc, Tsel y de las temperaturas operativas (Te). Estas últimas han reemplazado a las mediciones de Ta, permitiendo un análisis más fidedigno del ambiente térmico y de las capacidades termorregulatorias de los animales (Bakken 1992). El análisis de Te corresponde a las temperaturas de objetos inanimados (modelos de los animales) de igual tamaño, forma y propiedades radiativas de los animales en estudios (Bakken & Gates 1975, Dzialowski 2005). A la fecha los índices propuestos por Hertz et al. (1993), levemente modificado por otros autores (Blouin-Demers & Weatherhead 2001), han sido poco incorporados en los estudios de especies presentes en Chile (Labra et al. 2001, Enviado, Labra & Bozinovic 2002, Fox & Shipman 2003, Sepúlveda et al. 2008).

La biología térmica de lagartos también incorpora mediciones de los límites de tolerancia térmica, como las temperaturas críticas máximas (Ctmax) y mínimas (Ctmin), siendo estas las temperaturas corporales a las cuales los animales dejan de funcionar normalmente, perdiendo el reflejo de voltearse a altas y bajas temperaturas, respectivamente (e.g., Bennett & John-Alder 1986). Aún cuando estas temperaturas reflejarían adaptaciones a las condiciones térmicas a las cuales residen las especies, los resultados en *Liolaemus* no son claros en cuanto a sugerir un valor adaptativo de éstas. Por ejemplo, Ctmin de 10 especies de la zona central no correlacionan con la altitud a la cual éstas habitan (Carothers et al. 1997). Sin embargo, para *Liolaemus* del grupo *boulangeri* residentes de Argentina, Cruz et al. (2005) reportan que Ctmin de especies de distribución más austral son más bajas. Labra et al. (Enviado), al estudiar 32 especies de *Liolaemus*, no encuentran ninguna asociación de Ctmin con las temperaturas ambientales. Estas inconsistencias, podrían deberse a variaciones metodológicas, las que llevarían a distintos resultados (Terblanche et al. 2007). En cuanto a las tolerancias a altas temperaturas, sólo Cruz et al. (2005) han medido Ctmax, encontrando que estos valores tienen una menor variabilidad que Ctmin, pero éstas mediciones no fueron correlacionadas con las condiciones térmicas ambientales. Carothers et al. (1997) no registraron Ctmax, pero

reportan otras medidas del estrés térmico por altas temperaturas, como la temperatura máxima voluntaria experimental (a la cual un individuo evade una fuente térmica), y la temperatura de jadeo (cuando los animales abren la boca, permitiéndoles reducir su temperatura corporal por evaporación); estas variables no se correlacionaron con la altitud a la cual viven las especies.

Termorregulación conductual:

Patrones de actividad, uso de sustrato y cambios posturales

La conducta juega un rol preponderante en la termorregulación, permitiendo una rápida y económica adaptación a la variabilidad espacial y temporal de la disponibilidad de recursos térmicos, posibilitando aumentar/disminuir la pérdida/ganancia de calor por radiación solar, convección y/o conducción (Templeton 1970). De hecho, Huey et al. (2003) proponen que la conducta jugaría un rol importante en determinar una fisiología térmica conservada, lo cual llamaron “efecto Bogert”.

Los patrones de actividad diarios y estacionales varían en función de las condiciones térmicas ambientales. Por ejemplo, *Liolaemus* de altura (> 4000 msnm) como *L. alticolor* y *L. jamesi*, tienden a concentrar sus actividades al medio día (actividad



Liolaemus fabiani, foto Maritza Sepúlveda Martínez.

unimodal), cuando existe mayor disponibilidad de recursos térmicos (Marquet et al. 1989). Utilizando medidas de T_e , Labra & Bozinovic (2002) explican las variaciones interespecíficas en los patrones de actividad de cuatro especies de la zona central, *L. lemniscatus*, *L. tenuis*, *L. fuscus* y *L. monticola*, señalando por ejemplo, que la mayor actividad de *L. fuscus* solo ocurre después del máximo térmico de T_e . De igual forma, al usar datos de T_s , fue posible explicar las diferencias en los patrones de actividad bimodal de *L. curis* y unimodal de *L. curisensis*, ambas especies simpátricas de la zona central de Chile (Núñez 1996). A nivel intraespecífico, se ha reportado que el período de actividad de *L. wiegmanni* y *L. darwini* varía estacionalmente, el cual es bimodal en los períodos cálidos con una disminución de la actividad al medio día, en tanto que durante los meses más templados, la actividad es unimodal centrada al medio día (Videla & Puig 1994, Martori et al. 1998). *Microlophus peruvianus* muestra una actividad en verano relativamente constante a través del día, mientras que en invierno, ésta se concentra al medio día. Es además interesante notar que en esta especie, los juveniles emergen más temprano que los adultos (Catenazzi et al. 2005), al igual que en *M. atacamensis* (Sepúlveda et al. 2008) y algunas especies de *Liolaemus* de la zona central (Carothers et al. 1998). Estas diferencias conductuales entre las clases etáreas se deberían a la mayor velocidad de calentamiento de los animales pequeños (ver más adelante). En *Phymaturus vociferator* la actividad es bimodal, con una disminución de la actividad pasado el medio día coincidente con las horas de mayor radiación, momento en que los animales se ocultan en las grietas (Habit & Ortiz 1996). En contraposición, *Pristidactylus volcanensis* y *P. torquatus* residentes de la zona central, en microhabitat de bajas temperaturas (Tabla 17.1), presentan actividades unimodales (Labra & Rosenmann 1992, Núñez et al. 1992).

Pearson (1977) demostró la relevancia de la selección del sustrato en la termorregulación de *Liolaemus signifier*. Esta especie que habita a 4200 msnm, se calienta más rápido al usar perchas de baja inercia térmica (ramas de arbustos), antes que perchas con alta inercia (rocas), como lo hacen la mayoría de las especies de *Liolaemus* de Chile central (Carothers et al. 1998). Comparaciones interespecíficas de los patrones de actividad de tres especies de la región de Atacama, *L. nigroroseus*, *L. constanzae* y *L. fabiani*, muestran que las dos primeras tienen ritmos bimodales, mientras que *L. fabiani* está activa durante todo el día, puesto que hace uso diferencial de distintos sustratos (Labra et al. 2001). Por otra parte, *L. darwini* muestra variaciones estacionales en el uso de distintos sustratos (Videla & Puig 1994). *Liolaemus nigromaculatus* tiene una actividad bimodal, enterrándose al medio día cerca del centro de arbustos, donde las temperaturas serían más bajas. Sin embargo, durante la noche se entierra en la periferia de los arbustos, lo que le permitiría calentarse más rápido en las mañanas (Simonetti 1984).

Cambios en la orientación del cuerpo a través del día han sido claramente documentados en *Phymaturus vociferator* (Habit & Ortiz 1996). Al igual que en ésta especie, Pearson (1954) indica que cuando *Liolaemus signifier* emerge de las cuevas, tienen la cabeza levantada, en una superficie inclinada, con la espalda dirigida hacia el sol, lo que le permitiría exponer

una mayor superficie para captar rayos solares. De forma similar, los individuos de *L. occipitalis* en la mañana exponen sólo la cabeza a los rayos solares, probablemente hasta que T_c sea suficiente para permitir la actividad (Bujes & Verrastro 2006). Otras especies como *L. huacabhuasicus* inclinan el cuerpo, mejorando así la incidencia de los rayos solares en la región dorsal (Halloy & Laurant 1988), lo cual también ha sido observado en *L. vallecurensis* (J Villavicencio com. pers.).

Termorregulación fisiológica

Este mecanismo se centra principalmente en variaciones en el sistema cardiovascular, donde la tasa de transferencia calórica entre las distintas partes del cuerpo se modifica por cambios en la frecuencia cardíaca, y el flujo y redistribución de la sangre (Bartholomew 1982, Seebacher 2000, Dzialowski & O'connor 2001). En la fase de calentamiento, la frecuencia cardíaca aumenta, incrementando el flujo de sangre por unidad de tiempo, lo cual hace que el calor ganado en las regiones más superficiales llegue rápidamente a las zonas más frías del centro del cuerpo. Por el mismo principio, los reptiles pueden reducir la pérdida de calor del centro del cuerpo, disminuyendo la frecuencia cardíaca (Seebacher 2000). Además, si la sangre es redistribuida a la circulación sistémica, aumenta la proporción de sangre que va hacia la



Liolaemus nitidus, foto Mariana Acuña Retamar.

periferia, lo cual disminuye la cantidad de sangre que va hacia los pulmones y aumenta el calor transportado por la sangre (Firth & Turner 1982). Por el contrario, si la sangre pasa a los pulmones y contacta las superficies respiratorias húmedas, los animales pierden calor por evaporación. Finalmente, variaciones en el diámetro de los vasos periféricos modifican el flujo sanguíneo. Durante el calentamiento los vasos se dilatan, permitiendo que la sangre caliente vaya desde la periferia y los apéndices hacia el centro del cuerpo (Dzialowski & O'Connor 1999, Hoschsheid et al. 2002).

Estudios en *Liolaemus* (Carothers et al. 1997, Labra et al. 2001, Enviado, Labra & Bozinovic 2002) y *Microlophus atacamensis* (Sepúlveda et al. 2008) indican que las velocidades de enfriamiento son más lentas que las velocidades de calentamiento. Los datos en *Liolaemus* indican que sólo las velocidades de calentamiento serían un mecanismo adaptativo, puesto que sólo estas velocidades se correlacionan con las condiciones ambientales en las cuales las especies habitan (Carothers et al. 1997, Labra et al. 2001, Labra & Bozinovic 2002, Vidal et al. 2008). Carothers et al. (1997) reportaron que las velocidades de calentamiento de *Liolaemus* que viven en lugares de altura en la zona central, son más lentas que las que viven a baja altitud. Sin embargo, un estudio posterior con 32 especies de *Liolaemus*, no muestra una relación entre las velocidades de calentamiento y enfriamiento de las especies con las temperaturas ambientales en las que habitan (Labra et al. Enviado). Por otra parte, comparaciones interpoblacionales en *L. tenuis* y *L. fabiani* apoyan la propuesta de que las velocidades de calentamiento permiten ajustes a las condiciones ambientales, ya que las poblaciones que residen a menores temperaturas se calientan más rápido (Labra et al. 2001, Labra & Bozinovic 2002, Vidal et al. 2008). Por el contrario, *Microlophus atacamensis* no muestra variación geográfica de las tasas de calentamiento y enfriamiento (Sepúlveda et al. 2008). Por otra parte, la condición reproductiva afecta las velocidades de calentamiento de algunas especies; en *L. monticola* y *L. fuscus* las hembras preñadas se calientan más lento que las hembras no preñadas, lo cual protegería a los huevos (Labra & Bozinovic 2002).

Cortés et al. (1992) encontraron diferencias interespecíficas en la ganancia calórica de tres especies simpátricas: *Callopistes maculatus*, *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus*; *C. maculatus* usa en promedio un 27% de la oferta térmica total, siendo la eficiencia en la ganancia calórica aproximadamente un 70% de la calculada para las otras especies. Según los autores, ésto sería consecuencia de la baja capacidad de absorción de los pigmentos de la piel de *C. maculatus* y/o por su menor superficie corporal de exposición relativa al peso corporal.

Un mecanismo termorregulatorio poco explorado tiene que ver con los patrones de respiración, evaporación pulmonar y su rol en reducir la temperatura corporal (Tattersall et al. 2006). Distintas especies de *Liolaemus* de la zona central jadean o mantienen la boca abierta a altas temperaturas (Carothers et al. 1997), y se ha reportado que en especies de *Pristidactylus* la pérdida de calor puede llegar a ser muy importante a altas temperaturas, aún cuando un factor modulador es la humedad ambiental donde viven las especies; *P. torquatus* de zonas húmedas pierde más calor por evaporación pulmonar a altas temperaturas que *P. volcanensis*, residente de zonas más secas de matorral (Labra & Rosenmann 1994).

Otros mecanismos termorregulatorios:

Color y tamaño del cuerpo

La coloración de un animal es un factor modulador importante de la radiación y absorción de energía, existiendo un mayor número de ectotermos con coloraciones oscuras en hábitats de bajas temperaturas (Clusella-Trullas et al. 2007), pues éstas les permitirían calentarse más rápido (Norris 1967). *Liolaemus* de climas más fríos tienden a tener cabezas o regiones ventrales negras (Cei 1998) y Hellmich (1951) indica que poblaciones de lagartos más oscuras son más frecuentes hacia el sur de Chile. Otras indicaciones indirectas de una relación entre la coloración y la temperatura corporal es el hecho de que individuos de *L. tenuis*, *L. lemniscatus*, *L. signifer* y *Phymaturus punae* tienen coloraciones oscuras cuando están a bajas temperaturas, mientras que un aumento de la temperatura induce la expansión de cromatóforos, adquiriendo los animales coloraciones más claras (Pearson 1954, 1977, Skoknic 1957, Donoso-Barros 1966, Pearson & Bradford 1976, Ibarquengoytía et al. 2008). En contraposición con estos reportes, Carothers et al. (1997) indican que para *Liolaemus* de la zona central (e.g., *L. tenuis* y *L. lemniscatus*) los cambios de coloración no serían relevantes en la termorregulación, pues estos autores no detectaron cambios notables en ella. A la fecha, dos estudios han intentado establecer la relación entre la coloración y las velocidades de calentamiento.



Liolaemus sp. del complejo *nigromaculatus*, foto Christoph Heibl.

Para *L. signifer*, una especie de coloración oscura, Pearson (1977) determinó que cuando los animales tienen coloraciones más claras, reflejan un mayor porcentaje de radiación que cuando están oscuros, lo que determinaría una menor velocidad de calentamiento. Sin embargo en *L. tenuis*, contrario a lo esperado, las hembras y las poblaciones nortinas, que son más oscuras (Vidal et al. 2007), se calientan más lento que los machos y las poblaciones sureñas, respectivamente (Vidal et al. 2008). Las diferencias sexuales podrían deberse a propiedades sexo-dependiente del aislamiento térmico. Similarmente, Veloso et al. (2007) reportaron que machos de *L. lemniscatus* tienen velocidades de intercambio calórico, más rápidas que las de las hembras. Sin embargo, las velocidades de intercambio térmico en poblaciones de diferentes alturas son similares.

Las características morfológicas como el tamaño y la forma del cuerpo, también jugarían un rol importante en la termorregulación (Stevenson 1985, Atkinson 1994). La existencia de una relación entre el tamaño corporal y la temperatura ambiental a la cual las especies habitan, fue propuesta inicialmente por Bergmann (1847, traducido en James 1970). La tendencia de tamaños corporales mayores hacia zonas frías, “regla de Bergmann”, ha sido confirmada en diversos grupos de endotermos (Ashton 2004). Sin embargo, Squamata presenta la tendencia opuesta: menores tamaños corporales en zonas frías. Considerando que un animal grande se calienta y enfría más lento que uno pequeño, como se ha demostrado en *Microlophus atacamensis* (Sepúlveda et al. 2008) y *Liolaemus bellii* (Carothers et al. 1997), bajo condiciones de menores recursos térmicos (e.g., zonas frías), es ventajoso calentarse más rápido, lo cual es una propiedad de los cuerpos pequeños (Ashton & Feldman 2003). Hellmich (1951) observó en lagartos una tendencia a disminuir de tamaño corporal de norte a sur. Sin embargo, Cruz et al. (2005) determinaron la ocurrencia de la regla de Bergmann en el clado *boulangeri* de *Liolaemus*, aún cuando un reanálisis de estos datos (más la inclusión de nueva información), no muestra ninguna relación entre el tamaño de los individuos y sus distribuciones geográficas (Pincheira-Donoso et al. 2007). Carothers et al. (1997) también indican que no existe una relación entre el tamaño corporal y la distribución altitudinal de 10 especies de *Liolaemus* de la zona central y Labra et al. (Enviado) sólo encontraron un débil apoyo a la regla de Bergmann. La conclusión es que, al menos en *Liolaemus*, no es claro si el tamaño corporal afecta o no la termorregulación, aún cuando Pincheira-Donoso et al. (2008), proponen que definitivamente no existen evidencias en *Liolaemus* que apoyen ésta regla.

Metabolismo

Los reptiles generan calor metabólico el cual no obstante, es termodinámicamente insignificante y puede ser incluso inferior al calor perdido por evaporación, como se ha determinado en *Pristidactylus torquatus* y *P. volcanensis* (Labra & Rosenmann 1994). No obstante, aunque los reptiles tuvieran una producción de calor semejante a un endotermo, éste se perdería rápidamente debido a que carecen de mecanismos de aislamiento térmico

como pelaje, plumas y/o grasa. Sin embargo, a pesar de los bajos valores metabólicos es claro que los lagartos modifican sus tasas metabólicas en función de sus requerimientos. Así, individuos de *Liolaemus nitidus* con colas cortadas tienen tasas metabólicas más altas que individuos con colas intactas (Naya & Bozinovic 2006). En *L. bellii* la tasa metabólica de reposo aumenta en un 36% luego de autotomizar la cola, sugiriendo un importante costo energético en la síntesis de ésta (Naya et al. 2007).

Los intentos por establecer relaciones entre las tasas metabólicas y las condiciones ambientales donde viven las especies o poblaciones, sugieren que el metabolismo es bastante independiente de dichas condiciones. Por ejemplo, dos poblaciones de *L. lemniscatus* que habitan a distintas alturas, no presentan diferencias en sus tasa metabólicas (Velooso et al. 2007), y el metabolismo de *Pristidactylus torquatus*, que habita en bosques de *Nothofagus*, es similar al de su congénere *P. volcanensis*, que habita en zonas de matorral (Labra & Rosenmann 1994). Por otra parte, las tasas metabólicas de *Homonota gaudichaudi* son comparativamente más bajas que las de otras especies de igual tamaño, lo cual sumado a sus bajas temperaturas corporales, permitiría a esta especie explotar ambientes nocturnos (Cortés et al. 1994). Las mediciones metabólicas han permitido además hacer estimaciones concretas de los requerimientos alimentarios; Bozinovic & Rosenmann (1988) determinaron que un individuo de la culebra *Phyllodrias chamissonis* de 180 g consumiendo un ratón de 30 g podría mantenerse activo por unos 18 días, a una temperatura ambiental diurna de 27° C y de 15° C durante la noche.

Hematología

Las adaptaciones observadas en condiciones de hipoxia (baja disponibilidad de oxígeno) son variadas, incluyendo aumento del hematocrito (porcentaje del volumen de la sangre que ocupa la fracción de glóbulos rojos), disminución del tamaño de los glóbulos rojos o incrementos en las concentraciones de hemoglobina (Bouverot 1985). Engbretson & Hutchison (1976) sugieren que *Liolaemus signifer* tendría adaptaciones hematológicas para



Liolaemus fitzgeraldi, foto Antonieta Labra Lillo

vivir en altura. Sin embargo, en un estudio comparado de las características hematológicas de 27 especies de lagartos residentes de distintas altitudes en Chile, de las cuales 19 eran *Liolaemus*, Ruíz et al. (1993) no encontraron ninguna relación entre los distintos parámetros hematológicos y la altura de colecta de las especies, lo que sugiere que estas especies no tendrían adaptaciones hematológicas a la altura, probablemente por no ser necesarias.

Ecofisiología de anfibios

Termorregulación

El trabajo de Brattstrom (1963) constituye una de las primeras revisiones hechas de la termorregulación de anfibios. Es notable que aún cuando existen varias similitudes con los mecanismos de termorregulación en reptiles, particularmente aquellos conductuales, los anfibios, al carecer de barreras en la piel que minimicen la evaporación, tienen limitaciones para la conducta de asolearse. De hecho, la termorregulación en anfibios



Eupsophus calcaratus, foto Juan Luis Celis.

esta íntimamente relacionada al balance hídrico (Tracy 1976). Pearson & Bradford (1976) propusieron que los anfibios “pagan” con agua cuando están activos. Estos autores mostraron que el “pago” (evaporación de agua) por hora, de un adulto de *Bufo spinulosus* durante las horas de actividad corresponde a una pérdida de aproximadamente un 5,7% de su peso corporal. Esto explica que los adultos se asoleen por unas pocas horas en la mañana, minimizando la evaporación ya que usan sitios húmedos y con sombra evitando las horas calurosas y secas. Cabe notar que los individuos experimentan una disminución del volumen de orina en la vejiga a través del día, el que sería el reservorio de agua usado para la evaporación (Sinsch 1989). Los registros de T_c de adultos de *B. spinulosus* van de 12° C a 32° C, siendo este último el límite máximo de tolerancia (Pearson & Bradford 1976, Sinsch 1989), y tendrían una termorregulación tigmotérmica (Sinsch 1989). Por otra parte, los valores de T_c de juveniles fluctúan entre 0,7° C y 31° C y la proporción de individuos en activo asoleamiento es siempre baja, aunque la actividad y el uso del sustrato está fuertemente condicionada por la nubosidad (Lambrinos & Kleier 2003). En adultos, la actividad diaria además de estos factores, está determinada por las precipitaciones (Sinsch 1989).



Eupsophus vertebralis, foto Nicolás Lagos Silva.

Espinoza & Quinteros (2008), demuestran en *B. spinulosus* que las agregaciones de los recién metamorfoseados sería un mecanismo por el cual los individuos pueden mantener temperaturas más altas, que cuando están en forma individual. Esta temperatura más alta (en promedio 2,3° C) sería lo que les permitiría crecer más rápido. Por otra parte, las larvas de *B. spinulosus* preferirían aguas con temperaturas de alrededor de 25° C, en las cuales alcanzan tamaños de metamorfosis menores, pero las tasas metabólicas y de asimilación del alimento son mayores que cuando están a 15° C (Benavides 2003). De la misma manera, la temperatura ambiental también afecta a las larvas de *Caudiuverbera caudiuverbera*. Cuando éstas son criadas a altas temperaturas (26° C versus 16° C), las larvas disminuyen de peso más rápido debido a un incremento en el metabolismo (Castaneda et al. 2006).

Temperatura y efecto sobre el canto

La producción vocal en anuros machos tiene un alto costo energético (Bucher et al. 1982, Wells & Taigen 1986), pudiendo requerir tasas de consumo de energía próximas a los límites fisiológicos (Wells & Taigen 1992). Esta demanda energética se relaciona con la potencia del sonido de las vocalizaciones y la cantidad de tiempo invertido en producirlas. Esto hace posible estimar la energética del canto de algunas especies que habitan en Chile, en las cuales se ha determinado los valores de intensidad y duración del canto (Penna & Veloso 1990). Entre estas especies, destaca la potencia del canto de los machos de *Pleurodema thaul*, que puede alcanzar valores máximos de intensidad de 101,1 dB SPL, medida a una distancia de 50 cm del individuo (Penna & Solís 1998), y duraciones del canto de hasta 9,9 s (Solís 1994), sugiriendo una muy alta demanda energética. Esta propuesta adquiere sentido considerando los resultados de mediciones metabólicas realizadas en *Hyla crucifer* (Wells & Taigen 1992), quienes determinaron que un 82% de la varianza en consumo de oxígeno era atribuible a la tasa de canto, en tanto que, solo un 7% y 3% es explicado por el peso y la temperatura, respectivamente. Estos autores concluyen que la temperatura tiene un moderado efecto en el costo energético de la producción vocal, y es independiente del efecto que esta variable tiene en la tasa de canto.

Cambios en el ambiente térmico pueden tener importantes consecuencias en las vocalizaciones de los anuros. En varias especies se ha determinado que la conducta vocal, tanto la producción (Zweifel 1968, Navas 1996, Esteban et al. 2002), como la percepción acústica (Narins 2001), son procesos temperatura-dependientes, existiendo en general una correlación positiva entre temperatura y tasa de canto en anuros que vocalizan en forma aislada. A nivel más fino, algunos de los parámetros temporales de las llamadas o cantos varían linealmente con la temperatura, en tanto que aquellos espectrales, están más relacionados con la morfología y tamaño corporal.

Dado el importante rol que juegan las propiedades temporales y espectrales de las señales acústicas de los anuros en la identificación especie-específica y selección de pareja por

parte de las hembras, cambios en el ambiente térmico de un macho emisor pueden conducir a conspicuas modificaciones temperatura-dependientes en la estructura de su canto, pudiendo afectar significativamente su eficiencia reproductiva.

A nivel individual, el canto de los anuros presenta gran variabilidad, la cual tiene importancia para entender la comunicación intraespecífica. Así, de acuerdo a su variabilidad, se distinguen propiedades dinámicas y estáticas en las vocalizaciones (Gerhardt 1991). Una de estas últimas, la frecuencia de pulsos, es altamente dependiente de la temperatura y es un atributo de gran relevancia en la elección de pareja por parte de las hembras, e.g., estas prefieren cantos con propiedades temporales dependientes de la temperatura, similares a las producidas por un macho a una temperatura similar a la propia (Gerhardt 1978). No obstante, otras propiedades temporales de las vocalizaciones (e.g., tasa y duración de canto), son más sensibles al ambiente social en que los machos vocalizan (Wells 1988, Wong et al. 2004).

En lo que sigue, se analiza el efecto de la temperatura en los parámetros del canto de cuatro especies de anuros que habitan en Chile, y que vocalizan desde ambientes diferentes y cuyos cantos difieren en su estructura temporal y espectral. *Pleurodema thaul* es común en la zona centro-sur de Chile y emite un prolongado canto de advertencia, compuesto por numerosos pulsos de amplitud modulada, mientras se encuentra semi sumergida en el agua (Solís 1994). *Eupsophus calcaratus* y *E. emiliopugini*, especies típicas del bosque temperado austral, producen habitualmente vocalizaciones compuestas de una sola nota, desde el interior de cuevas excavadas en el substrato (Penna & Solis 1998, 1999, Penna 2004). *Batrachyla taeniata* comparte en gran medida este hábitat y emite vocalizaciones compuestas por unos pocos pulsos, desde oquedades de trocos caídos o del substrato, situadas en medio de la húmeda hojarasca del sotobosque (Penna 1997).

TABLA 17.2

Coefficientes de correlación de Pearson (r) de tres parámetros temporales del canto (duración del canto, número de pulsos y frecuencia de pulsos) con la temperatura ambiente, en cuatro especies de anuros que habitan en Chile. Se entrega el rango de temperatura que abarcaron los registros y en paréntesis el valor máximo y mínimo registrado ($^{\circ}\text{C}$). Ambiente térmico hace referencia al sitio específico donde se encontraban los machos mientras eran registrados acústicamente. N: tamaño muestral.

Especie	N	Duración del canto	Número de pulsos	Frecuencia de pulsos	Rango de temperatura	Ambiente térmico (1)
<i>Batrachyla leptopus</i>	32	n.s.	n.s.	n.s.	3,5 (14,3 - 10,8)	Substrato
<i>Batrachyla taeniata</i>	15	-0,73 **	n.s.	0,84 **	9,2 (17,2 - 8,0)	Substrato
<i>Eupsophus calcaratus</i>	21	n.s.	n.a.	n.a.	4,9 (8,6 - 3,7)	Substrato
<i>Eupsophus emiliopugini</i>	54	n.s.	n.a.	n.a.	9,4 (15,1 - 5,7)	Substrato
<i>Pleurodema thaul</i>	82	n.s.	0,36 **	0,76 **	15,7 (24,5 - 8,8)	Agua

** = $p < 0,01$, n.s.= no significativo, n.a.= no aplica (i.e., cantos compuestos de un único pulso).

(1) La temperatura del aire se correlaciona significativamente con la del substrato (*E. calcaratus*, *E. emiliopugini* y *B. taeniata*) y del agua (*P. thaul*), respectivamente. Sin embargo, estas dos últimas variables explican en mayor grado la varianza de las características temporales del canto en modelos de regresión lineal.

En la tabla 17.2 se presentan los coeficientes de correlación entre algunos parámetros temporales del canto de machos aislados y la temperatura a la cual los individuos fueron registrados cantando. Los datos sugieren que el ambiente térmico afecta diferencialmente a las especies estudiadas. En el canto de *P. thaul*, el número de pulsos y su frecuencia incrementan lineal y significativamente con la temperatura del agua. Algo similar ocurre con la duración del canto de *B. taeniata*, aunque en esta especie la frecuencia de pulsos se relaciona positivamente con la temperatura y negativamente con la duración del canto. Es decir, estos machos no incrementan significativamente el número de pulsos con la temperatura, pero sí disminuyen la duración de sus cantos, determinando un incremento de la tasa de emisión de los pulsos. En cambio, los componentes temporales de las vocalizaciones de aquellas especies que vocalizan desde el interior de cuevas (*E. calcaratus* y *E. emiliopugini*), parecen ser insensibles a las variaciones de temperatura. Esto se hace particularmente evidente cuando se comparan los coeficientes de correlación obtenidos para *B. taeniata* y *E. emiliopugini*, registradas en un rango similar de temperaturas. Se concluye entonces, que los parámetros temporales del canto de las especies expuestas a amplias variaciones de temperatura, son más sensibles a esta variable que aquellas que desarrollan su actividad vocal en ambientes térmicos más estables, como los refugios (cuevas, cavidades y oquedades) asociados a troncos caídos y sustrato, proveídas en el bosque temperado de la zona sur de Chile.

Metabolismo y hematología

Una de las primeras mediciones del metabolismo de anuros en Chile fueron realizada por Günther & Micco (1954), cuyo estudio incluyó diversas especies de distinto tamaño corporal. Los autores concluyen que existe una relación negativa entre el peso corporal y el consumo de oxígeno, reportando además que existe una relación negativa entre el peso corporal y la frecuencia cardíaca. Posteriormente, usando medidas de consumo de oxígeno se determinó que en *Telmatobius marmoratus*, una especie básicamente acuática, el intercambio gaseoso a través de la piel es más alto del que se realiza a través de los pulmones (Ruíz et al. 1983).

Las primeras contribuciones respecto a la hemato y linfología de anuros que habitan en Chile, fueron realizadas en tres especies por Latorre (1932) entre otras, reportando variaciones estacionales en las células sanguíneas. Muy posteriormente, se determinó que la distribución altitudinal de anfibios se correlaciona con parámetros hematológicos, como la concentración de hemoglobina y el número de eritrocitos, lo que sugiere que este grupo tiene una adaptación hematológica a la hipoxia (Ruíz et al. 1987). Sin embargo, distintas poblaciones de *Bufo spinulosus* no difieren en el número de eritrocitos, pero sí en el hematocrito (Ruíz et al. 1989). Comparaciones interespecíficas de los parámetros hematológicos de distintas especies de *Telmatobius* (3000 a 4600 msnm), indican que éstas tienen concentraciones de hemoglobina más alta que especies de otros géneros, habitantes de menores altitudes (Ruíz et al. 1989).

Conclusiones generales

El actual conocimiento de la ecofisiología de reptiles que habitan en Chile debiera ser incrementado por ejemplo, con información de tasa metabólicas, además de análisis filogenéticos que consideren distintos aspectos de la biología térmica. Esto permitiría complementar el entendimiento de las estrategias termorregulatorias, a lo menos en lagartos *Liolaemus*. La ecofisiología de anfibios, sin embargo, requiere de un importante esfuerzo de investigación. De hecho, se desconocen aspectos básicos, tales como si especies de *Alsodes* residentes de Chile son capaces de hibernar entre siete a ocho meses, incluso bajo el agua como lo hace *A. gargola* (Logares & Úbeda 2006), si especies nativas cumplen o no con la regla Bergmann (Ashton 2002, Adams & Church 2008), cual es el grado de termoconformidad de las especies de *Bufo* (Sanabria et al. 2003a), o si la temperatura corporal de campo de especies de *Leptodactylus* están también alrededor de los 22°C y 23°C (Sanabria et al. 2003b). Aún existe mucho camino que recorrer.

Agradecimientos

Antonieta Labra agradece a Mario Rosenmann y Francisco Bozinovic por el apoyo brindado para la realización de distintos estudios de ecofisiología. Este estudio fue parcialmente financiado por los proyectos de Postdoctorado FONDECYT 3990021 (AL) y por el proyecto de Doctorado CONICYT AT- 24050037 y PG-4-2005 del Departamento de Postgrado y Post-título, Universidad de Chile (MAV). Agradecemos las significativas contribuciones que Arturo Cortés y José Villavicencio hicieron a la versión inicial de este capítulo.

Literatura citada

- Acosta JC, R Buff, JA Marinero & P Gómez (2004) *Liolaemus sanjuanensis* (NCN). Body temperature. *Herpetological Review* 35: 171.
- Adams DC & JO Church (2008) Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution* 62: 413-420.
- Angilletta MJ, PH Niewiarowski & CA Navas (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249-268.
- Ashton KG (2002) Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80: 708-716.
- Ashton KG (2004) Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, latitude and body size. *Integrative and Comparative Biology* 44: 403-412.
- Ashton KG & CR Feldman (2003) Bergmann's rule in nonavian reptiles: Turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151-1163.
- Atkinson D (1994) Temperature and organism size: A biological law for ectotherms?. *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Aun L & RA Martori (1994) Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 1: 90-97.

- Báez C & A Cortés (1990) Precisión de la termorregulación conductual del lagarto neotropical *Tropidurus quadrivittatus* (Lacertilia: Iguanidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 203-209.
- Bakken GS (1992) Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32: 194-216.
- Bakken GS & DM Gates (1975) Heat transfer analysis of animals: Some implications for field ecology, physiology, and evolution. En: Gates DM & Schnerl RB (eds), *Perspectives of biophysical ecology*: 255-290. Springer-Verlag, New York.
- Bartholomew GA (1982) Physiological control of body temperature. En: Gans C & Pough FH (eds), *Biology of reptilia*, 12C: 167-211. Academic Press, London, UK.
- Benavides GA (2003) *Biología térmica de Bufo spinulosus*: Efecto de la temperatura sobre el desarrollo larval, una comparación intraespecífica. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile. vii + 93 pp.
- Bennett AF & H John-Alder (1986) Thermal relations of some Australian Skinks (Sauria: Scincidae). *Copeia* 1986: 57-64.
- Blouin-Demers G & PJ Weatherhead (2001) Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82: 3025-3043.
- Blouin-Demers G, PJ Weatherhead & HA McCracken (2003) A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *Journal of Thermal Biology* 28: 331-340.
- Bogert CM (1949) Thermoregulation in reptiles. A factor in evolution. *Evolution* 3: 195-211.
- Bouverot P (1985) *Adaptation to altitude. Hipoxia in vertebrates*. Springer, Berlin. 176 pp.
- Bozinovic F & M Rosenmann (1988) Energetics and food requirements of the female snake *Philodryas chamissonis* during the breeding season. *Oecologia* 75: 282-284.
- Brattstrom BH (1963) A preliminary review of thermal requirements of Amphibians. *Ecology* 44: 238-255.
- Bucher TL, MJ Ryan & GA Bartholomew (1982) Oxygen consumption during resting, calling, and nest building in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Physiological Zoology* 55: 10-22.
- Bujes CS & L Verrastro (2006) Thermal biology of *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Tropiduridae) in the coastal sand dunes of Rio Grande do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 945-954.
- Cánovas MG, JC Acosta, HJ Villavicencio & JA Marinero (2006) *Liolaemus olongasta* (NCN). Body temperature. *Herpetological Review* 37: 87-88.
- Carothers JH, PA Marquet & FM Jaksic (1998) Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 39-50.
- Carothers JH, SF Fox, PA Marquet & FM Jaksic (1997) Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 297-309.
- Castaneda LE, P Sabat, SP Gonzalez & RF Nespolo (2006) Digestive plasticity in tadpoles of the Chilean giant frog (*Craugastor caudiverbera*): Factorial effects of diet and temperature. *Physiological & Biochemical Zoology* 79: 919-926.
- Catenazzi A, J Carrillo & MA Donnelly (2005) Seasonal and geographic eurythermy in a coastal Peruvian lizard. *Copeia*: 2005 713-723.

- Cei JM (1998) La melanocefalie chez les lézards lilaemines et redécouverte de l'holotype de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 longtemps considéré comme perdu (Reptilia: Squamata: Iguanidae: Tropiduridae). Revue Française d'Aquariologie 25: 59-62.
- Clusella-Trullas S, JH Van Wyk & JR Spotila (2007) Thermal melanism in ectotherms. Journal of Thermal Biology 32: 235-245.
- Cortés A, C Báez, M Rosenmann & C Pino (1992) Dependencia térmica del teiido *Callopistes palluma*: Una comparación con los Iguanidos *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus*. Revista Chilena de Historia Natural 65: 443-451.
- Cortés A, C Báez, M Rosenmann & C Pino (1994) Body temperature, activity cycle and metabolic rate in a small nocturnal Chilean lizard, *Garthia gaudichaudi* (Sauria, Gekkonidae). Comparative Biochemistry & Physiology 109A: 967-973.
- Cruz FB, LA Fitzgerald, RE Espinoza & JA Schulte II (2005) The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: Lessons from a clade of South American lizards. Journal of Evolutionary Biology 18: 1559-1574.
- Cowles RB (1962) Semantics in biothermal studies. Science 135: 670.
- Cowles RB & CM Bogert (1944) A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History 83: 261-296.
- Dawson WR (1975) On the physiological significance of the preferred temperatures of reptiles. En: Gates D & Schermer R (eds), Perspectives in biophysical ecology: 443-473. Springer-Verlag, New York.
- Donoso-Barros R (1966) Reptiles de Chile. Universidad de Chile, Santiago, Chile. cxliv + 458 pp.
- Dzialowski EM (2005) Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. Journal of Thermal Biology 30: 317-334.
- Dzialowski EM & MP O'Connor (1999) Utility of blood flow to the appendages in physiological control of heat exchange in reptiles. Journal of Thermal Biology 24: 21-32.
- Dzialowski EM & MP O'Connor (2001) Physiological control of warming and cooling during simulated shuttling and basking in lizards. Physiological & Biochemical Zoology 74: 679-693.
- Eckert R, D Randall & G Augustine (1991) Fisiología animal: Mecanismos y adaptaciones. Interamericana. McGraw-Hill, España. 436 pp.
- Engbretson GA & VH Hutchison (1976) Erythrocyte count, hematocrit and hemoglobin content in lizard *Liolaemus multiformis*. Copeia 1976: 186-186.
- Esteban A, MJ Sanchez-Herrera, LJ Barbadillo, J Castanet & R Marquez (2002) Effects of age, size and temperature on the advertisement calls of two Spanish populations of *Pelodytes punctatus*. Amphibia-Reptilia 23: 249-258.
- Espinoza RE & S Quinteros S (2008) A hot knot of toads: Aggregation provides thermal benefits to metamorphic Andean toads. Journal of Thermal Biology 33: 67-75.
- Firth BT & JS Turner (1982) Sensory, neural, and hormonal aspects of thermoregulation. En: Gans C & FH Pough (eds), Biology of reptilia 12C: 213-274. Academic Press, London.
- Fox SF & PA Shipman (2003) Social behavior at high and low elevations: Environmental release and phylogenetic effects in *Liolaemus*. En: Fox SF, McCoy JK & Baird TA (eds), Lizard social behavior: 310-355. John Hopkins University Press, New York.

- Fuentes ER & FM Jaksic (1979) Activity temperature of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia* 1979: 546-548.
- Gerhardt HC (1978) Temperature coupling in vocal communication system of gray tree frog, *Hyla versicolor*. *Science* 199: 992-994.
- Gerhardt HC (1991) Female mate choice in treefrogs - Static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour* 42: 615-635.
- Günther B & E Micco (1954) Metabolismo de algunos anfibios en función del peso corporal. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 29: 57-72.
- Habit E & JC Ortiz (1996) Patrones de comportamiento y organización social de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropicuridae). En: Péfaur JE (ed), *Herpetología Neotropical*: 141-154. Universidad de Los Andes, Consejo de publicaciones, Mérida, Venezuela.
- Halloy M & R Laurent (1988) Notes éco-éthologiques sur *Liolaemus huacabuaicus* Laurent (Iguanidae) du Nord-Ouest argentin. *Revue Française d'Aquariologie* 14: 137-144.
- Hellmich WC (1951) On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution* 5: 359-369.
- Hertz PE, RB Huey & E Nevo (1983) Homege to Santa Anita: Thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution* 37: 1075-1084.
- Hertz PE, RB Huey & RD Stevenson (1993) Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142: 796-818.
- Hoschsheid S, F Bentivegna & JR Speakman (2002) Regional blood flow in sea turtles: implications for heat exchange in an aquatic ectotherm. *Physiological & Biochemical Zoology* 75: 66-76.
- Huey RB (1974) Winter thermal ecology of the iguanid lizard *Tropidurus peruvianus*. *Copeia* 1974: 149-155.
- Huey RB (1982) Temperature, physiology and the ecology of reptiles. In: Gans C & Pough FH (eds), *Biology of reptilia*, 12C: 25-91. Academic Press, London.
- Huey RB & M Slatkin (1976) Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363-384.
- Huey RB & JG Kingsolver (1989) Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 131-135.
- Huey RB, PE Hertz & B Sinervo (2003) Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach. *American Naturalist* 161: 357-366.
- Ibargüengoytia NR (2005) Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Arid Environments* 62: 435-448.
- Ibargüengoytia NR & VE Cussac (2002) Body temperatures of two viviparous *Liolaemus* lizard species, in Patagonian rain forest and steppe. *Herpetological Journal* 12: 131-134.
- Ibargüengoytia NR, LM Renner, JM Boretto, C Piantoni & VE Cussac (2007) Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 28: 235-246.

- Ibargüengoytía NR, JC Acosta, JM Boretto, HJ Villavicencio & JA Marinero (2008) Field thermal biology and altitudinal and latitudinal gradient in *Phymaturus* lizards from the highlands of the Andes and the volcanic plateaus of Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 72: 1620-1639.
- Jaksic FM & K Schwenk (1983) Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica* 39: 457-461.
- James FC (1970) Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365-390.
- Labra A (1995) Thermoregulation in *Pristidactylus* lizards (Polycridae): Effects of group size. *Journal of Herpetology* 29: 260-264.
- Labra A (1998) Selected body temperatures of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 349-358.
- Labra A & M Rosenmann (1992) Comparative diel activity of *Pristidactylus* lizards from forest and scrubland habitats. *Journal of Herpetology* 26: 501-503.
- Labra A & M Rosenmann (1994) Energy metabolism and water loss of *Pristidactylus* lizards. *Comparative Biochemistry & Physiology* 109A: 369-376.
- Labra A & F Bozinovic (2002) Interplay between pregnancy and physiological thermoregulation in *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* 9: 421-426.
- Labra A & MA Vidal (2003) Termorregulación en reptiles: Un veloz pasado y un futuro lento. En: Bozinovic F (ed), *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en animales*: 207-224. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Labra A, M Soto-Gamboa & F Bozinovic (2001) Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert-dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* 8: 413-420.
- Labra A, J Pienaar & TF Hansen (Enviado) Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. Enviado
- Lambrinos JG & CC Kleier (2003) Thermoregulation of juvenile Andean toads (*Bufo spinulosus*) at 4300 m. *Journal of Thermal Biology* 28: 15-19.
- Latorre A (1932) Contribuciones a la morfología comparada de la fauna chilena. I. Observaciones hemato y linfológicas en anuros chilenos. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile)* 13: 23-32.
- Licht P, W Dawson, V Shoemaker & A Main (1966) Observations on the thermal relations of western Australian lizards. *Copeia* 1966: 97-110.
- Lobo F & RE Espinoza (2004) Two new *Liolaemus* from the puna region of Argentina and Chile: Further resolution of purported reproductive bimodality in *Liolaemus alticolor* (Iguania: Liolaemidae). *Copeia* 2004: 850-867.
- Logares RE & CA Úbeda (2006) First insights into the overwintering biology of *Alsodes gargola* frogs and tadpoles inhabiting harsh Andean-Patagonian alpine environments. *Amphibia-Reptilia* 27: 263-267.
- Magnuson J, L Crowder & P Medvick (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19: 331-343.
- Marinero JA, JC Acosta & HJ Villavicencio (2003) *Homonota underwoodi* (Underwood's Gecko). Body temperature. *Herpetological Review* 34: 144.

- Marquet PA, JC Ortiz, F Bozinovic & FM Jaksic (1989) Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: The case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia* 81: 16-10.
- Marquet PA, F Bozinovic, RG Medel, YL Werner & FM Jaksic (1990) Ecology of *Garthia gaudichaudi*, a gecko endemic to the semiarid region of Chile. *Journal of Herpetology* 24: 431-434.
- Martori R, P Vignolo & L Cardinale (1998) Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus wiegmanni* (Iguania: Tropicuridae). *Revista Española de Herpetología* 12: 19-26.
- Martori R, L Aín & S Orlandini (2002) Relaciones térmicas temporales en una población de *Liolaemus koslowskyi*. *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 16: 33-45.
- Narins PM (2001) Ectothermy's last stand: hearing in the heat and cold. En: Ryan MJ (ed), *Anuran communication*: 61-70. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Navas CA (1996) The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: A comparison of high and low-elevation species. *Journal of Herpetology* 30: 488-497.
- Naya DE & F Bozinovic (2006) The role of ecological interactions on the physiological flexibility of lizards. *Functional Ecology* 20: 601-608.
- Naya DE, C Veloso, JLP Muñoz & F Bozinovic (2007) Some vaguely explored (but not trivial) costs of tail autotomy in lizards. *Comparative Biochemistry & Physiology* 146A: 189-193.
- Norris KS (1967) Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationship. En: Misted WW (ed), *Lizard ecology. A symposium*: 162-229. University of Missouri Press, Columbia.
- Núñez H (1996) Autoecología comparada de dos especies de lagartijas de Chile central. Museo Nacional de Historia Natural de Chile, publicaciones ocasionales (Chile) 50: 1-59.
- Núñez H, J Sufán, H Torres & FA Jaksic (1992) Autoecological observations on the endemic central Chilean lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Journal of Herpetology* 26: 228-230.
- Pearson OP (1954) Habits of the lizard *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in southern Peru. *Copeia* 1954: 111-116.
- Pearson OP (1977) The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. *Comparative Biochemistry & Physiology A* 58: 353-358.
- Pearson OP & DF Bradford (1976) Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia* 1976: 155-170.
- Penna M (1997) Selectivity of evoked vocal responses in the time domain by frogs of the genus *Batrachyla*. *Journal of Herpetology* 31: 202-217.
- Penna M (2004) Amplification and spectral shifts of vocalizations inside burrows of the frog *Eupsophus calcaratus* (Leptodactylidae). *Journal of the Acoustical Society of America* 116: 1254-1260.
- Penna M & A Veloso (1990) Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *Journal of Herpetology* 24: 23-33.
- Penna M & R Solis (1998) Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 42: 371-381.
- Penna M & R Solis (1999) Extent and variation of sound enhancement inside burrows of the frog *Eupsophus emiliopugini* (Leptodactylidae). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 47: 94-103.

- Pincheira-Donoso D, T Tregenza & DJ Hodgson (2007) Body size evolution in South American *Liolaemus* lizards of the boulengeri clade: A contrasting reassessment. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2067-2071.
- Pincheira-Donoso D, Hodgson DJ & T Tregenza (2008) The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: Why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology* 8: 68.
- Pough FH & C Gans (1982) The vocabulary of reptilian thermoregulation. En: Gans C & Pough FH (eds), *Biology of reptilia*, 12C: 17-23. Academic Press, London.
- Rocha C (1995) Thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) in a restinga area in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 481-489.
- Ruíz G, M Rosenmann & A Veloso (1983) Respiratory and hematological adaptations to high-altitude in *Telmatobius* frogs from the Chilean Andes. *Comparative Biochemistry & Physiology* 76A: 109-113.
- Ruíz G, M Rosenmann & A Veloso (1987) Blood values and altitudinal distribution of Chilean amphibians. *Archivos de Biología & Medicina Experimentales (Chile)* 20: 79-84.
- Ruíz G, M Rosenmann & A Veloso (1989) Altitudinal distribution and blood values in the toad, *Bufo spinulosus* Wiegmann. *Comparative Biochemistry & Physiology* 94A: 643-646.
- Ruíz G, M Rosenmann & H Núñez (1993) Blood values in South American lizards from high and low altitudes. *Comparative Biochemistry & Physiology* 106A: 713-718.
- Sanabria EA, LB Quiroga & JC Acosta (2003a) Relación de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae) y variables ambientales en un humedal de San Juan, Argentina. *Multequina (Argentina)* 12: 49-53.
- Sanabria EA, LB Quiroga & JC Acosta (2003) Ecología térmica de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) en los bañados de Zonda, San Juan, Argentina. *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 17: 121-123.
- Scheers H & R Van Damme (2002) Micro-scale differences in thermal habitat quality and a possible case of evolutionary flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards. *Oecologia* 132: 323-331.
- Seebacher F (2000) Heat transfer in a microvascular network: The effect of Heart rate on heating and cooling in Reptiles (*Pogona barbata* and *Varanus varius*). *Journal of Theoretical Biology* 203: 97-109.
- Sepúlveda M (2007) Fisiología ecológica de *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropiduridae): Respuestas metabólica y digestiva a variaciones de temperatura y productividad. Tesis de Doctorado. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 195 pp.
- Sepúlveda M, MA Vidal, JM Fariña & P Sabat (2008) Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropiduridae). *Journal of Thermal Biology* 33: 141-148.
- Simonetti J (1984) Utilización de refugio por *Liolaemus nigromaculatus*: Compromiso entre riesgos de predación y necesidades termorregulatorias. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 19: 47-51.
- Sinsch U (1989) Behavioral thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. *Oecologia* 80: 32-38.

- Skoknic A (1957) Contribuciones al estudio de la pigmentación en los vertebrados. V.- Mecanismos nerviosos y humorales en la regulación pigmentaria de los reptiles. *Zoootria (Chile)* 6: 5-23.
- Solís R (1994) Factores moduladores de las interacciones sociales acústicas de *Pleurodema thaul*. Tesis de Doctorado, Universidad de Chile. 76 pp.
- Spotila JR & EA Standora (1985) Energy budget of ectothermic vertebrates. *American Zoologist* 25: 973-986.
- Stevenson RD (1985) Body size and limits to the daily range of body-temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 125: 102-117.
- Súfan-Catalán J & H Núñez (1993) Estudios autoecológicos en *Pristidactylus cf. valeriae* (Squamata, Polychridae) en Chile central. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 44: 115-130.
- Tattersall GJ, V Cadena & MC Skinner (2006) Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. *Respiratory Physiology & Neurobiology* 154: 302-318.
- Templeton JR (1970) Reptiles. En: Whittow GC (ed), *Comparative physiology of thermoregulation*: 167-221. Academic Press, London.
- Terblanche JS, JA Deere, S Clusella-Trullas, C Janion & SL Chown (2007) Critical thermal limits depend on methodological context. *Proceedings of the Royal Society* 274B: 2935-2942.
- Tracy CR (1976) Model of dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. *Ecological Monographs* 46: 293-326.
- Tracy CR & K Christian (1986) Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* 67: 609-615.
- Valencia J & FM Jaksic (1981) Relations between activity temperature and preferred temperature of *Liolaemus nitidus* in central Chile (Lacertilia - Iguanidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 16: 165-167.
- Vega LE (1999) Ecología de saurios arenícolas de las dunas costeras bonaerense. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Mar del Plata. 102 pp.
- Veloso C, P Sepulveda, M Canals & P Sabat (2007) Thermal biology of *Liolaemus lemniscatus* (Iguanidae) from low- and high-altitude populations in Central Chile. *Comparative Biochemistry & Physiology* 148A: S141-S141.
- Vidal M, JC Ortiz & A Labra (2002) Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae), from northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 283-292.
- Vidal MA, JC Ortiz & A Labra (2007) Sexual and geographic variation of color patterns in *Liolaemus tenuis* (Squamata, Liolaeminae). *Gayana (Chile)* 71: 27-33.
- Vidal MA, JC Ortiz & A Labra (2008) Intraspecific variation in a physiological thermoregulatory mechanism: The case of the lizard *Liolaemus tenuis* (Liolaeminae). *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 171-178.
- Videla F & S Puig (1994) Estructura de una comunidad de lagartos del monte. *Patrones de uso espacial y temporal. Multequina (Argentina)* 3: 99-112.
- Villavicencio HJ, MG Cánovas & JC Acosta (2006a) *Liolaemus ruibali* (NCN). Body temperature. *Herpetological Review* 37: 89.
- Villavicencio HJ, JC Acosta & JA Marinero (2006b) *Pristidactylus scapulatus* (NCN). Body temperature. *Herpetological Review* 37: 471.

- Villavicencio HJ, JC Acosta, JA Marinero & MG Cánovas (2007) Thermal ecology of a population of the lizard, *Liolaemus pseudoanomalus* in western Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28: 163-165.
- Wells KD (1988) The effect of social interactions on anuran vocal behavior. En: Frittsch B, T Hetherington, MJ Ryan, W Walkowiak & W Wilczynski (eds), *The evolution of the amphibian auditory system*: 433-454. J Wiley, New York.
- Wells KD & TL Taigen (1986) The effect of social interactions on calling energetics in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 19: 9-18.
- Wells KD & TL Taigen (1992) The energetics of reproductive behavior. En: Feder ME & WW Burggren (eds), *Environmental physiology of the amphibians*: 410-436. The University of Chicago Press, Chicago
- Werner YL, N Carrillo de Espinoza, RB Huey, D Rothenstein, AW Salas & F Videla (1996) Observations on body temperatures of some neotropical desert geckos (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 10: 59-70.
- Wong BBM, ANN Cowling, RB Cunningham, CF Donnelly & PD Cooper (2004) Do temperature and social environment interact to affect call rate in frogs (*Crinia signifera*)? *Austral Ecology* 29: 209-214.
- Zweifel RG (1968) Effects of temperature body size and hybridization on mating calls of toads *Bufo a americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia* 1968: 269- 285.



Hylorina sylvatica, foto Juan Luis Celis.

Comunicación acústica en anfibios

Mario Penna y Helen Díaz-Páez

En este capítulo se informa del inicio y desarrollo de los estudios sobre la comunicación acústica en anuros a nivel mundial y en Chile. Los estudios a nivel nacional, principalmente centrados en los géneros *Batrachyla*, *Eupsophus* y *Pleurodema*, han establecido la relevancia de la intensidad y estructura de las señales acústicas en las interacciones sociales que ocurren en las agregaciones corales de estos anuros. Se describen los patrones de distribución espacial en las agregaciones de *P. thaul*, y se informa acerca del impacto de esta actividad en la condición física de los machos de esta especie.

Estudios acerca de la transmisión de las señales en distintos ambientes y las características de las señales, han mostrado que no existen relaciones óptimas entre ambos componentes, es decir, las señales de ciertas especies se transmiten menos eficientemente en sus ambientes nativos que en otros ambientes. Sin embargo, las especies de *Eupsophus* cuentan con mecanismos para favorecer la recepción de señales, ya que al interior de las cavidades desde donde los machos cantan, se amplifican las señales producidas por sus vecinos. Estudios acerca de efectos de ruido del ambiente en la conducta vocal de especies de *Eupsophus*, han revelado distintas estrategias con las cuales estos animales confrontan esta interferencia.

Finalmente, se informa de los estudios de neurofisiología auditiva realizados en anuros que habitan en Chile, en los que se ha encontrado una correspondencia entre la selectividad de las neuronas a parámetros temporales de sonido, y las características de las señales de conoespecíficos.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Generalidades sobre vocalizaciones	519
Señales acústicas y conducta social	521
Interacciones acústicas	521
Distribución espacial	525
Costo energético del canto	527
Otras modalidades sensoriales de comunicación	527
Influencias ambientales	528
Procesamiento auditivo de señales acústicas	533
Conclusiones y proyecciones	539
Agradecimientos	539
Literatura citada	539



MARIO PENNA

Programa de Fisiología y Biofísica,
Instituto de Ciencias Biomédicas,
Universidad de Chile. Santiago, Chile.

HELEN DÍAZ-PÁEZ

Departamento de Ciencias Básicas,
Campus Los Angeles,
Universidad de Concepción. Concepción, Chile.

Generalidades sobre vocalizaciones

Las vocalizaciones de los anuros han sido objeto de atención desde largo tiempo. Darwin en su libro sobre selección sexual (1871) comenta las características ruidosas o armónicas que pueden tener los cantos de los anuros machos en diferentes regiones del planeta. Sin embargo, no es sino hasta alrededor de 1950 cuando se realizan los primeros estudios de las vocalizaciones de anuros en Norteamérica, principalmente por Bogert (1958, 1960). Este autor, junto a Martof & Thompson (1958) establecen que los cantos de los machos atraen a las hembras y Littlejohn & Michaud (1959) demuestran que ranas hembras de dos especies del género *Pseudacris* discriminan las señales conespecíficas de heteroespecíficas. En la década siguiente, Capranica (1965) estudia las respuestas vocales de los machos a la presentación de cantos de conespecíficos y lidera exploraciones pioneras en el sistema auditivo de anuros, poniendo en evidencia importantes correspondencias entre las características de las señales y la sensibilidad auditiva a componentes espectrales del sonido (Frishkopf et al. 1968, Capranica 1978).

El repertorio vocal de los anuros es, en general, limitado a un reducido número de señales (Leroy 1977, Rand 2001), entre las cuales la vocalización mejor conocida corresponde al canto o llamada de apareamiento (“advertisement call”), emitida por los machos de numerosas especies (Figura 18.1). Esta señal especie–específica atrae a las hembras,



Figura 8.1. Macho de *Pleurodema thaul* emitiendo su canto de apareamiento desde la superficie del agua con su saco vocal expandido. Foto Mario Penna.

permitiendo el reconocimiento de machos conespecíficos en agregaciones de varias especies. Otra señal presente en una gran variedad de anuros es el canto de rechazo sexual (“release call”), que es emitida principalmente por los machos, pero también en algunos casos por hembras no receptivas. Esta señal produce el rechazo del abrazo nupcial o amplexo de los machos en las agregaciones reproductivas. Finalmente, la llamada de peligro (“distress call”) corresponde al grito de peligro emitido por los anuros, tanto machos como hembras, al ser capturados por un depredador o al ser manipulados bruscamente. En la Figura 18.2 se muestra el canto de apareamiento de *Eupsophus roseus*, especie del bosque templado austral.

La idea de que los repertorios vocales de los anuros están compuestos por señales estereotipadas y restringidas en número, se ha visto modificada en años recientes por descripciones de vocalizaciones de gran variabilidad (Christensen-Dalsgaard et al. 2002, Feng et al. 2002), dependientes de las circunstancias sociales en que son emitidas (revisado en Wells & Schwartz 2007).

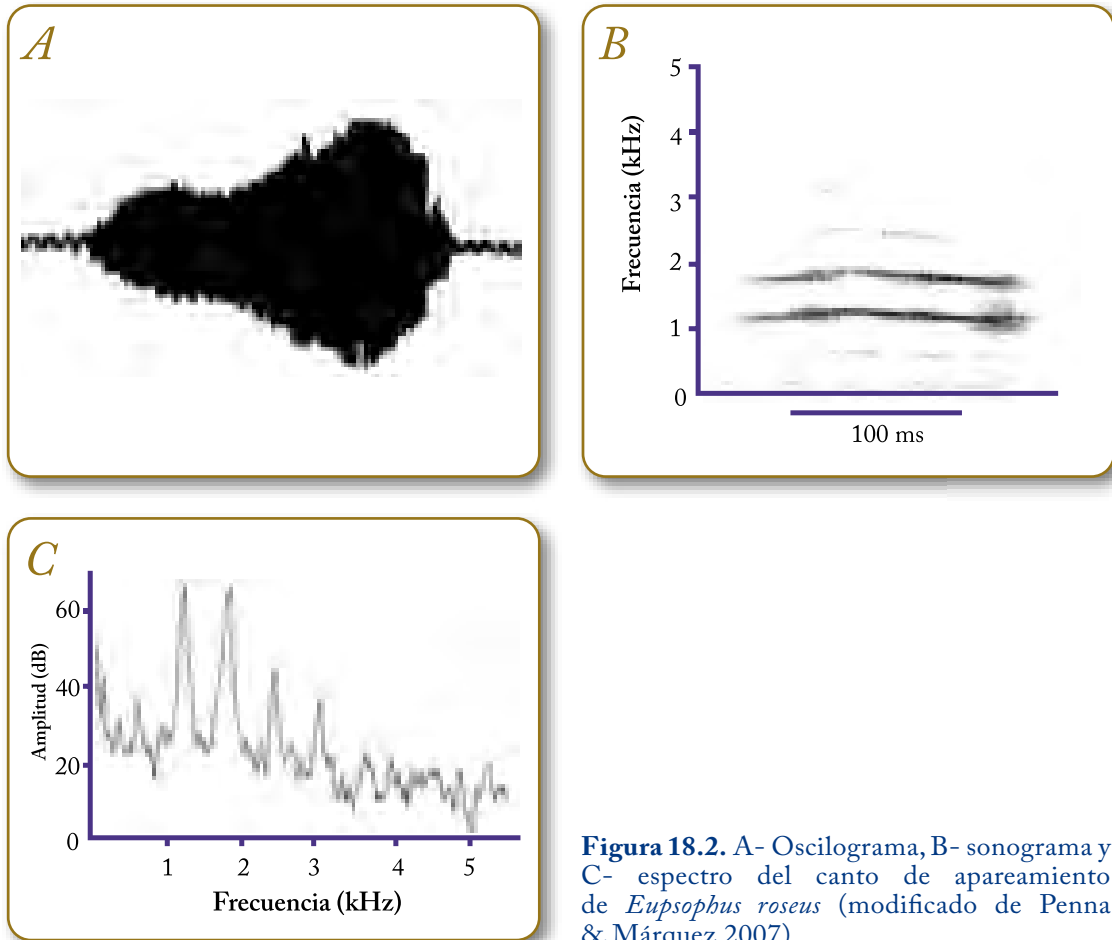


Figura 18.2. A- Oscilograma, B- sonograma y C- espectro del canto de apareamiento de *Eupsophus roseus* (modificado de Penna & Márquez 2007).

Los primeros estudios conteniendo sonogramas de las vocalizaciones de anuros presentes en Chile fueron realizados por Barrio (1967a, 1967b). También Busse (1971) realizó una descripción del canto de *Batrachyla leptopus* utilizando notación de pentagrama musical. Posteriormente, a partir de 1980, se realizan descripciones de las vocalizaciones de otras especies de la batracofauna de Chile, incluidas especies de los géneros *Alsodes*, *Batrachyla*, *Bufo*, *Caudiuverbera*, *Eupsophus*, *Hylorina*, *Pleurodema*, *Rhinoderma* y *Telmatobius* (Velo 1977, Penna et al. 1983, Formas 1985, Penna & Velo 1981, 1982, 1987, 1990). En la actualidad se han caracterizado las señales de alrededor de 25 de las 58 especies de anfibios representadas en el país, lo cual abarca casi el total de los repertorios vocales de este grupo de vertebrados. Recientemente se ha editado un disco compacto que contiene vocalizaciones de la mayoría de los anuros que habitan en Chile (Penna 2005).

Una característica peculiar de estos anuros en Chile, es que una importante proporción de las especies de los géneros *Telmatobius*, *Telmatobufo* y *Alsodes* aparentemente no emiten canto de apareamiento ni otras vocalizaciones. Esta restricción probablemente está relacionada con hábitos de vida en cursos de agua muy torrentosos, en los que el nivel de ruido dificulta la comunicación sonora. Esta situación afecta tanto a especies andinas de la zona norte (Penna & Velo 1987), como del bosque templado austral (Penna & Velo 1990). Los estudios bioacústicos posteriores han sido principalmente realizados en especies de los géneros *Batrachyla*, *Eupsophus* y *Pleurodema*, abordándose aspectos conductuales, fisiológicos y ecológicos de su comunicación sonora, los que serán discutidos en los apartados siguientes.

En este capítulo se presenta el estado actual de diversos aspectos de la comunicación acústica en anuros, haciéndose especial énfasis en las contribuciones de los estudios realizados en anuros presentes en Chile.

Señales acústicas y conducta social

Interacciones acústicas

La actividad reproductiva en anuros tiene diversos cursos temporales, habiendo especies con períodos reproductivos prolongados, de varios meses y especies con reproducción explosiva, limitados a unos pocos días. Las estaciones reproductivas prolongadas favorecen el desarrollo de conductas sociales y de repertorios vocales variados (Wells 1977). En la fauna de anfibios de Chile predomina la conducta reproductiva prolongada, lo que lleva a las especies a establecer agregaciones corales (e.g., *Batrachyla antartandica*, *B. leptopus*, *B. taeniata*, *Caudiuverbera caudiuverbera* y *Pleurodema thaul*). Estas agregaciones corresponden al concepto

de “lek” definido por Emler & Oring (1977): ensambles de machos conespecíficos adultos que se congregan en un área con el único propósito de atraer y cortejar a las hembras, las que concurren a reproducirse, sin que existan en estas áreas recursos que afecten su atracción (Gerhardt 1988).

En las agregaciones reproductivas, los machos se encuentran espaciados a distancias tales que están expuestos a intensidades de los cantos de sus vecinos bajo un determinado nivel (Wilczynski & Brenowitz 1988, Brenowitz 1989, Gerhardt et al. 1989). Cuando los machos se encuentran a distancias más próximas, como ocurre en general al ocaso, los machos emiten vocalizaciones diferentes, denominadas “cantos agresivos” o alteran sus cantos de apareamiento en términos del número de notas y duración de las señales (Wells 1988).

Las características individuales de los cantos permiten a los machos responder de manera diferente a distintos individuos. La frecuencia dominante corresponde a aquella que tiene un mayor contenido energético y está relacionada con el tamaño corporal. Este componente puede afectar las interacciones entre machos vecinos (Arak 1983a, Ramer et al. 1983, Sullivan & Wagner 1988, Wagner 1989b). Los encuentros agresivos se producen sólo si el macho rival posee un tamaño semejante al de macho territorial (Arak 1983b), y al responder a una confrontación, algunos machos alteran la frecuencia dominante de



Hylorina sylvatica con el saco bucal extendido, foto Juan Luis Celis.

sus llamadas. Esta es una conducta mediante la cual los machos producen señales engañosas para sus vecinos (Wagner 1989a, 1989b), por lo que los cambios en la frecuencia parecen jugar un importante rol en la competencia por sitios de llamada (Wagner 1992). Esta conducta resulta adaptativa para especies con estaciones reproductivas prolongadas, en que las reservas energéticas que influyen en la capacidad de lucha, han disminuido notoriamente como resultado de la actividad vocal (Robertson 1984, 1986).

En las agregaciones reproductivas, las hembras ejercen sus preferencias de acuerdo a las características de estas señales (Gerhardt 1988). Las preferencias de las hembras por las señales conespecíficas constituyen mecanismos de aislamiento reproductivo interespecífico, pero también las cualidades individuales de los cantos permiten establecer preferencias intraespecíficas, dando origen a procesos de selección sexual (e.g., Salthe & Mecham 1974, Oldham & Gerhardt 1975, Wilbur et al. 1978, Gerhardt 1982, Ryan 1983, Basso & Basso 1987, Haddad & Cardoso 1992).

Las respuestas conductuales a señales sonoras han sido relativamente poco estudiadas en anuros residentes de Chile. Penna et al. (2005a) estudiaron el efecto de la intensidad de los cantos sobre las respuestas vocales de *Eupsophus emiliopugini* y observaron que la tasa de respuestas vocales aumenta con la intensidad del estímulo, hasta hacerse constante alrededor de 24 decibeles (dB), sobre el umbral de respuesta. A partir



Alsodes australis, foto Helen Díaz-Paéz.

de intensidades de 18 dB sobre el umbral, incrementa la producción de cantos complejos, compuestos de dos a cuatro notas. El efecto de los componentes temporales de las señales en las respuestas vocales ha sido estudiado en especies del género *Batrachyla* (Penna 1997, Penna et al. 1997a). En estos estudios se ha determinado que los machos responden en forma selectiva a patrones temporales del canto de la propia especie, por ejemplo, a estímulos compuestos por notas de duración semejante o con frecuencias de pulsos semejantes a los cantos naturales conespecíficos. En el caso de las especies de *Batrachyla*, esta selectividad contribuiría a mantener coros de conespecíficos en áreas de simpatria. Esta segregación espacial facilitaría la orientación de las hembras hacia los machos de la propia especie (Penna 1997).

Un estudio en que se midieron los niveles de testosterona plasmática de machos de *B. taeniata* en condiciones naturales (Solís & Penna 1997), determinó que el nivel de respuestas vocales evocadas estaba relacionado con los niveles de la hormona. Además, los machos con más altos niveles de testosterona respondían de manera menos selectiva, vocalizando incluso ante la presentación de estímulos de estructura temporal muy diferentes a un canto natural de la especie.

En este sentido, los machos desarrollan diferentes mecanismos que reducen la interferencia acústica al interior de los coros, que en los anuros presentes en Chile están con más frecuencia constituidos por individuos de una sola especie. La forma más frecuente de evitar la interferencia en agregaciones corales es impedir la sobreposición de las vocalizaciones entre vecinos, lo que da origen a interacciones vocales con alternancia de los cantos (Klump & Gerhardt 1992).

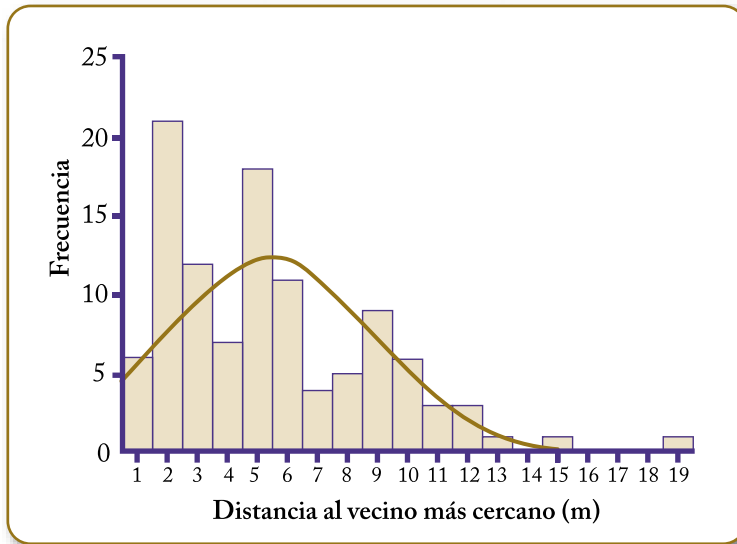


Figura 18.3. Distribución de frecuencias de la distancia al vecino más cercano en machos de *Pleurodema thaul* en la localidad de Hualpén. La curva indica el ajuste a la distribución normal (modificado de Díaz-Paéz 2003).

Distribución espacial

La distribución de los machos en las agregaciones corales también contribuye a disminuir la interferencia, ya que los machos se distribuyen en forma no azarosa, estando los sujetos espaciados a distancias típicas, que difieren en agregaciones de distinta densidad (Wells 1977). Díaz-Páez (2003) establece que los machos que componen los coros de *Pleurodema thaul* se congregan en las zonas menos profundas de los cuerpos de agua. Estos coros están generalmente compuestos de tres a ocho individuos que se distribuyen manteniendo un patrón de distanciamiento regular, con una distancia promedio de 4,6 m de su vecino más cercano (rango: 0,8 - 15 m). Las frecuencias con que se distribuyen los machos de *P. thaul* a distintas distancias en la localidad de Hualpén se muestran en la Figura 18.3.

Además, en el estudio de Díaz-Páez (2003) se describe un efecto de las características acústicas de las llamadas, sobre los patrones de distribución dentro de los coros. La distancia entre los vecinos más próximos está relacionada con la frecuencia dominante de las llamadas, observándose una tendencia a menores distancias entre vecinos para individuos con frecuencias dominantes más elevadas y tamaños corporales más pequeños. De esta manera, la duración y tasa de las llamadas se ajustan a la densidad de los coros, de manera que los machos más aislados producen llamadas cortas a tasas altas, en tanto que los de coros densos producen llamadas largas a tasas bajas (Sullivan & Wagner 1988).

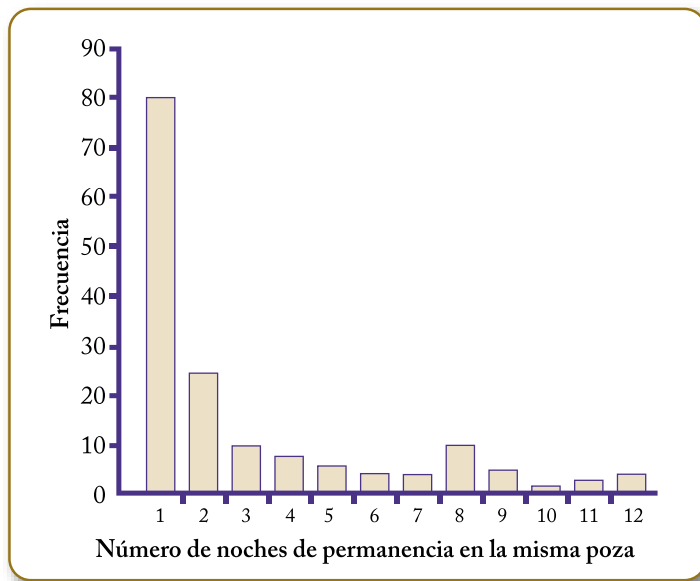


Figura 18.4. Distribución de frecuencia del número de noches que los machos de *Pleurodema thaul* están presentes durante la estación reproductiva en la localidad de Hualpén (modificado de Díaz-Paéz 2003).

En las agregaciones reproductivas de curso prolongado, los machos frecuentemente permanecen cantando en una posición determinada durante varios días (Wells 1977, Bevier 1997). Esta conducta permite reducir el número de potenciales competidores (Mc Vey et al. 1981), y favorece la disminución del gasto energético y de tiempo que significaría migrar a nuevas áreas reproductivas (Sinsch 1991, Kusano et al. 1999). Las hembras por su parte, eligen a aquellos machos que permanecen más días cantando en el área, siendo estos a su vez, machos de mayores tamaños y mejor condición biológica (Wagner & Sullivan 1995). Así, la conducta de permanencia en un sitio ha sido observada en *Pleurodema thaul*, que tiene un período reproductivo de tipo prolongado. Esta especie mantiene una conformación de coros que perdura durante las temporadas de invierno y primavera (junio - diciembre). En estas condiciones, un 80% de los machos permanece sólo una noche y del 20% restante, el 88% de los machos permanece por tres o menos noches en el área reproductiva (Díaz-Páez 2003; Figura 18.4).



Pleurodema thaul, foto Andrés Charrier.

Costo energético del canto

La actividad vocal implica un alto costo energético, pudiendo la condición nutricional de los integrantes del coro, declinar en relación directa con la duración de la permanencia en esta actividad. Diversos estudios han determinado la relación entre la pérdida de peso y la permanencia en los coros (Wells 1978, Kagarise-Sherman 1980, Sullivan 1982, Arak 1983a, 1983b, Robertson 1986). Esto implica que los machos con mejor condición nutricional pueden continuar cantando activamente por un largo período de tiempo (Wells 1978, Kagarise-Sherman 1980, Murphy 1992).

Díaz-Páez (2003) determinó que existe un decrecimiento en la masa corporal promedio de los individuos de *Pleurodema thaul* a medida que avanza la temporada reproductiva ($r^2 = 0,12$, $P < 0,001$). Sin embargo, es destacable que los machos que permanecen por más tiempo en el coro no presentan una disminución considerable de su masa corporal ($n = 224$, $r^2 = 0,079$, $P = 0,18$). El 50,4% de machos no muestra una pérdida de masa corporal durante su permanencia en el área reproductiva y esto puede ser explicado fundamentalmente por la mantención de la conducta de forrajeo durante la estación reproductiva, ya que el 49,4% de los machos tienen contenido alimentario estomacal durante el período reproductivo (Díaz-Páez 2003).

En relación al efecto de la condición nutricional sobre las características acústicas de las llamadas de apareamiento en machos de *P. thaul*, Solís (1994) encontró que está se relaciona con parámetros acústicos, tales como la duración de llamadas, lo que indica que machos con mejores condiciones nutricionales emiten llamadas más largas. Resultados similares fueron reportados por Díaz-Páez (2003), quien usando un modelo de regresión multivariada muestra una relación significativa entre la permanencia en el coro y la condición nutricional, lo que explica el 48 % de la variación en la fidelidad al sitio.

Otras modalidades sensoriales de comunicación

En anuros neotropicales hay un amplio desarrollo de la comunicación visual. Esto ocurre en especies de hábitos diurnos que, en general, poseen patrones de coloración llamativos que favorecen el intercambio de señales utilizando este canal sensorial (Hödl & Amézquita 2001). En el caso de la rana *Epipedobates femoralis*, se ha demostrado a través del uso de modelos experimentales, que la combinación de señales acústicas (emisión del canto de apareamiento) y visuales (pulsaciones del saco vocal) son requeridas para evocar respuestas agresivas de los machos (Narins et al. 2003).

En anuros residentes en Chile no se ha estudiado la participación de posibles claves visuales en la comunicación en el ámbito reproductivo. Es posible que *Rhinoderma darwinii*, cuya mayor actividad vocal ocurre en horas crepusculares y no nocturnas, y que

canta desde la superficie del suelo (Penna & Veloso 1990), haga uso de esta modalidad de comunicación. Otro posible candidato para estudios de comunicación visual es *Pleurodema thaul*, que canta expandiendo un saco vocal de grandes dimensiones (ver Figura 18.1), que podría constituir una señal visual para individuos ubicados a corta distancia.

Finalmente, a la fecha no existe ningún antecedente de uso de señales químicas en anuros presentes en Chile.

Influencias ambientales

Estudios de las características de las señales acústicas de aves y primates han mostrado que existen adaptaciones en la estructura de estos sonidos, que favorecen su propagación en los ambientes en que son emitidas. Así por ejemplo, aves que habitan en bosques, producen cantos que contienen menos modulaciones de amplitud y contienen frecuencias más bajas que las de especies de ambientes abiertos (Morton 1975, Ryan & Brenowitz 1985, Slabbekoorn & Smith 2002). En anuros en cambio, no se han encontrado relaciones tan claras entre las características del hábitat y las de las señales.

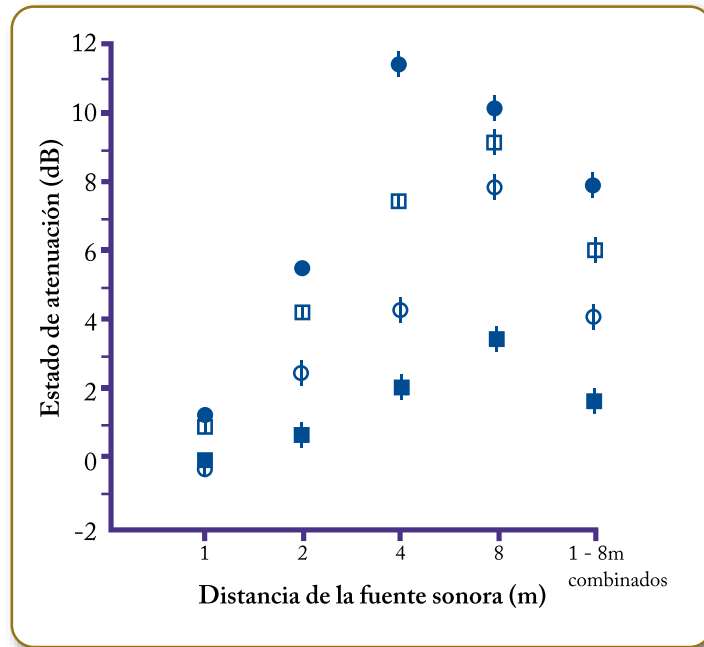


Figura 18.5. Exceso de atenuación por sobre la propagación esférica del sonido de los cantos de *Alytes cisternasii* (círculos) y *Alytes obstetricans* (cuadrados) reproducidos en ambientes de la Península Ibérica. Los símbolos blancos corresponden a localidades conoespecíficas y los símbolos negros a localidades aloespecíficas. Los símbolos y líneas verticales corresponden a promedios y errores estándar de cinco localidades, respectivamente (modificado de Penna et al. 2006).

En estudios comparativos de especies tropicales de Sudamérica, se encontró que las características de las vocalizaciones guardaban mejor correspondencia con sus relaciones filogenéticas que con sus habitats (Zimmerman 1983, Bosch & de la Riva 2004).

Otros estudios experimentales de propagación de señales, comparando diversos ambientes, han dado resultados contradictorios. Por una parte, existe evidencia de cierta relación entre las características de las señales y el ambiente en que habitan dos especies de ranas grillo de Norteamérica del género *Acris*. Poblaciones de *A. c. crepitans* de ambientes boscosos producen cantos con frecuencia dominantes más altas y tasas de pulsos más rápidas, que no son degradados de manera tan marcada como los cantos de poblaciones de ambientes abiertos, que tienen tasas de repetición de pulsos más bajas y frecuencias más bajas. Sin embargo, los cantos de *A. c. crepitans* también se propagan más efectivamente en ambientes abiertos de los que *A. c. blanchardi* es originaria (Ryan et al. 1990). Una situación similar se ha descrito en sapos parteros del género *Alytes* en la Península Ibérica. Las diferencias de propagación de las señales de estas especies se cuantificaron mediante el exceso de atenuación, que corresponde al decremento en la amplitud de las señales por sobre los valores que corresponden a la propagación esférica del sonido. Los cantos de *A. obstetricans*, con frecuencias dominantes más bajas, se propagan mejor en los ambientes originarios de esta especie y en los de *A. cisternasii*. Los ambientes de *A. cisternasii* son más favorables para la propagación de los cantos de ambas especies, como lo muestran los menores valores de exceso de atenuación medidos para estos habitats (Penna et al. 2006; Figura 18.5).



Batrachyla nibaldoi, foto Andrés Charrier.

En ambientes tropicales, las mediciones de ruido ambiental indican que una proporción importante de éste es producido por anuros, aves e insectos en un amplio rango de frecuencias que sobrepasan habitualmente los 10 kHz (Ryan & Brenowitz 1985, Waser & Brown 1986, Narins & Zelick 1988). En ambientes templados en cambio, el espectro de ruido está limitado principalmente a frecuencias inferiores a 1 kHz correspondientes a fuentes abióticas (Brenowitz 1982, 1986). En el sur de Chile, las comunidades de anuros que se congregan en la época de reproducción, conforman un ambiente acústico simple en relación a la exhuberancia sonora de los ambientes tropicales. Las frecuencias dominantes de los cantos de las especies de anfibios del sur de Chile llegan a un máximo de 3 kHz (Penna & Veloso 1990), en tanto que en comunidades de bosques tropicales las frecuencias dominantes llegan hasta los 9 kHz (Hödl 1977, Duellman & Pyles 1983, Zimmerman 1983).

En los bosques templados de Chile rara vez se encuentran vocalizando simultáneamente más de tres especies. Se ha reportado por ejemplo, coincidencia en la actividad vocal de *Caudiverbera caudiverbera*, *Pleurodema thaul* e *Hylorina sylvatica* (Penna & Veloso 1990). En todos los casos de coexistencia, las llamadas se diferencian en sus parámetros temporales y/o espectrales. Sólo existe algún grado de sobreposición entre especies que cantan desde lugares distintos en un mismo hábitat. Por ejemplo, las características espectrales (frecuencia dominante) y temporales (notas por segundo) de los cantos de *Batrachyla leptopus* y *Pleurodema thaul* se sobrepone en buena medida, pero la primera especie canta desde oquedades en pantanos, en tanto que la segunda lo hace desde la superficie del agua en arroyos y lagunas (Penna & Veloso 1990).

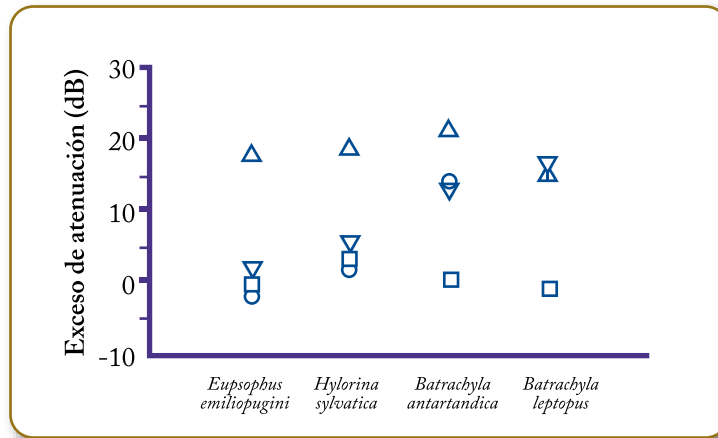


Figura 18.6. Exceso de atenuación por sobre la propagación esférica del sonido de los cantos de cuatro especies del bosque templado austral de Chile reproducidos en diferentes ambientes, medidos a 8 m de distancia del parlante con respecto a los valores medidos a 0,5 m del parlante. Los cuadrados corresponden a un ambiente de laguna en que el sonido se propaga sin exceso de atenuación, en tanto que los círculos, los triángulos y los triángulos invertidos corresponden a distintos pantanos con importantes excesos de atenuación. Cada símbolo corresponde a seis repeticiones de un canto (modificado de Penna & Solís 1998).

Por otra parte, los ambientes de pantanos en los que cantan la mayoría de las especies de anuros en Chile, producen una importante atenuación de las señales sonoras de estos animales. Los excesos de atenuación de los cantos transmitidos en pantanos son, en general, superiores a los transmitidos sobre la superficie del agua de arroyos y lagunas. Esto ocurre tanto para las señales de *Eupsophus emiliopugini* y *Batrachyla leptopus*, especies que habitan pantanos, como para las señales de *Hylorina sylvatica* y *Pleurodema thaul*, que cantan desde la superficie del agua (Penna & Solís 1998; Figura 18.6). Además, la mayor actividad vocal de los anuros del bosque templado austral se da durante la noche, período en el cual las aves e insectos que producen sonidos, están en su mayoría inactivos y no contribuyen al ambiente sonoro (Penna & Solís 1998, Penna et al. 2005b).

Una interesante condición de utilización de recursos acústicos del ambiente ha sido reportada en ranas del género *Eupsophus* en el sur de Chile. Los machos cantan desde



Eupsophus calcaratus, foto Andrés Charrier.

el interior de cavidades que amplifican los cantos de conespecíficos que cantan en la vecindad (Penna & Solís 1996, 1999, Penna 2004, Penna & Márquez 2007). Este efecto, potencialmente mejora la recepción de señales de comunicación por parte de los individuos residentes, requiriéndose experimentos de estimulación en condiciones naturales para esclarecer esta consecuencia funcional. Los ruidos abióticos en esta región difieren

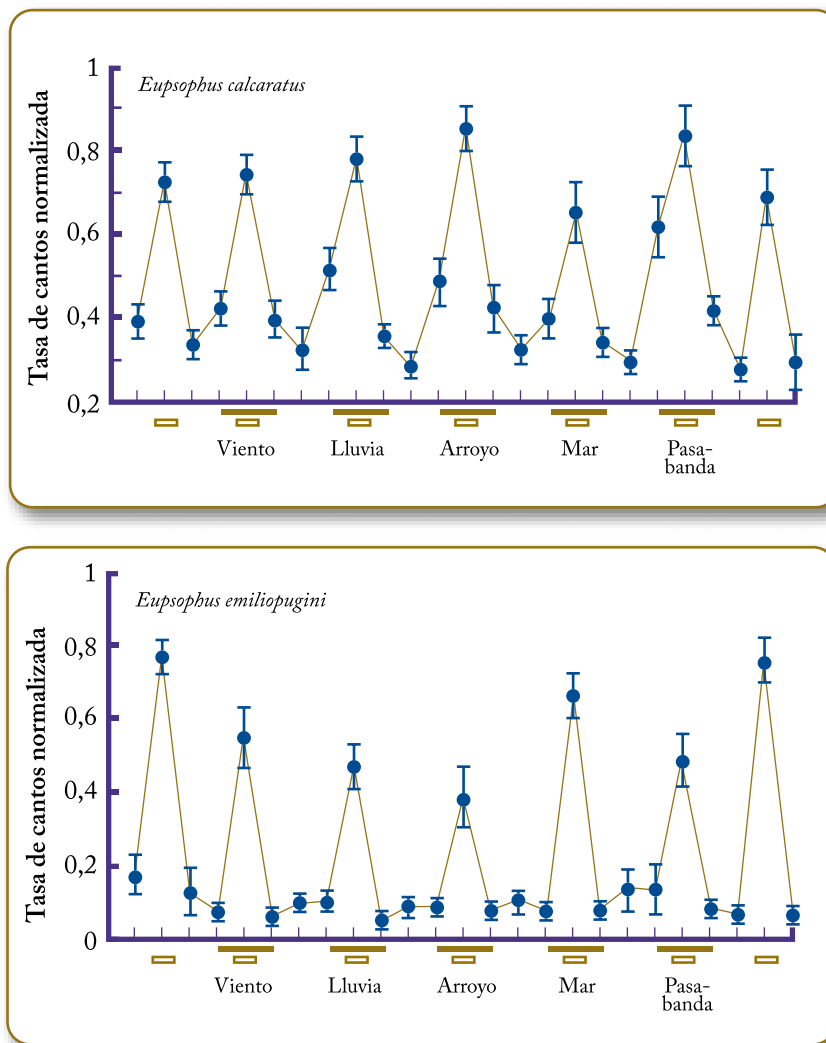


Figura 18.7. Tasa de canto normalizada de respuestas vocales evocadas de *Eupsophus calcaratus* y de *Eupsophus emiliopugini* durante exposiciones a ruidos de tres minutos de duración, representadas por barras negras. Las barras blancas representan exposición a 20 cantos sintéticos durante un minuto para *E. calcaratus* y durante 30 s para *E. emiliopugini*. Los intervalos entre ruidos son de dos minutos. Los niveles de sonido de los ruidos eran 66 dB RMS SPL y los niveles de los cantos sintéticos eran 69 dB RMS SPL (modificado de Penna et al. 2005b (*E. calcaratus*) y de Penna & Hamilton-West 2007 (*E. emiliopugini*)).

en su composición espectral. Los ruidos de viento, mar y lluvia están principalmente limitados a frecuencias inferiores a 1 kHz y el ruido de los arroyos contiene frecuencias enfatizadas hasta los 3 kHz. Además, el ruido de la lluvia tiene modulaciones de amplitud rápidas que no están presentes en los otros ruidos. Las intensidades de estos ruidos alcanzan hasta niveles de 75 decibeles de presión de sonido (dB SPL) aproximadamente (Penna et al. 2005b).

Como se ha señalado anteriormente, estos ruidos tienen notables y diferentes efectos en la actividad vocal de dos especies de anuros endémicos del género *Eupsophus*, cuyos cantos difieren en sus componentes espectrales y típicamente consisten en una sola nota, que no se compone de pulsos discretos como en otros anuros. *Eupsophus calcaratus* incrementa su actividad vocal en presencia de ruidos naturales de arroyo y lluvia, y un ruido sintetizado pasa banda (que se superponen con el espectro de las vocalizaciones de esta especie) de intensidad moderada (66 dB SPL), y este aumento persiste hasta a niveles altos (78 dB SPL; Penna et al. 2005; Figura 18.7). *Eupsophus emiliopugini*, en tanto, reduce su actividad vocal en presencia de estos mismos ruidos (Penna & Hamilton-West 2007; Figura 18.7). Estas especies desarrollan su actividad vocal en períodos distintos: *Eupsophus calcaratus* se reproduce durante el invierno y comienzos de primavera (julio a septiembre), en tanto que *E. emiliopugini* lo hace desde fines de primavera a comienzos del verano (octubre a enero). El incremento en la actividad vocal de *E. calcaratus* producido por algunos ruidos abióticos es congruente con las condiciones atmosféricas de mayor nivel de ruido de lluvia, viento y agua corriente en que se reproduce esta especie (Penna et al. 2005b, Penna & Hamilton-West 2007). Estos dos estudios constituyen la primera evidencia experimental reportada en la literatura acerca de la utilización de distintas estrategias de comunicación en presencia de ruido en condiciones naturales.

Una situación similar a la de *Eupsophus* ha sido reportada para anuros del sudeste de Asia, que responden a ruidos antropogénicos con aumento o disminución de la actividad vocal (Sun & Narins 2005).

Procesamiento auditivo de señales acústicas

Los anuros son los primeros vertebrados que desarrollan un sistema de detección de señales sonoras de transmisión aérea. Ellos carecen de oído externo de modo que el sonido llega directamente a la membrana timpánica, siendo transmitido a través de estructuras óseo-cartilaginosa hasta la ventana oval, llegando a estimular los receptores del oído interno.

Algunas especies de anuros, sin embargo, carecen de membrana timpánica y las estructuras del oído medio están parcial o totalmente ausentes. En estas especies, el sonido es transmitido desde la superficie del cuerpo por vías que no han sido totalmente esclarecidas (Mason 2007).

Los anuros son los únicos vertebrados que poseen dos receptores de sonido en el oído interno, que se alojan en la pared del sáculo (Figura 18.8). La papila anfibia es sensible a frecuencias bajas (inferiores a alrededor de 1000 Hz, dependiendo de la especie) y la papila basilar responde a frecuencias más altas. Ambas estructuras poseen un epitelio de células ciliadas que están en contacto con una membrana tectorial (Lewis & Narins 1999). La papila anfibia es de mayor tamaño y contiene una cavidad en la pared del sáculo. Las células ciliadas están inervadas por fibras nerviosas del VIII nervio craneano y responden con descargas de potenciales de acción (denominados “espigas”) que son proporcionales a la intensidad del estímulo, dentro de un rango de 20-60 dB. Cada fibra nerviosa está sintonizada a un rango de frecuencias, teniendo curvas de sensibilidad umbral con forma de “V”. La frecuencia a la que una neurona es más sensible es denominada “frecuencia característica” (Simmons et al. 2007).

La vía auditiva de los anuros sigue el plan general de vertebrados (Rose & Gooler 2007; Figura 18.9). Los cuerpos neuronales de las fibras nerviosas que inervan las papilas están en un área de la médula superior ipsilateral denominada núcleo medular dorsal. Las fibras que responden a frecuencias bajas están representadas en localización ventral, en tanto que las fibras que responden a frecuencias altas ocupan posiciones más dorsales. Este núcleo recibe también proyecciones descendentes de centros auditivos superiores (Feng & Lin 1996). El siguiente nivel en la vía, corresponde al núcleo olivar superior que recibe proyecciones del núcleo dorsal medular *ipsi* y contralateral. En esta estructura también hay una representación ordenada de frecuencias, con las bajas ubicadas dorsolateralmente y las altas en la zona ventromedial. La sintonización a frecuencias de estas neuronas es menos esquemática que las del núcleo medular dorsal, su sensibilidad a frecuencias no está centrada

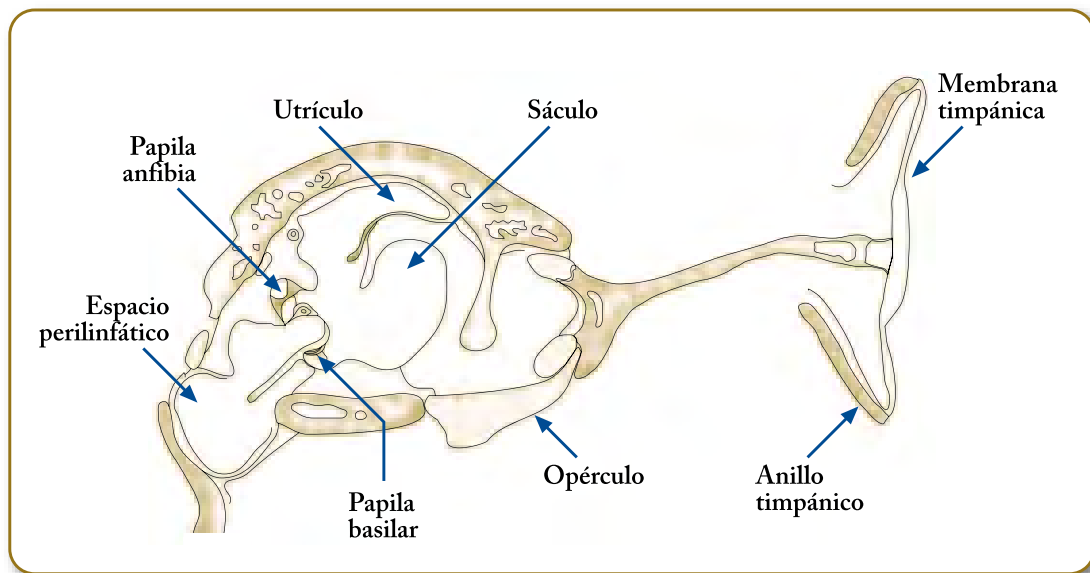


Figura 18.8. Representación esquemática del oído de anuros (modificado de Simmons et al. 2007).

simétricamente en una frecuencia y las curvas de sensibilidad son más complejas (Feng & Capranica 1978, Fuzessery & Feng 1983). El centro auditivo en el mesencefalo es el *torus semicircularis*, compuesto por tres núcleos auditivos: el núcleo principal, el núcleo laminar y el magnocelular (Wilczynski & Endepols 2007). La sensibilidad a frecuencias a este nivel es más compleja, existiendo alrededor de un 10 % de las neuronas que responden con igual sensibilidad a dos frecuencias distintas. A nivel del tálamo, el núcleo posterior recibe proyecciones del núcleo laminar del *torus semicircularis* y el núcleo central recibe principalmente proyecciones de los núcleos principal y magnocelular. A este nivel existe una importante proporción de neuronas (30 % aproximadamente), que responden sólo si son estimuladas por frecuencias bajas y altas simultáneamente (Fuzessery 1988).

Las descargas de potenciales de acción con que las neuronas responden a tonos puros difieren en los distintos niveles de la vía auditiva. A nivel de las fibras nerviosas del VIII par, las neuronas responden con descargas mantenidas durante toda la duración del estímulo. Sin embargo, a nivel del núcleo dorsal medular, aparecen neuronas que descargan con una o unas pocas espigas producidas, en general, al comienzo del estímulo (Rose & Gooler 2007).

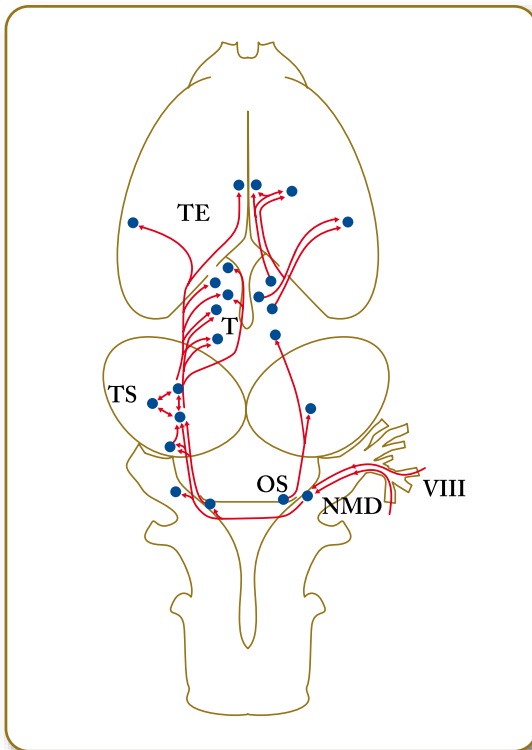


Figura 18.9. Representación esquemática de la vía auditiva de anuros (modificado de Wilczynski & Endepols 2007). Abreviaciones: VIII: octavo par craneano, NMD: núcleo medular dorsal, OS: oliva superior, TS: *torus semicircularis*, T: tálamo, TE: telencéfalo.

En el sistema auditivo central también existen neuronas que presentan selectividad a parámetros temporales de los estímulos. Algunas de estas neuronas son sensibles a la pendiente de ascenso del estímulo, descargando con más espigas. También en el sistema auditivo central hay neuronas que responden selectivamente a la duración de los estímulos, y a la frecuencia de pulsos del estímulo y en general, estas respuestas están en correspondencia con las características de las vocalizaciones que cada especie emite (Rose & Gooler 2007).

La selectividad y sensibilidad a frecuencias ha sido explorada en anuros del género *Bufo* presentes en Chile (Penna et al. 1990), encontrándose que no hay una clara correspondencia con los repertorios vocales de estos anuros, ya que si bien los audiogramas

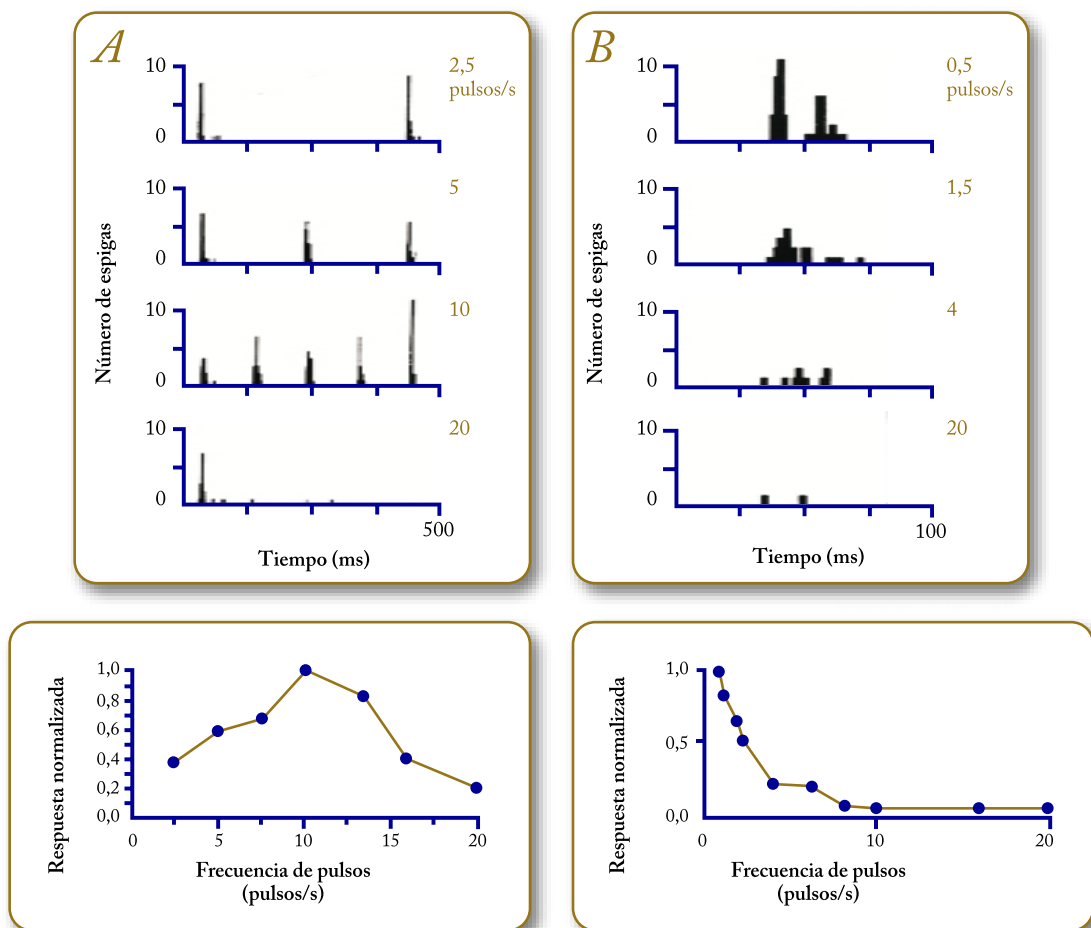


Figura 18.10. A- Respuesta de tipo pasa-banda a estímulos de distinta frecuencia de pulsos de una neurona del *torus semicircularis* de *Pleurodema thaul* (modificado de Penna et al. 1997b). B- Respuesta de tipo pasa-bajos a estímulos de distinta frecuencia de pulsos de una neurona del *torus semicircularis* de *Batrachyla antartandica* (modificado de Penna et al. 2001).

tienen zonas de sensibilidad que se corresponden con las características espectrales de las vocalizaciones, la sensibilidad auditiva de *B. arunco* (= *chilensis*) es mayor que la de *B. spinulosus*, y ambas especies sólo producen cantos de rechazo sexual. Sin embargo, los umbrales auditivos de *B. arunco* son similares a los de *B. arenarum*, especie de Argentina que además produce un canto de apareamiento, comunicándose a largas distancias (Penna et al. 1990). Otra especie que existe en Chile, en la que se ha explorado la sensibilidad auditiva es *Pleurodema thaul*. En este caso, se ha visto que los umbrales de audición están en estricta correspondencia con las mínimas intensidades de estímulos necesarias para evocar respuestas vocales en condiciones naturales (Penna et al. 2008).

En dos especies nativas de Chile se han explorado las respuestas de neuronas del *torus semicircularis* a parámetros temporales de sonido. En *Pleurodema thaul* se encontró que alrededor de un 20% de las neuronas respondían preferentemente a una tasa de alrededor de 10 pulsos/s, que corresponde a la frecuencia de pulsos del canto natural de esta especie (Penna et al. 1997b; Figura 18.10A). Esta correspondencia ha sido considerada la mejor encontrada entre señales y respuestas neuronales en el sistema auditivo de anuros



Eupsophus calcaratus, foto Andrés Charrier.

(Gerhardt & Huber 2002). En un estudio en las respuestas neuronales a parámetros temporales en *Batrachyla antartandica* (Penna et al. 2001; Figura 18.10B) se encontró que más de la mitad de las neuronas registradas en el *torus semicircularis* responden principalmente a estímulos con baja tasa de pulsos, como las que corresponden al canto de esta especie.

Recientemente se ha mostrado una correspondencia entre registros neuronales en el mesencéfalo de *Eupsophus calcaratus* y las respuestas vocales de esta especie en presencia de ruido (Penna et al. en revisión). En el *torus semicircularis* de esta especie existe una considerable proporción de neuronas (40%) que incrementan o mantienen constante sus descargas en respuesta a tonos, en presencia de ruido de amplio espectro de intensidades crecientes. Estas neuronas constituyen un sustrato neural congruente con el incremento de la actividad vocal en presencia de ruido en esta especie. Esta persistencia de la respuesta neural contrasta, por ejemplo, con la disminución de descargas a tonos que ocurre en la gran mayoría de las neuronas del colículo inferior de mamíferos en condiciones similares de estimulación en presencia de ruido de intensidad creciente (Rees & Palmer 1988).



Batrachyla antartandica, foto Andrés Charrier.

Conclusiones y proyecciones

Los estudios de comunicación acústica en anuros han acogido a investigadores de formación muy diversa, con intereses que van desde la ecología a la neurofisiología. En Chile se han descrito las vocalizaciones de la gran mayoría de las especies autóctonas y posteriormente se han realizado detallados estudios de campo acerca del comportamiento de algunas de estas especies y estudios electrofisiológicos, explorando las capacidades auditivas para el procesamiento de señales de estos vertebrados. Un creciente grupo de estudiantes se ha ido incorporando a estas actividades y recientemente se han completado y propuesto diversas tesis de postgrado en este ámbito.

Un aspecto de particular interés que merece ser desarrollado, es la utilización de las señales acústicas en la filogenia de este grupo de vertebrados. Un trabajo pionero en este respecto ha sido realizado en especies del género *Bufo* (Méndez 2000), y esperamos que estas herramientas de análisis puedan ser aplicadas también a otros grupos de anuros autóctonos.

Por último, la información obtenida en estos estudios de aproximación naturalista, constituye una importante base para la elaboración de programas de conservación biológica y protección de ambientes naturales. Este aporte es especialmente relevante, dado el alto grado de intervención de nuestros ecosistemas y la disminución e incluso extinción de muchas especies de anuros que está teniendo lugar a nivel mundial.

Agradecimientos

El trabajo reciente de campo de Mario Penna ha sido financiado por el Proyecto FONDECYT 1040830. Los autores agradecen a dos revisores anónimos que aportaron interesantes sugerencias a este trabajo.

Literatura citada

- Arak A (1983a) Vocal Interactions, call matching and territoriality in a Sri Lankan treefrog, *Philautus leucorhinus* (Rhacophoridae). *Animal Behaviour* 31: 292-302.
- Arak A (1983b) Male - male competition and mate choice in anuran amphibians. En: Bateson P (ed), *Mate choice*: 181-209. Cambridge University Press. New Cork, USA.
- Barrio A (1967a) *Batrachyla antartandica* n. sp. (Anura, Leptodactylidae). Descripción y estudio comparativo con la especie genotípica, *B. leptopus* Bell. *Physis (Argentina)* 27: 101-109.
- Barrio A (1967b) Observaciones etoecológicas sobre *Hylorina sylvatica* Bell (Anura, Leptodactylidae). *Physis (Argentina)* 27: 153-157.

- Basso N & G Basso (1987) Análisis acústico del canto nupcial de *Hyla pulchella pulchella* Dumeril & Bibron, 1841 (Anura: Hylidae). Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile) 18: 109-114.
- Bevier CR (1997) Breeding activity and chorus tenure of two Neotropical hylid frogs. Herpetologica 53: 297-311.
- Bogert CM (1958) Sounds of North American frogs: The biological significance of voice in frogs (phonograph recording and commentary). Folkways Records and Service Corporation Science Series, New York, CD.
- Bogert CM (1960) The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. En: Lanyon WE & WN Tavalga (eds), Animals sounds and communication: 137-320. American Institute of Biological Science, Washington, USA.
- Bosch J & I de La Riva (2004) Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. Canadian Journal of Zoology 82: 880-888.
- Brenowitz EA (1982) Long-range communication of species identity by song in the red-winged blackbird. Behavioral Ecology & Sociobiology 10: 29-38.
- Brenowitz EA (1986) Environmental influences on acoustic and electric animal communication. Brain Behavior & Evolution 28: 32-42.
- Brenowitz E (1989) Neighbor call amplitude influences aggressive behaviour and intermale spacing in choruses of the Pacific Treefrog (*Hyla regilla*). Ethology 83: 69-79.
- Busse K (1971) Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con observaciones sobre su ecología y comportamiento (Amphibia, Leptodactylidae). Investigaciones Zoológicas Chilenas 15: 5-63.
- Capranica RR (1965) The evoked vocal response of the Bullfrog: A study of communication by sound. MIT Research Monograph 33. Cambridge, USA. 115 pp.
- Capranica RR (1978) Auditory processing in anurans. Federation Proceedings 37: 2324-2328.
- Christensen-Dalsgaard J, T Ludwig & PM Narins (2002) Call diversity in an Old World treefrog: Level dependence and latency of acoustic responses. Bioacoustics 13: 21-35.
- Darwin C (1871) The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London, United Kingdom. 475 pp.
- Díaz-Páez H (2003) Dinámica espacio temporal de una comunidad de anfibios en el centro-sur de Chile. Relevancia en las interacciones sociales de *Pleurodema thaul*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 266 pp.
- Duellman W & R Pyles (1983) Acoustic resource partitioning in anuran communities. Copeia 1983: 639-649.
- Emlen ST & LW Oring (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.
- Feng AS & RR Capranica (1978) Sound localization in anurans II. Binaural interaction in superior olivary nucleus of the green treefrog (*Hyla cinerea*). Journal of Neurophysiology 41: 43-54.
- Feng AS & WY Lin (1996) Neuronal architecture of the dorsal nucleus (cochlear nucleus) of the frog (*Rana pipiens pipiens*). Journal of Comparative Neurology 366: 320-334.
- Feng AS, PM Narins & C-H Xu (2002) Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*. Naturwissenschaften 89: 352-356.

- Formas R (1985) The voices and relationships of the Chilean frogs *Eupsophus migueli* and *E. calcaratus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 98: 411-415.
- Frishkopf LS, RR Capranica & MHJr Goldstein (1968) Neural coding in the bullfrog's auditory system- a teleological approach. Proceedings of the Institute of Electrical & Electronics Engineers 56: 969-980.
- Fuzessery ZM (1988) Frequency tuning in the anuran central auditory system. En: Frittsch B, MJ Ryan, W Wilczynski, TE Hetherington & W Walkowiak (eds), The evolution of the amphibian auditory system: 511-536. John Wiley, New York, USA.
- Fuzessery ZM. & AS Feng (1983) Frequency selectivity in the anuran medulla: Excitatory and inhibitory tuning properties of single neurons in the dorsal medullary and superior olivary nuclei. Journal of Comparative Physiology A 150: 107-119.
- Gerhardt HC (1982) Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): Implications for mate choice. American Zoologist 22: 581-595.
- Gerhardt HC (1988) Acoustic properties used in call recognition by frogs and toads. En: Frittsch B, MJ Ryan, W Wilczynski, TE Hetherington & W Walkowiak (eds), The evolution of the amphibian auditory system: 455-483. John Wiley, New York.
- Gerhardt HC & F Huber (2002) Acoustic communication in insects and anurans. The University of Chicago Press, Chicago and London. 531 pp.
- Gerhardt HC, B Diekamp & M Ptacek (1989) Inter-spacing in choruses of the spring peeper, *Pseudacris (Hyla) crucifer*. Animal Behaviour 38: 1012-1024.
- Haddad C & A Cardoso (1992) Elección del macho por la hembra de *Hyla minuta* (Amphibia: Anura). Acta Zoologica Lilloana 41: 81-91.
- Hödl W (1977) Call differences and calling site segregation in anuran species from central Amazonian floating meadows. Oecologia 28:351-363.
- Hödl W & A Amézquita (2001) Visual signaling in anuran amphibians. En: Ryan MJ (ed), Anuran communication: 121-141. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kagarise-Sherman C (1980) A comparison of the natural history and mating systems of two anurans: Yosemite toads (*Bufo canorus*) and Black toads (*Bufo exsul*). Tesis Doctoral, University of Michigan, 220 pp.
- Klump GM & HC Gerhardt (1992) Mechanisms and function of call timing in male-male interactions in frogs. En: McGregor PK (ed), Playback and studies of animal communication: 153-174. Plenum Press, New York, USA.
- Kusano T, K Maruyana & S Kanenko (1999) Breeding site fidelity in the Japanese toad, *Bufo japonicus formosus*. Herpetological Journal 9: 9-13.
- Leroy Y (1977) L' univers sonore animal. Rôles et évolution de la communication acoustique. Gaulhier – Villars, Paris, France. 350 pp.
- Littlejohn MJ & TC Michaud (1959) Mating call discrimination by female of Strecker's chorus frog (*Pseudacris streckeri*). Texas Journal of Science 11: 86-92.
- Lewis ER & PM Narins (1999) The acoustic periphery of amphibians: Anatomy and physiology. En: Fay RR & AN Popper (eds), Comparative hearing: Fish and amphibians: 101-1154. Springer, New York, USA.

- Martof BS & EF Thompson (1958) Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrata*. Behaviour 13: 243-258.
- Mac Vey M, RG Zahary, D Perry & J Mac Dougal (1981) Territoriality and homing behavior in the Poison Dart Frog (*Dendrobates pumilio*). Copeia 1981: 1-8.
- Mason MJ (2007) Pathways for sound transmission to the inner ear in amphibians. En: Narins PM, AS Feng, RR Fay & AN Popper (eds), Hearing and sound communication in amphibians: 147-183. Springer, New York, USA.
- Méndez MA (2000) Evolución del canto de liberación en las especies chilenas del grupo spinulosus (Amphibia: Bufonidae). Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 125 pp.
- Morton ES (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. American Naturalist 109: 17-34.
- Murphy C (1992) The mating system of the barking treefrog (*Hyla gratiosa*). Tesis Doctoral, Cornell University, USA. 300 pp.
- Narins PM & RD Zelick (1988) The effects of noise on auditory processing and behavior in amphibians. En: Fritzsche B, MJ Ryan, W Wilczynski, TE Hetherington & W Walkowiak (eds), The evolution of the amphibian auditory system: 511-536. John Wiley, New York, USA.
- Narins PM, W Hödl & DS Grabul (2003) Bimodal signal requisite for agonistic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. Proceedings of the National Academy of Science, USA 100: 577-580.
- Oldham RS & HC Gerhardt (1975) Behavioral isolation mechanisms of the treefrogs *Hyla cinerea* and *H. gratiosa*. Copeia 1975: 223-231.
- Penna M (1997) Selectivity of evoked vocal responses in the time domain by frogs *Batrachyla* (Leptodactylidae). Journal of Herpetology 31: 30-45.
- Penna M (2004) Amplification and spectral changes of vocalizations inside burrows of the frog *Eupsophus calcaratus* (Leptodactylidae). Journal of the Acoustical Society of America 116: 1254-1260.
- Penna M (2005). Disco compacto: Voces de anfibios de Chile. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Penna M & A Veloso (1981) Acoustical signals related to reproduction in the spinulosus species of *Bufo* (Amphibia-Bufonidae). Canadian Journal of Zoology 59: 54-60.
- Penna M & A Veloso (1982) The warning vibration of *Pleurodema thaul* (Amphibia-Leptodactylidae). Journal of Herpetology 16: 408-410.
- Penna M, S Contreras & A Veloso (1983) Acoustical repertoires and morphological differences in the ear of two *Alsodes* species. Canadian Journal of Zoology 61: 2369-2376.
- Penna M & A Veloso (1987) Vocalizations by Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Leptodactylidae). Herpetologica 43: 208-216.
- Penna M & A Veloso (1990). Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. Journal of Herpetology 24: 23-33.
- Penna M, C Palazzi, P Paolinelli & R Solís (1990) Midbrain auditory sensitivity in toads of the genus *Bufo* (Amphibia - Bufonidae) with different vocal repertoires. Journal of Comparative Physiology A 167: 673-681.
- Penna M & R Solís (1996) Influence of burrow acoustics on sound reception by frogs *Eupsophus* (Leptodactylidae). Animal Behaviour 51: 255-263.

- Penna M, AS Feng & PM Narins (1997a) Temporal selectivity of evoked vocal responses of *Batrachyla antartandica* (Amphibia, Leptodactylidae). *Animal Behaviour* 54: 833-848.
- Penna M, WY Lin & AS Feng (1997b) Temporal selectivity for complex signals by single neurons in the torus semicircularis of *Pleurodema thaul* (Amphibia-Leptodactylidae). *Journal of Comparative Physiology A* 180: 313-328.
- Penna M & R S Solís (1998) Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 42: 371-381.
- Penna M & R S Solís (1999) Extent and variation of enhancement of sound reception inside burrows of the frog *Eupsophus emiliopugini* (Leptodactylidae). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 47: 94-103.
- Penna M, WY Lin & AS Feng (2001) Temporal selectivity by single neurons in the torus semicircularis of *Batrachyla antartandica* (Amphibia-Leptodactylidae). *Journal of Comparative Physiology A* 187: 901-912.
- Penna M, PM Narins & AS Feng (2005a) Thresholds for evoked vocal responses of *Eupsophus emiliopugini* (Amphibia, Leptodactylidae). *Herpetologica* 61: 1-8.
- Penna M, H Pottstock & N Velásquez (2005b) Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest. *Animal Behaviour* 70: 639-651.
- Penna M, R Márquez, J Bosch & EG Crespo (2006) Propagation of tonal advertisement calls of midwife toads in Iberian habitats. *Journal of the Acoustical Society of America* 119: 1227-1237.
- Penna M & C Hamilton-West (2007) Susceptibility of evoked vocal responses to noise exposure in a frog of the temperate austral forest. *Animal Behaviour* 74: 45-56.
- Penna M & R Márquez (2007) Amplification and spectral modifications of incoming vocalizations inside burrows of the frog *Eupsophus roseus* (Leptodactylidae). *Bioacoustics*. 16: 245-259.
- Penna M, N Velásquez & R S Solís (2008) Correspondence between evoked vocal responses and auditory thresholds in *Pleurodema thaul* (Amphibia: Leptodactylidae). *Journal of Comparative Physiology A*. 194: 361-371.
- Penna M, N Velásquez & H Pottstock (en revisión) Responses of anuran midbrain auditory neurons in noise: Correlates of vocal behavior. *Journal of Comparative Physiology A*.
- Ramer J, T Jenssen & C Hurst (1983) Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. *Copeia* 1983: 141-155.
- Rand AS (2001) A History of frog call studies 405 BC to 1980. En: Ryan MJ (ed), *Anuran communication*: 8-19. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- Rees A & AR Palmer (1988) Rate-intensity functions and their modification by broadband noise for neurons in the guinea pig inferior colliculus. *Journal of the Acoustical Society of America* 83: 1488-1498.
- Robertson JGM (1984) Acoustic spacing by breeding males of *Uperoleia rugosa* (Anura: Leptodactylidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 64: 283-297.
- Robertson JGM (1986) Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour* 34: 773-784.

- Rose GJ & DM Gooler (2007) Function of the amphibian central auditory system. . En: Narins PM, AS Feng, RR Fay & AN Popper (eds), Hearing and sound communication in amphibians: 250-290. Springer, New York, USA.
- Ryan MJ (1983) Frequency modulated calls and species recognition in a tropical frog. *Journal of Comparative Physiology A* 150: 217-221.
- Ryan MJ, RB Cocroft & W Wilczynski (1990) The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution* 44: 1869-1872.
- Ryan MJ & EA Brenowitz (1985) The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird songs. *American Naturalist* 126: 87-100.
- Salthe SN & JS Mecham (1974) Reproduction and courtship patterns. En: Lofts B (ed), *Physiology of the amphibia*, Volume 2 B: 209-251. Academic Press, New York, USA.
- Simmons DD, SWF Meenderink & PN Vassilakis (2007) Anatomy, physiology and function of auditory end-organs in the frog inner ear. En: Narins PM, AS Feng, RR Fay & AN Popper (eds), *Hearing and sound communication in amphibians*: 184-220. Springer, New York, USA.
- Sinsch U (1991) The orientation behaviour of amphibians. *Herpetological Journal* 1: 541-544.
- Slabbekoorn H & TB Smith (2002) Habitat-dependent song divergence in the little greenbul: An analysis of environmental selection pressures on acoustic signals. *Evolution* 56: 1849-1858.
- Solís R (1994) Factores moduladores de las interacciones sociales acústicas de *Pleurodema thaul*. Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 76 pp.
- Solís R & M Penna (1997) Testosterone levels and evoked vocal responses in a natural population of the frog *Batrachyla taeniata*. *Hormones & Behavior* 31: 101-109.
- Sullivan B (1982) Sexual selection in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). I. Chorus organization. *Animal Behaviour* 30: 680-686.
- Sullivan B & WE Wagner (1988) Variation in advertisement and release calls, and social influences on calling behavior in the Gulf Coast toad (*Bufo valliceps*). *Copeia* 1988: 1014-1020.
- Sun JWC & PM Narins (2005) Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. *Biological Conservation* 121: 419-427.
- Veloso A (1977) Aggressive behavior and the generic relationships of *Caudiverbera caudiverbera* (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 33: 434-442.
- Wagner WE (1989a) Fighting, assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 25: 429-436.
- Wagner WE (1989b) Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: a vocal responses to opponent proximity and size. *Animal Behaviour* 38: 1025-1038.
- Wagner WE (1992) Deceptive or honest signaling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour* 44: 449-462.
- Wagner WE & BK Sullivan (1995) Sexual selection in the gulf coast toad, *Bufo valliceps*: Female choice based on variable characters. *Animal Behaviour* 49: 305-319.
- Waser, PM & CH Brown (1986) Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology* 10: 135-154.

- Wells KD (1977) The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693.
- Wells KD (1978) Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): Vocalizations and aggressive behaviour. *Animal Behaviour* 26: 1051-1063.
- Wells KD (1988) The effect of social interactions on anuran vocal behavior. En: Frittsch B, MJ Ryan, W Wilczynski, TE Hetherington & W Walkowiak (eds), *The evolution of the amphibian auditory system*: 403-454. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Wells KD & JJ Schwartz (2007) The behavioral ecology of anuran communication. En: Narins PM, AS Feng, RR Fay & AN Popper (eds), *Hearing and sound communication in amphibians*: 44-86. Springer, New York, USA.
- Wilbur HM, DI Rubenstein & L Fairchild (1978) Sexual selection in toads: The roles of female choice and male body size. *Evolution* 32: 264-270.
- Wilczynski W & E Brenowitz 1988. Acoustic cues mediate inter-male spacing in a neotropical frog. *Animal Behaviour* 36: 1054-1063.
- Wilczynski W & H Endepols (2007) Central auditory pathways in anuran amphibians: The anatomical basis of hearing and sound communication. En: Narins PM, AS Feng, RR Fay & AN Popper (eds), *Hearing and sound communication in amphibians*: 147-183. Springer, New York, USA.
- Zimmerman BL (1983) A comparison of structural features of calls in open and forest habitat frog species in the Central Amazon. *Herpetologica* 39: 235-246.



Sistemas de comunicación en reptiles



Liolaemus tenuis, foto Felipe Rabanal.

Antonieta Labra

Comunicación es el fenómeno subyacente a cualquier interacción entre individuos, y este capítulo analiza algunas de las particularidades de la comunicación en reptiles. El capítulo ha sido dividido en cuatro secciones. En la primera de ellas, se entregan las bases teóricas del fenómeno de comunicación, junto con antecedentes básicos de las características de los sistemas de comunicación más representados en reptiles. En la segunda y tercera sección, se analizan los estudios en especies presentes en Chile, considerando la comunicación intraespecífica e interespecífica, respectivamente. El capítulo cierra con un breve análisis de los estudios conductuales en *Liolaemus* que evidencian la riqueza comportamental en el género. Cabe hacer notar que algunos de los estudios mencionados han sido realizados en Argentina, los cuales fueron incorporados a fin de enriquecer las conclusiones, considerando la alta sobreposición de fauna que tienen estos países.

Es notable que a pesar de la gran diversidad de reptiles existentes en Chile, particularmente de lagartos, exista una significativa carencia de estudios en el ámbito de la comunicación y de la conducta en general. Más aún, los estudios están sesgados hacia la comunicación química de lagartos *Liolaemus*, seguidos por los estudios de comunicación visual en el mismo género. Por otra parte, aún cuando en Chile existen especies que usan comunicación acústica, el conocimiento al respecto es prácticamente inexistente, basado principalmente en reportes anecdóticos de vocalizaciones. Se espera que esta revisión constituya un incentivo para el inicio de nuevas líneas de investigación en el ámbito de la conducta en especies de reptiles posibles de encontrar en Chile.

ÍNDICE DEL CAPÍTULO

Aspectos generales de la comunicación biológica	549
Comunicación en reptiles	550
Canal químico	550
Canal visual	553
Canal acústico	553
Comunicación intraespecífica en reptiles presentes en Chile	554
Canal químico	554
Canal visual	561
Canal acústico	563
Comunicación interespecífica en reptiles presentes en Chile	563
Canal químico	563
Canal visual	567
Canal acústico	568
Consecuencias de la comunicación y despliegues en <i>Liolaemus</i>	569
Agradecimientos	570
Literatura citada	571



ANTONIETA LABRA

Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES),
Department of Biology, University of Oslo.
Oslo, Noruega.

Aspectos generales de la comunicación biológica

La comunicación está implícita en cualquier interacción entre individuos, incluido la selección de pareja o reconocimiento de parientes. Etimológicamente, comunicación deriva del latín *comunicare*, pudiendo ser traducida como “compartir algo con otro”. Aún cuando una definición más precisa dependerá de la corriente de pensamiento involucrada (i.e., sociología, ecología sensorial, ecología conductual, psicología), en términos generales comunicación puede ser definida como: el fenómeno a través del cual un individuo entrega información o mensaje, por medio de señales a otro individuo, el cual responde a tales señales (Hauser 2000). Esto implica que debe haber a lo menos dos actores cuyos roles puedan intercambiarse en la siguiente interacción: *emisor* (el que envía un mensaje) y *receptor* (el que recibe el mensaje). El emisor debe tener intenciones de comunicar y el receptor debe ser capaz de decodificar el contenido del mensaje, siendo esta intencionalidad, una característica importante de la comunicación (Maynard-Smith & Harper 2003). El mecanismo empleado para transmitir la información es la *señal* o *conjunto de señales*, las cuales pueden ser un conjunto de ideas, sentimientos o acontecimientos (Searcy & Nowicki 2005). Las señales comprenden una diversidad de posturas, movimientos,



Postura agresiva de *Liolaemus pictus*, foto Rafael Márquez

sonidos, vibraciones y secreciones químicas, entre otras. Para que estas señales sean efectivas y cumplan con la función de transmitir la información, tanto emisor como receptor deben compartir el mismo “lenguaje”, de lo contrario el receptor no “entenderá” la información enviada por el emisor, por lo que es fundamental usar el mismo *canal comunicativo* o *sensorial*. Se incluye aquí la naturaleza de las señales utilizadas (e.g., químicas, visuales, acústicas, táctiles, sísmicas, eléctricas), el o los órganos involucrados en la producción de la señal, y el o los órganos de los sentidos o receptores, encargados de recibir y de decodificar las señales, así como de enviar dicha información a los centros nerviosos superiores (Maynard-Smith & Harper 2003, Searcy & Nowicki 2005). Cuál o cuales de las distintas modalidades sensoriales es o son usadas por los distintos taxa, depende de factores tanto ecológicos como filogenéticos (Foster & Endler 1999). Sin embargo, existe una relación entre las características ambientales y la predominancia de alguna modalidad sensorial, lo cual puede ser entendido al considerar las características intrínsecas de los distintos tipos de señales (Tabla 19.1).

TABLA 19.1

Algunas características de los principales canales sensoriales de comunicación (Goodenough et al. 1993, Drickamer et al. 1996).

Característica	Visual	Auditivo	Químico	Táctil
Distancia efectiva	Media	Larga	Larga	Corta
Localización	Alta	Medio	Variable	Alta
Habilidad para sortear obstáculos	Pobre	Buena	Buena	Pobre
Rapidez de intercambio	Rápida	Rápida	Lenta	Rápida
Complejidad	Alta	Alta	Baja	Media
Durabilidad	Variable	Baja	Alta	Baja
Costos de envío de la señal	Media	Alta	Baja	Baja
Uso nocturno	No	Si	Si	Si
Energía	Media	Alta	Baja	Baja

Comunicación en reptiles

El creciente interés por comprender la comunicación biológica en los distintos taxa, ha favorecido el actual entendimiento de la comunicación en reptiles. Hoy se sabe que este taxón depende para su comunicación principalmente de señales visuales y químicas y en menor grado, de las señales acústicas (Pough et al. 1998), siendo estos tres tipos de señales las que serán analizadas en esta sección.

Canal químico

Los reptiles son altamente dependientes de las señales químicas (Mason 1992), existiendo tres quimiorreceptores fundamentales (Simon 1983, Font 1996): 1- botones gustativos, asociados a la recepción del gusto, 2- sistema olfativo principal, encargado de la olfacción, y 3- órgano vomeronasal (OVN) u órgano de Jacobson, encargado de la

vomerolfacción. Aparte de estos tres receptores, el nervio trigémino y el órgano septal de Macera son quimiorreceptores descritos para reptiles y otros taxa (Font 1996), los cuales sin embargo, no serán tratados aquí, debido a que han sido poco estudiados en reptiles.

1- Los botones gustativos (Schwenk 1985) han sido descritos en todos los órdenes de reptiles y se localizan en la lengua y/o en la mucosa del paladar, y en algunos casos como en cocodrilos, están en las paredes de la laringe (Schwenk 1985, Weldon & Ferguson 1993, Berkhoudt et al. 2001). En otros casos sin embargo, los botones gustativos están completamente ausentes, como en Varanidos (Young 1997). La funcionalidad de estos receptores es poco clara, ya que los escasos estudios que abordan la problemática, no son concluyentes, como por ejemplo aquellos en los que se ha intentado determinar si la gustación estaría involucrada en la selección de presas, en lagartos como *Gallotia caesaris* (Cooper & Perez-Mellado 2001) y *Anolis carolinensis* (Stanger-Hall et al. 2001).

2- Epitelio olfativo o sistema olfativo principal (Halpern 1992). Se encuentra presente en todos los órdenes de reptiles (Parsons 1970). Este se aloja en la cavidad nasal y sus terminaciones nerviosas llegan al bulbo olfativo principal. Dado que la cavidad nasal está abierta directamente al exterior, el epitelio olfativo es constantemente activado por moléculas volátiles o de bajo peso molecular (livianas), lo cual ha llevado a plantear que el canal olfativo está especializado en la captación y recepción de información contenida en moléculas volátiles (Halpern 1992).

3- El órgano vomeronasal (OVN) o sistema olfativo secundario (Halpern & Martínez-Marcos 2003), presenta una alta variación en cuanto a su morfología y presencia en los distintos taxa de reptiles (Parsons 1970, Font 1996). En cocodrilos por ejemplo, solo se han detectado rudimentos del OVN en estadios embrionarios tempranos, estando completamente ausente en los adultos (Parsons 1970). En tortugas, el OVN es una estructura tubular (Parsons 1970), situada ventralmente a la cavidad nasal y separado de ésta por un cartilago (Murphy et al. 2001). El mayor



Liolaemus lemniscatus, foto Mariana Acuña Retamar.

desarrollo del OVN se encuentra en Squamata (Parsons 1970, Font 1996). Este órgano par se aloja en el paladar, a ambos lados del septo nasal, aún cuando no tiene conexiones con la cavidad nasal (Figura 19.1). El epitelio sensorial del OVN inerva el bulbo olfativo accesorio o secundario, el cual a pesar de estar adyacente al bulbo olfativo principal, no tiene conexión nerviosa con éste. Sin embargo, algunas terminaciones nerviosas de ambos bulbos pueden converger en centros nerviosos superiores, tales como el núcleo esférico (Lohman & Smeets 1993).

El OVN en Squamata se encuentra comunicado con la cavidad bucal, a través de dos pequeñas aperturas y las moléculas que activan el OVN son recogidas y trasladadas a éste por la lengua, las cuales en general, son de alto peso molecular o no volátiles. La tasa de *lamidos* o *tongue flicks* (i.e., protusiones y retracciones rápidas de la lengua, ver Figura 19.2), es comúnmente utilizada como una medida de la exploración química (Mason 1992, Font 1996). Esto, a pesar del debate que se generó al proponer que la lengua, dado que posee botones gustativos, estaría “degustando” el ambiente (Halpern 1992). Estudios como el realizado en *Dipsosaurus dorsalis* sin embargo, han demostraron la preponderancia de la lengua como medio de transporte de moléculas al OVN antes que de un órgano degustador (Cooper & Alberts 1991).

La diferencia funcional entre ambos sistemas olfativos estaría dada fundamentalmente por el tipo de moléculas que activan cada uno de ellos. El sistema olfativo principal es activado por *alelomonas* (secreciones químicas producidas por individuos heteroespecíficos como las presas), mientras que el sistema olfativo secundario es activado por *feromonas* (secreciones químicas producidas por conoespecíficos). Sin embargo, esta categorización funcional solo aplica a especies no Squamata, pues en éste taxón el OVN interviene tanto en el procesamiento de feromonas como de alelomonas (Mason 1992, Halpern

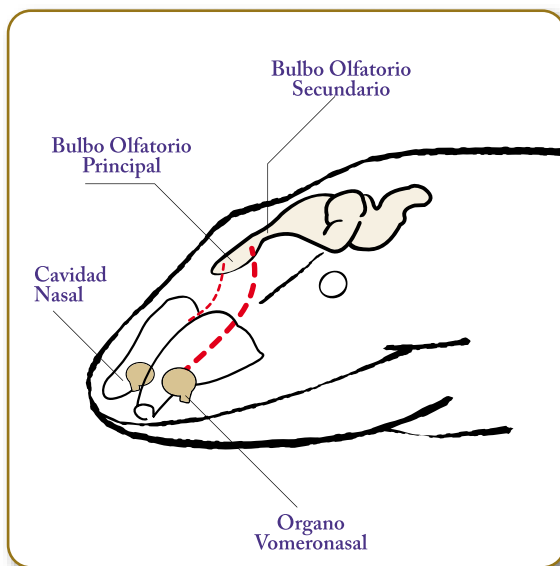


Figura 19.1. Representación esquemática de la relación espacial de la cavidad nasal y el órgano vomeronasal. Se muestra además la conexión entre estos dos receptores y los bulbos olfativos, principales y secundarios, respectivamente

& Martínez-Marcos 2003). Además en Squamata, las funciones de ambos sistemas olfativos se sobrepone (Zuri & Halpern 2003) o tienen una co-funcionalidad, donde el olfato sería el primer sistema activado por señales químicas, y dependiendo de la relevancia de tales señales, se activaría el sistema OVN y la búsqueda de moléculas por medio de la lengua (Cowles & Phelan 1958).

Canal visual

Un extenso estudio comparado de la morfología del ojo en los distintos taxa de reptiles se encuentra en Underwood (1970), complementado por la reciente revisión de Ott (2006), sobre los mecanismos musculares y fisiológicos de la respuesta ocular a los estímulos visuales. Claramente, la gran mayoría de los reptiles usa señales visuales en su comunicación, aún cuando existe una variación significativa entre los distintos taxa, desde la ausencia de despliegues visuales en especies fosoriales como anfisbenidos (e.g., culebrilla ciega), a un rico repertorio de despliegues en lagartos (e.g., Ord & Martins 2006), particularmente en aquellos géneros del clado Iguania como *Anolis* (Jenssen 1978) y *Sceloporus* (Carpenter 1978b). Probablemente, el despliegue más estudiado en lagartos es el *cabeceo* o *headbob*, i.e., conspicuos y complejos movimientos verticales de la cabeza, que pueden ir acompañados de flexiones de las patas delanteras (Carpenter & Ferguson 1977, Carpenter 1978a). Estos cabeceos pueden entregar información precisa del emisor. De hecho, su tasa, estructura y duración difiere entre sexos (Jenssen et al. 2000), clases de edad (Lovern & Jenssen 2003), individuos (Crews 1975), y contexto social (DeCourcy & Jenssen 1994, Jenssen et al. 2000, Orrell & Jenssen 2003). Es interesante destacar que la complejidad de la información entregada por estos despliegues puede ser modulada por el uso de modificadores (*sensu* Jenssen & Hover 1975), tales como extensiones gulares, movimientos de cola y patas, compresiones del tronco del cuerpo, o cambios de coloración (e.g., Ord et al. 2002, Martins et al. 2004).

Canal acústico

El estudio comparado de la anatomía del oído de reptiles de Baird (1970), deja de manifiesto que los distintos taxa de reptiles usarían en algún grado las señales acústicas para comunicarse, e.g., tortugas (Sacchi et al. 2004), cocodrilos (Thorbjarnarson & Hernández 1993), y tuatara (Wojtusia & Majlert 1973, Gans & Wever 1976). Más aún, las culebras son capaces de detectar vibraciones transmitidas a través de aire o del sustrato, por medio tanto de la superficie corporal (audición somática) como a través del oído. Interesantemente, este grupo de reptiles es capaz de producir sonidos de diversas formas, tales como la abrasión de escamas y vibraciones de la cola. A pesar de esto, las evidencias de comunicación acústica en este grupo son prácticamente inexistentes (revisión en Young 2003). Por otra parte, Manley (2002) analizó la evolución de la estructura y función del oído en lagartos.

Estos resultados sin embargo, contrastan con la carencia de información respecto al uso de señales acústicas en este taxón, existiendo solo unos pocos registros y análisis de vocalizaciones, lo que determina que el significado funcional de las señales acústicas en este grupo, sea poco claro. La gran excepción la constituyen los estudios realizados en la familia Gekkonidae, cuyos miembros, aparte de tener un órgano auditorio altamente sensible y selectivo en comparación a otros lagartos (Manley 2002, Gehr & Werner, 2005), presentan el mayor grado de desarrollo de la comunicación acústica (Tang et al. 2001, Regalado 2003).

Comunicación intraespecífica en reptiles presentes en Chile

Diferentes autores consideran que comunicación sólo ocurre a nivel intraespecífico: emisor y receptor deben pertenecer a la misma especie (e.g., Hauser 2000). Dentro de este contexto, esta segunda parte analiza solo casos de comunicación intraespecífica en especies de reptiles presentes en Chile.

Canal químico

Bajo distintas circunstancias, diferentes especies de *Liolaemus* realizan lamidos (Figura 19.2). Esta observación fue el primer indicador de que en éste género, las señales químicas podrían jugar un rol importante en los aspectos sociales de las distintas especies.



Figura 19.2. *Liolaemus ater* realizando un lamido al aire. Foto Luis Ebensperger.

El reconocimiento de conespecíficos tiene un rol central en la conducta social de los animales (Manning & Dawkins 1998), el cual está estrechamente relacionado con la capacidad de *auto-reconocimiento*. En este último caso, emisor y receptor son el mismo individuo, el cual es capaz de discriminar sus propias señales de las producidas por un conespecífico (por lo general del mismo sexo). La gran mayoría de los Squamata usa señales químicas en el reconocimiento social (Mason 1992) y los estudios han demostraron que *Liolaemus* no es la excepción. A la fecha se sabe que los adultos de *L. bellii*, *L. constanzae*, *L. eleodori*, *L. jamesi*, *L. lemniscatus* y *L. tenuis* presentan auto-reconocimiento (Labra et al. 2001b, 2002, 2003, Labra 2008), evidenciado por una menor tasa de lamidos (i.e., exploración química) cuando los individuos son confrontados con sus propias secreciones, que con las de conespecíficos (de su mismo sexo), o con una situación control (Figura 19.3). Esta capacidad de auto-reconocimiento mediado por señales químicas y por ende de reconocimiento social, sería un fenómeno ampliamente distribuido en *Liolaemus*, dado que las especies estudiadas pertenecen a distintos clados filogenéticos, y habitan en distintas condiciones ambientales.

Diversos factores modulan el reconocimiento químico en *Liolaemus*, como por ejemplo, la estacionalidad. En *L. tenuis*, tanto machos como hembras exploran significativamente más las feromonas de hembras, pero sólo en época reproductiva (Figura 19.4A; Labra & Niemeyer 1999). Respuestas similares han sido encontradas en *L. bellii* (Labra et al. 2001a). Sin embargo, no en todas las especies el auto-reconocimiento estaría afectado por la estacionalidad; *L. bellii* presenta variaciones estacionales en el auto-reconocimiento (Labra et al. 2001a, 2003), no así *L. tenuis* (Labra & Niemeyer 1999).

Otro factor modulador del reconocimiento químico social en *Liolaemus* es la edad de los individuos. Durante la época post-invernal, neonatos, juveniles y adultos de *L. bellii*, difieren en sus conductas de auto-reconocimiento (Figura 19.4B). Los adultos mostraron

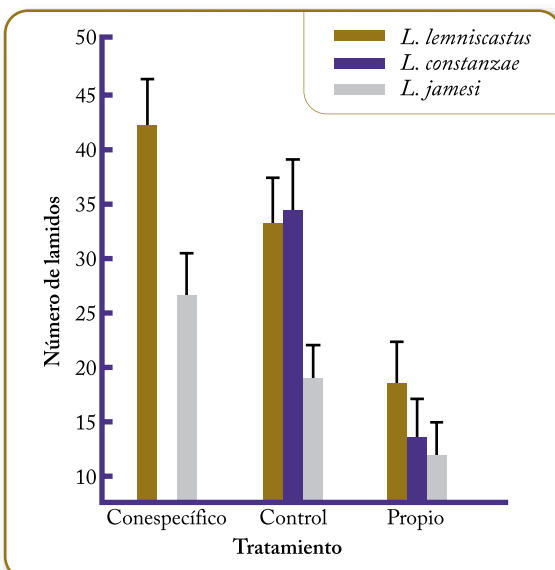


Figura 19.3. Auto-reconocimiento. Número de lamidos que tres especies realizaron en distintas condiciones experimentales (figura modificada de Labra 2008).

el clásico patrón de auto-reconocimiento (e.g., menor número de lamidos a las propias secreciones), mientras que los neonatos, aún cuando hacen distinciones entre los distintos tratamientos, tuvieron una mayor exploración hacia sus propias secreciones, lo que sugiere auto-reconocimiento. Estos resultados sugieren que los individuos podrían requerir un período de aprendizaje para internalizar sus propias señales, para luego en la etapa adulta, detectarlas con sólo una baja exploración (Labra et al. 2003).

A la fecha, todas las especies estudiadas de *Liolaemus* presentan la capacidad de reconocimiento químico. La gran excepción es *Liolaemus fitzgeraldi*, especie no reconoció químicamente conespecíficos durante la época post-invernal (Labra & Niemeyer 2004). Sin embargo, Aguilar et al. (2008) demostró que esta especie si tiene auto-reconocimiento, pero que presenta variaciones estacionales. No obstante, estos autores indican que en esta especie las capacidades de reconocimiento químico social, serían menores que las de otras especies de *Liolaemus*.

Las señales químicas tienen la ventaja de poder ser detectadas en ausencia del emisor. Esto es particularmente favorable en situaciones como por ejemplo, cuando existe riesgo de interacciones agonísticas; la detección de las señales permitiría a los individuos huir o eventualmente prepararse para un enfrentamiento. ¿Entregan las señales químicas información detallada del emisor? En *Liolaemus* es frecuente observar que los dueños de territorios tienen conductas de agresividad dirigidas hacia individuos intrusos (e.g., Halloy & Robles 2002), por lo que es esperable que el intruso sea capaz

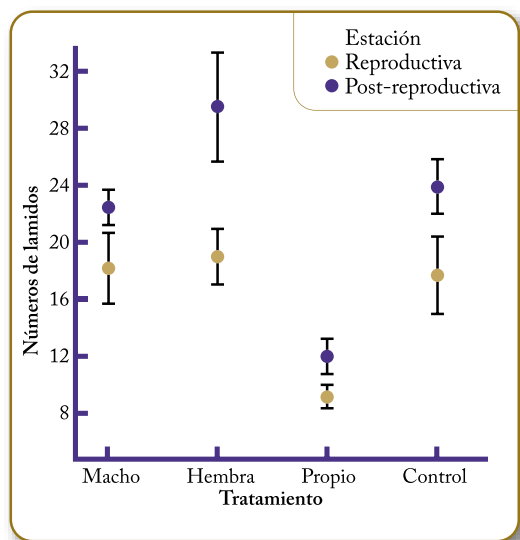


Figura 19.4A. Variación estacional de la exploración química de machos y hembras de *Liolaemus tenuis*, confrontados con distintos tipos de feromonas y una situación control (modificado de Labra & Niemeyer 1999).

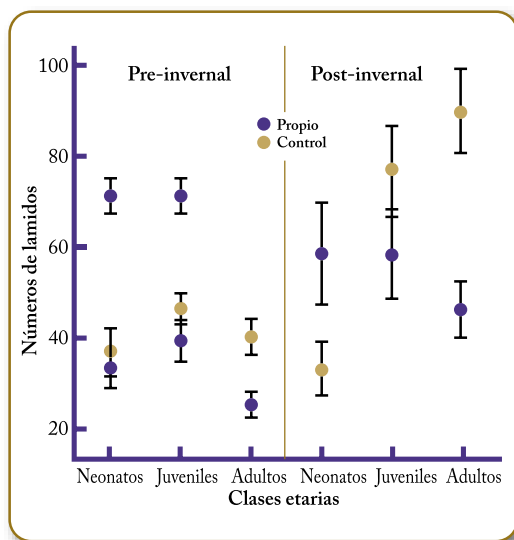


Figura 19.4B. Efecto de la ontogenia y estacionalidad en el auto-reconocimiento de *Liolaemus bellii* (modificado de Labra et al. 2003).

de determinar con precisión cuales son los riesgos de ingresar en un territorio específico, i.e., cuales son las habilidades competitivas del posible oponente. Por ejemplo, se ha registrado la conducta de machos de *L. monticola*, una especie altamente territorial (Fox & Shipman 2003). La conducta de los machos intrusos fue registrada en un “territorio” de otro macho (residentes o potenciales competidores), en su ausencia. En este caso, se uso el tamaño corporal como la medida de las habilidades competitivas (Baird & Sloan 2003). El mejor predictor de la conducta de los intrusos fue la diferencia en los tamaños corporales de los oponentes. Así, los intrusos comparativamente mas pequeños que los residentes (potenciales oponentes), se movieron más, exploraron químicamente más (Figura 19.5), y realizaron más despliegues visuales, los cuales fueron iniciados antes que cuando los intrusos fueron comparativamente más grandes que los residentes (Labra 2006). Considerando que los individuos pequeños tienen más riesgos de perder un combate (e.g., Baird & Sloan 2003), una mayor exploración no solo les permite buscar refugios, sino que además obtener una mejor información del potencial oponente.

Por otra parte, la exhibición de un mayor número de despliegues, permitiría a los individuos comparativamente pequeños, “demostrar” que tienen buenas capacidades físicas (“complejo de Napoleón”; Just & Morris 2003). En resumen, el hecho de que las conductas exhibidas por los intrusos se correlacionaran con las capacidades competitivas de los residentes, sugiere que es posible extraer información detallada del emisor, a través de las señales químicas. Sin embargo, las decisiones tomadas, a lo menos durante la etapa de pre-confrontación, estarían basadas en un balance más preciso de las capacidades competitivas relativas (i.e., tamaño corporal) de ambos oponentes (Labra 2006).

¿Donde son producidas las señales químicas involucradas en la comunicación química de *Liolaemus*? Conductas como el arrastre de la cloaca y la zona de los poros precloacales (Halloy & Halloy 1997, Labra & Niemeyer 2004), sugieren que ésta área sería una fuente de feromonas;

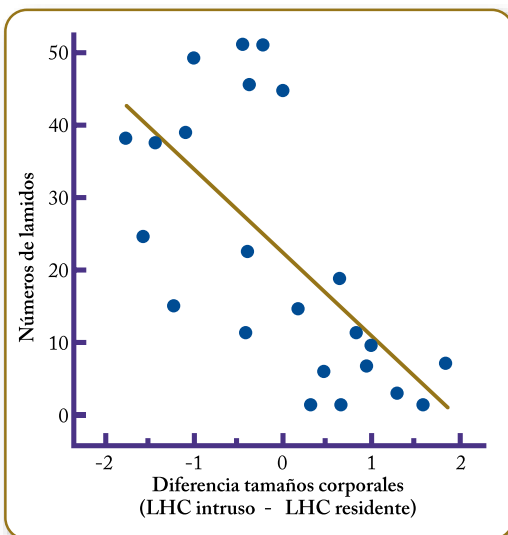


Figura 19.5. Relación entre la exploración química hecha por machos de *Liolaemus monticola* (intrusos) cuando fueron expuestos a feromonas de machos residentes, y la diferencia de los tamaños corporales (LHC) de los potenciales oponentes (modificado de Labra 2006).

un arrastre de esta zona facilitaría depositar feromonas en el sustrato. En la cloaca de algunas especies de *Liolaemus* se han descrito glándulas que eventualmente podrían estar interviniendo en la producción de señales químicas (Sánchez-Martínez et al. 2007). Una alternativa no excluyente de lo anterior, es que las señales eliminadas a través de la cloaca podrían ser residuos del contenido fecal. De hecho, las fecas son una fuente relativamente universal de feromonas (e.g., Gosling & Roberts 2001) y diversas especies de *Liolaemus* han sido observadas lamiendo fecas (Labra, obs. pers). Para determinar si las fecas efectivamente tienen información importante del emisor, se registró la conducta de individuos de *L. tenuis* enfrentados con macerados de fecas. Se exploró además, la posibilidad de que las secreciones precloacales fuesen fuente de feromonas. Cabe recordar que los poros precloacales están fundamentalmente presentes en los machos de distintas especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* (Donoso-Barros 1966). En época pre-invernal, *L. tenuis* muestra auto-reconocimiento utilizando la información contenida en las fecas, pero los machos no muestran auto-reconocimiento basados en la información contenida en las secreciones precloacales (Figura 19.6; Labra et al. 2002).

Otro estudio, también realizado en época pre-invernal, analizó la respuesta de individuos de ambos sexos de *L. tenuis* a distintos tipos de secreciones (piel, precloacales y fecas) de individuos del sexo opuesto (Labra 2008). Machos y hembras no mostraron discriminación evidente entre las distintas secreciones de los individuos del sexo opuesto, a excepción de la mayor exploración química de las hembras a las secreciones precloacales de machos. Además, las secreciones de piel y precloacales indujeron a las hembras a realizar conductas de marcaje (arrastre de cloaca, defecación, y arrastre de mejillas), mientras que las fecas indujeron una mayor expresión de cabeceos (Figura 19.7). Estos resultados sugieren que las diferentes fuentes de secreciones de los machos, difieren en el tipo de



Poros precloacales de machos. A la izquierda, poros de *Liolaemus nitidus*, y a la derecha de *Phymaturus vociferator*.

información que entregan. No obstante, la ausencia de diferencias en las otras conductas registradas (e.g., movimiento total), sugiere que las hembras de *L. tenuis* requerirían del conjunto de secreciones para determinar las características de los machos (Labra 2008). Urge replicar estos estudios en plena época reproductiva, con el fin de tener una mejor comprensión de la función de las distintas secreciones.

Aún es desconocido cuál o cuáles son las moléculas específicas involucradas en la comunicación intraespecífica de *Liolaemus*. A la fecha se ha explorado la composición química de la fracción lipídica de las secreciones precloacales de 20 especies de *Liolaemus*, y los

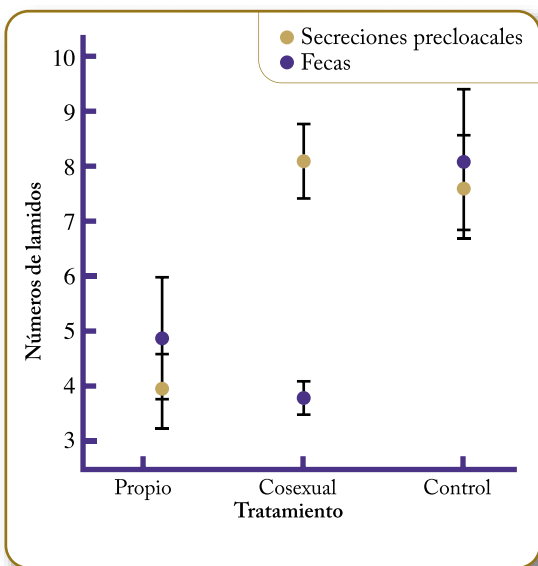


Figura 19.6. Respuesta de machos de *Liolaemus tenuis* expuestos a dos tipos de fuentes de feromonas. La situación control fue la presentación del solvente que se usó para disolver las secreciones (modificado de Labra et al. 2002).

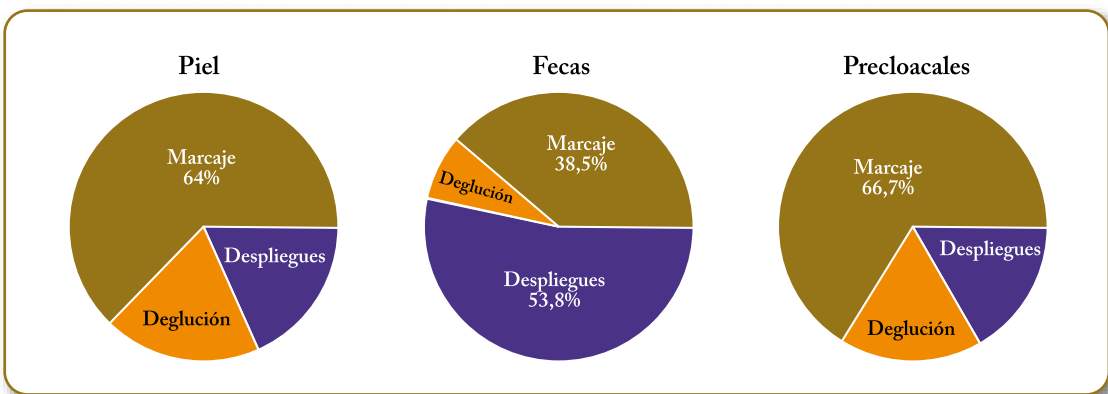


Figura 19.7. Conductas exhibidas por hembras de *Liolaemus tenuis*, cuando fueron expuestas a tres tipos de fuentes de feromonas de machos. El marcaje incluyó arrastre de cloaca y mejilla, y defecación. En despliegues se incluyó cabeceos y pataleos. Deglución es una conducta en la cual los animales abren la boca con gran extensión y luego “degluten” aire (modificado de Labra 2008).

resultados indican que individuos, poblaciones y especies podrían ser caracterizados por el perfil químico de estas secreciones (Escobar et al. 2001, 2003). Estas diferencias, sumadas a probables diferencias en los perfiles químicos de otras fuentes de feromonas (e.g., piel, glándulas cloacales), podrían ser fundamentales para determinar un reconocimiento a nivel individual, de poblaciones y de especies (Labra et al. 2001b). De hecho, la variación individual en la composición de las secreciones precloacales reportada para *L. bellii* (Escobar et al. 2001), constituye una base para entender los mecanismos que permiten fenómenos como el auto-reconocimiento, así como una detallada información de las características del emisor, como se ha visto en *L. monticola*. Por otra parte, el alto número de compuestos detectados en las secreciones precloacales de *Liolaemus*, hace pensar que no existe una sola molécula que actuaría como feromona. Es posible que sean combinaciones específicas de algunos de estos compuestos, o tal vez proporciones específicas de distintos compuestos.

Los estudios hasta ahora realizados suponen que el órgano vomeronasal sería el quimiorreceptor responsable de las discriminaciones, dada la intervención de la lengua. Sin embargo, la lengua también está asociada al gusto y por ejemplo, *L. monticola* presenta abundantes botones gustativos en la punta de la lengua, así como en la mucosa oral (Schwenk 1985). Por lo tanto, ¿es efectivamente el órgano vomeronasal el receptor asociado al reconocimiento de conespecíficos en *L. monticola* y otras especies de *Liolaemus*? Los estudios electrofisiológicos realizados directamente en neuronas del OVN de *L. bellii*, permiten proponer que el reconocimiento químico de conespecíficos está efectivamente mediado por éste órgano. Neuronas aisladas del OVN de ambos sexos durante la potencial época reproductiva, respondieron a las secreciones de machos y hembras, provenientes de piel, fecas y secreciones precloacales (Figura 19.8; Labra et al. 2005).

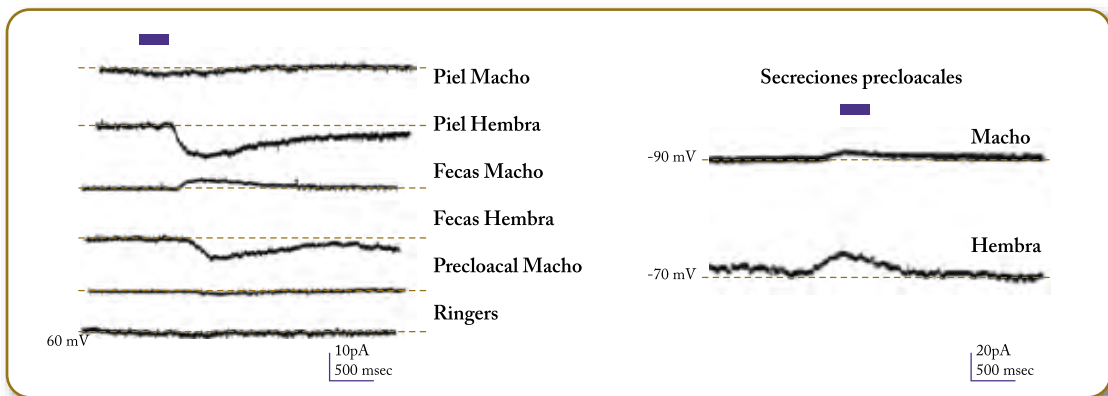


Figura 19.8. Respuestas de células nerviosas del órgano vomeronasal de *Liolaemus bellii*. En ambos paneles la barra oscura superior muestra el momento en que fue presentado el estímulo. En el panel izquierdo esta la respuesta de una neurona de macho, expuesta a distintas secreciones, mientras que en el panel derecho se muestra las respuestas de neuronas de machos y hembras a las secreciones precloacales de un macho (modificado de Labra et al. 2005). Ringers corresponde al solvente, en este caso es la situación control.

Canal visual

En el campo es común observar a distintas especies de *Liolaemus* realizando cabeceos (Navarro & Núñez 1993, Halloy & Halloy 1997, Thompson 2002, Halloy & Robles 2003, Martins et al. 2004). Halloy (1996) señala que los cabeceos de *L. quilmes* se observan en una gran variedad de contextos, aún cuando son más frecuentes en interacciones agonísticas (Halloy & Halloy 1997). Interesantemente, la exposición a señales químicas de conespecíficos es suficiente para que los individuos exhiban éstos y otros despliegues visuales (Labra & Niemeyer 2004, Labra 2006, 2008). El rol de los cabeceos en interacciones agonísticas quedó de manifiesto en el estudio de las respuestas de machos de *L. tenuis* enfrentados a individuos conocidos y desconocidos (Trigoso-Venarío et al. 2002). Los niveles de agresión fueron mayores cuando hubo enfrentamientos entre individuos desconocidos; más ataques con mordidas y más cabeceos. Esto sugiere que los cabeceos serían despliegues de advertencia en interacciones agonísticas. La reducción de la agresión frente a oponentes conocidos, fenómeno conocido como “querido enemigo” (e.g., Husak & Fox 2001), permitiría a estos machos territoriales, que mantienen varias hembras dentro de sus territorios (Manzur & Fuentes 1979), no gastar niveles excesivos de energía en interacciones con individuos de territorios vecinos. Sin embargo, si los machos de *L. tenuis* no mantienen contacto, en un corto período (e.g., 20 días), existe una pérdida del reconocimiento y los niveles de agresión en interacciones entre “ex-conocidos”, son similares a los registrados cuando los individuos nunca han tenido interacción (Trigoso-Venarío et al. 2002). Por otra parte, los ganadores de interacciones agonísticas en *L. lemniscatus* son los que realizan un mayor número de cabeceos, lo que sugiere que estos cabeceos serían además, señales honestas de las cualidades de combate de los individuos (Labra et al. 2008).

La estructura de los cabeceos de *Liolaemus* ha sido hasta ahora estudiada en 18 especies (Halloy 1996, Thompson 2002, Martins et al. 2004, Labra et al. 2008), y los análisis indican que dicha estructura no estaría determinada ni por la historia filogenética ni por el hábitat donde residen las especies (Martins et al. 2004). Los cabeceos de *Liolaemus* son bastante simples (Figura 19.9), y sólo unas pocas especies presentan patrones de cabeceos más complejos,

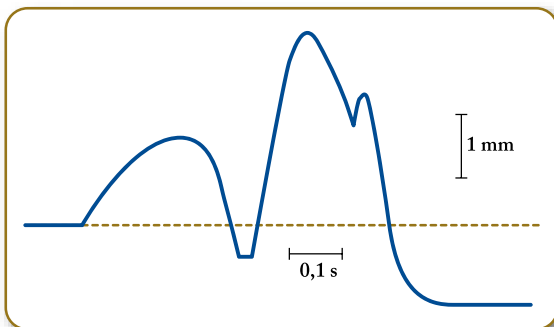


Figura 19.9. Esquema que muestra el patrón de cabeceo de *Liolaemus lemniscatus* (modificado de Labra et al. 2007).

como *L. pictus* y *L. monticola*, que tienen más de un tipo de cabeceo (Martins et al. 2004). La simplicidad de estos cabeceos es notable cuando se los compara con aquellos lagartos de los géneros *Anolis* (Jenssen 1977) o *Sceloporus* (Martins 1993). Martins et al. (2004) han planteado sin embargo, que *Liolaemus* incrementaría la complejidad de sus señales visuales utilizando una mayor diversidad de modificadores, tales como los “pataleos”, i.e., movimientos circulares de las una o ambas patas delanteras. Estos pataleos son producidos por individuos de distintas edades, sexos, y bajo distintos contextos (Halloy & Castillo 2002, Thompson 2002). En condiciones experimentales han sido observados cuando los individuos se enfrentan a feromonas de potenciales competidores (Labra 2006), o cuando los individuos están en un parche de presas (Labra 2008). Sin embargo, el significado funcional de estos pataleos aún no es claro, así como el de otras señales visuales o posibles modificadores, como son los movimientos de cola (Thompson 2002, Labra & Niemeyer 2004, Martins et al. 2004, Labra 2006, 2008), extensión gular (Thompson 2002, Labra et al. 2007b) y presentaciones laterales del tronco e inflación del cuerpo (Halloy 1996, Halloy & Robles 2002, Labra et al. 2007b).

La coloración de los individuos sería una señal visual importante, aunque poco explorada hasta ahora. Por ejemplo, Vidal et al. (2007) han propuesto que el dimorfismo sexual en las coloraciones de *L. tenuis* estaría asociado a una selección sexual por parte de las hembras, o a interacciones agonísticas intrasexuales en los machos. Por otra parte, Halloy et al. (2007b) describen los cambios de la coloración en las hembras de *L. quilmes* a través del período de actividad y discuten la posibilidad de que ciertos cambios correspondan a “coloraciones nupciales” durante la época reproductiva.



Liolaemus tenuis, es una de las especies que presenta el mayor dimorfismo sexual en las coloraciones dentro de los representantes del género. En la imagen se puede observar la hembra a la izquierda y el macho a la derecha.

Canal acústico

A pesar de que los Gekkos presenta un alto desarrollo de la comunicación acústica (Marcellini 1978), solo es sabido de las especies residentes en Chile, que *Phyllodactylus gerrhopygus* tiene un grito característico, que se exagera ante estímulos violentos y que *Homonota dorbignyi* tiene una llamada que recuerda a los grillos (Donoso-Barros 1966). Por otra parte, la única medición de alguna característica auditiva de algún reptil presente en Chile, es el registro de las emisiones otacústicas espontáneas producidas por *Callopistes maculatus* (Manley 2002), es decir, los sonidos generados espontáneamente por la cóclea o caracol (Probst et al. 1991). Aparte de esto, no existen antecedentes de comunicación acústica intraespecífica en especies que habiten en Chile.

Comunicación interespecífica en reptiles presentes en Chile

En muchos casos es posible encontrar varias de las características básicas de la comunicación, como un flujo de información a través de un canal sensorial específico, desde un emisor a un receptor, e intencionalidad de comunicar un mensaje, pero los actores no son de la misma especie. Un ejemplo son las coloraciones aposemáticas exhibidas por algunas presas, las cuales “informan” a los depredadores que tales presas son portadores de toxinas (e.g., Eisner et al. 2005). Casos como estos han llevado a postular la existencia de comunicación interespecífica, un fenómeno cooperativo. Sin embargo, en algunos otros casos solo existe una “seudo comunicación interespecífica”, donde la especie A utiliza o parasita las señales que la especie B normalmente utiliza para su comunicación intraespecífica, siendo las consecuencias negativas para la especie B, y positivas para la especie A. Un claro ejemplo es el depredador que encuentra a su presa utilizando las señales que ésta normalmente usa en su comunicación intraespecífica (e.g., Eisner et al. 2005). Aquí no existe una intencionalidad de entregar un mensaje y no ha existido un proceso selectivo sobre la señal para entregar información; solo el receptor se beneficia con el uso de la información. Dado que existen algunos casos reportados en reptiles que habitan en Chile que involucran ambos “tipos” de comunicación interespecífica, estos serán tratados juntos en esta tercera parte del capítulo.

Canal químico

Aún cuando, Squamata depende primariamente de la visión y de la química para comunicarse y explorar el ambiente (e.g., Mason 1992, Ord & Martins 2006), estas modalidades no son igualmente relevantes para las distintas especies. Los dos clados fundamentales de Squamata, Scleroglossa e Iguania, son reconocidos como los taxa de orientación química/

visual y visual, respectivamente (Vitt & Pianka 2005). Esta diferencia está asociada a una variedad de caracteres, particularmente evidentes cuando se analizan las estrategias de forrajeo. Así, las especies del taxón Autarchoglossa, uno de los dos grupos fundamentales de Scleroglossa (e.g., *Callopietes*), son forrajeadores activos que detectan sus presas utilizando el órgano vomeronasal (Vitt & Pianka 2005). Estas especies tienen una lengua particularmente larga y bifurcada, lo cual les permite coleccionar y transportar más moléculas al OVN (Schwenk 1995). Además, el OVN de estas especies tiene un mayor número de neuronas sensoriales. En contraposición, lagartos pertenecientes a Iguania (e.g., *Liolaemus*), han sido principalmente considerados depredadores al asecho, los cuales dependen de la visión para detectar a sus presas.

Estos lagartos no tendrían la habilidad para detectar señales químicas, dada su pobre maquinaria quimiorreceptiva (Cooper 1997, 2003). Sin embargo, esto contrasta fuertemente con los datos de reconocimiento químico en *Liolaemus*. A la fecha sin embargo, solo existen dos estudios respecto a las capacidades de detectar secreciones químicas de presas, los cuales son contradictorios. De Perno & Cooper (1993) reportan que *L. zapallarensis* no detecta las secreciones químicas de presas, mientras Labra (2007) muestra que *L. lemniscatus* discrimina sustratos marcados con alelomonas de presas y que usaría esta información para permanecer más tiempo donde habían rastros químicos de la presa. Más aún, los individuos en el parche con alelomonas de presas, exhiben una serie de despliegues visuales que sugieren la defensa y marcaje de dicho parche (Figura 19.10). Estos dos estudios evidencian la necesidad de seguir explorando las capacidades de quimiorrecepción de presas en distintas especies de *Liolaemus*.

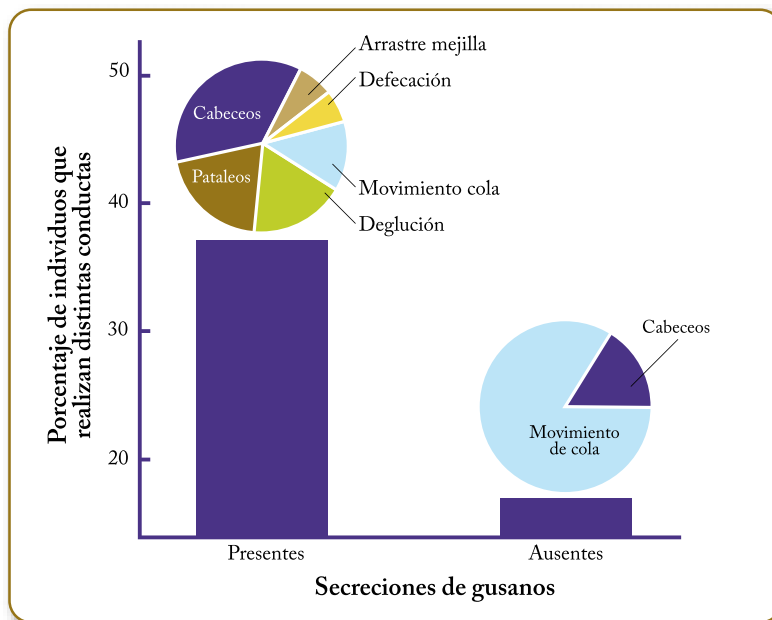


Figura 19.10. Respuesta de individuos de *Liolaemus lemniscatus* cuando están en un parche con o sin alelomonas de su presa, especificándose cuales son las conductas exhibidas (modificado de Labra 2007).

El uso de señales químicas también está presente en depredadores habituales de *Liolaemus*, como son las culebras (Mason, 1982). Por lo tanto, si distintas especies de *Liolaemus* utilizan el canal químico en sus interacciones interespecíficas, es esperable que sean capaces de detectar secreciones químicas de, por ejemplo *Philodryas chamissonis*, un ofidio eminentemente saurófago (Greene & Jaksic 1992). En un estudio de la respuesta de tres especies de *Liolaemus*, simpátrica (*L. lemniscatus*), parapátrica (*L. nigroviridis*) y alopátrica (*L. fitzgeraldi*) a *P. chamissonis*, se observó que en *Liolaemus* existe la capacidad de detectar secreciones químicas de culebra, pero las respuestas son dependientes de la presión de depredación que experimentan las especies en su hábitat natural. Así, *L. lemniscatus* expuesta a secreciones de *P. chamissonis*, reduce la exploración química (Figura 19.11) y muestra una alta frecuencia de conductas antidepredatorias, lo que reduciría su detectabilidad hacia un depredador. La especie parapátrica *L. nigroviridis*, tuvo niveles similares de exploración química en todas las condiciones, pero exhibió conductas antidepredatorias cuando estuvo confrontada con secreciones de la culebra, indicando que discriminó a *P. chamissonis*. La especie alopátrica, *L. fitzgeraldi* no mostró ningún signo de reconocimiento (Labra & Niemeyer 2004).

Finalmente, el rol de las secreciones químicas en el proceso de especiación y aislamiento reproductivo en *Liolaemus*, también ha sido explorado. Los estudios de las barreras al flujo génico entre especies filogenéticamente próximas, sugieren que los cambios conductuales junto con las señales involucradas en el reconocimiento específico, son componentes claves en la iniciación de procesos de especiación en animales (e.g., Butlin & Ritchie 1994). Así y considerando que *Liolaemus* usa el canal químico en diferentes contextos, y que los perfiles químicos de las secreciones precloacales son especie-específicas (Escobar et al. 2001), las señales químicas y su reconocimiento podrían jugar un rol importante en la diversificación de *Liolaemus*, así como también en la mantención de su alta diversidad.

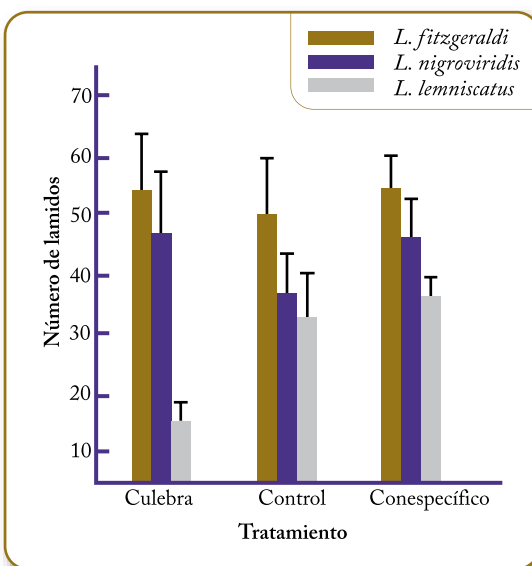


Figura 19.11. Numero de lamidos que distintas especies de *Liolaemus* realizan bajo distintas condiciones experimentales, en este caso, enfrentados a secreciones de *Philodryas chamissonis*, de un conespecífico, o en una situación control, sin secreciones (modificado de Labra & Niemeyer 2004).

En condiciones de campo es posible encontrar hasta cinco o seis especies de *Liolaemus* viviendo en simpatria, y algunas de ellas son altamente sintópicas, con similar morfología (Jaksic et al. 1980), ecología (Donoso-Barros 1966) y cariotipo (Lambrot et al. 1979, Lambrot & Alvarez-Sarret 1989). ¿Qué permite el aislamiento reproductivo interespecífico? Los datos sugieren que las señales químicas tienen un importante rol en la mantención de dicho aislamiento. Estudios en *L. jamesi*, *L. bellii* y *L. lemniscatus* indican que los individuos discriminan entre secreciones químicas de conespecíficos y congénicos (Labra et al. 2001b; datos no publ.), y no existe una discriminación de especies simpátricas y alopátricas. Esto sugiere que en simpatria es baja la posibilidad de que exista hibridación entre especies congénicas.

Pero, ¿qué determina la alta diversidad de *Liolaemus*? Una alta ocurrencia de mutaciones Robertsonianas (mutaciones cromosómicas), mantenidas por barreras geográficas, podría ser un mecanismo importante para determinar la alta diversidad de este género. Así por ejemplo, *L. monticola* tiene por lo menos seis razas cromosómicas aisladas por ríos (Lambrot et al. 2003, Capítulo 7). Sin embargo, otras especies de *Liolaemus* que comparten total o parcialmente la distribución geográfica de *L. monticola*, no presentan razas cromosómicas (e.g., Vidal et al. 2004), por lo que otros mecanismos deben ser relevantes para determinar la diversificación del género. Como ya se indicó, cambios en las señales de comunicación



Philodryas chamissonis, foto Christoph Heibl.

son importantes en el proceso de diversificación, y dentro de este contexto, el caso de las variaciones poblacionales en la composición química de las secreciones precloacales de *L. fabiani*, podrían ser un indicador de que las poblaciones están en un proceso de diferenciación de las señales químicas (Escobar et al. 2003), lo que podría reducir el reconocimiento interpoblacional y favorecer un proceso de especiación. Nuevos estudios a nivel poblacional darán más luces sobre el rol de las secreciones químicas en el proceso de especiación.

Canal Visual

¿Qué hacer cuando se detecta un depredador? Existe una estrecha relación entre las respuestas exhibidas por distintas especies de *Liolaemus* y su grado de crípsis (i.e., similitud de su coloración con la del sustrato usado). Así, las especies que tienen coloraciones más similares a las de su sustrato tienden a quedarse quietas cuando se les aproxima un depredador (Figura 19.11). Dado que muchos depredadores requieren que sus presas estén en movimiento para detectarlas, la inmovilidad de las presas aumentaría sus posibilidades de sobrevivencia (Labra 1997). Por otra parte, cuando los individuos de *Pristidactylus volcanensis* son tomados o se encuentran en una situación que semeja riesgo de depredación, emiten señales acústicas y realizan un *bostezo* o *gaping*, i.e., mantienen la boca abierta (ver foto pagina 549, Labra et al. 2007b). Este despliegue agresivo, permite exhibir estructuras que serían indicadores honestas de la fuerza de la mordida, como ha sido demostrado en *Crotaphytus collaris* (Lappin et al. 2006). Esto podría actuar como deterrente de los depredadores (Greene 1988). El “bostezo” también ha sido reportado en *Liolaemus* (Halloy 1996, Halloy & Halloy 1997), y se espera que futuros estudios permitan determinar la efectividad de esta señal en un contexto de depredación.

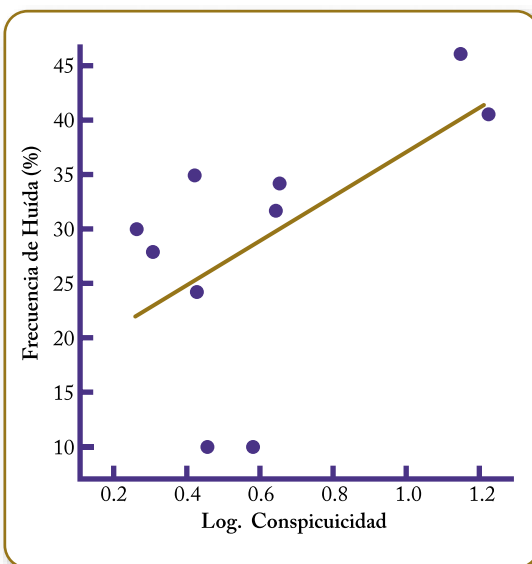


Figura 19.11. Respuesta de huida de distintas especies de *Liolaemus* cuando están enfrentadas a un depredador aéreo. La respuesta de las especies depende del grado de conspicuidad, es decir cuán diferente es el color de las especies en relación al color del sustrato que utilizan normalmente (modificado de Labra 1997).

Canal Acústico

En Chile existen varios reportes de lagartos que emiten sonidos en condiciones de riesgo. *Phymaturus vociferador* fue denominado como tal, pues ante situaciones de agresión emite sonidos de alerta (Pincheira-Donoso 2004). Donoso-Barros (1966) indica que *Pristidactylus valeriae* emite un chillido cuando es tomado, siendo probable que ésta y otras observaciones similares en el género determinase que en Chile los *Pristidactylus* sean llamados “gruñidores”. Las emisiones acústicas de *P. volcanensis* en situación de riesgo de ataque (Lamborot & Díaz 1987, Núñez et al. 1992), son simples lo que sugiere que éstas señales no involucran estructuras especializadas para la producción de sonidos (Labra et al. 2007a). La emisión de chillidos en situación de riesgo han sido reportados en *Liolaemus curis* (Núñez & Labra 1985) y *L. chiliensis* (Lamborot et al. 2006). De hecho, ésta última especie es conocida como “lagarto llorón” (Donoso-Barros 1966) y su vocalización ha sido caracterizada por Carothers et al. (2001). Más allá de estos antecedentes, en ninguno de los casos antes mencionados es claro si estas señales acústicas serían un real deterrente para los depredadores, o advertirían a conespecíficos del riesgo de depredación inminente.



Callopiastes maculatus, foto Pablo Espejo

Consecuencias de la comunicación y despliegues en *Liolaemus*

Los estudios conductuales en *Liolaemus*, a pesar de ser escasos, dejan en claro que las distintas especies poseen un interesante y rico repertorio conductual, contrario a la idea de que los reptiles “no hacen nada”. Por ejemplo, la conducta de inmersión (mecanismo de escape a depredadores) en arena de algunos *Liolaemus*, ha sido utilizada en la reconstrucción de la filogenia de algunos clados (Halloy et al. 1998). Por otra parte, los estudios de cortejo (Halloy 1996, Fox & Shipman 2003), análisis del establecimiento de jerarquías de dominancias (Fox & Shipman 2003) y las determinaciones de los sistemas reproductivos en *Liolaemus*, desde la monogamia (Ortiz 1981, Halloy & Robles 2002) a la poligamia (Manzur & Fuentes 1979), son una clara evidencia de que el uso de distintos canales de comunicación sustentan diversos repertorios conductuales. Aún cuando, en *Liolaemus* se ha reportado canibalismo (Halloy & Halloy 1997), la existencia de cuidado parental (Halloy & Halloy 1997, Halloy et al. 2007a, P. Espejo Jr, com. pers.), es un claro indicador de un reconocimiento de la progenie. A lo menos en *L. kingii*, el reconocimiento madre-cría estaría

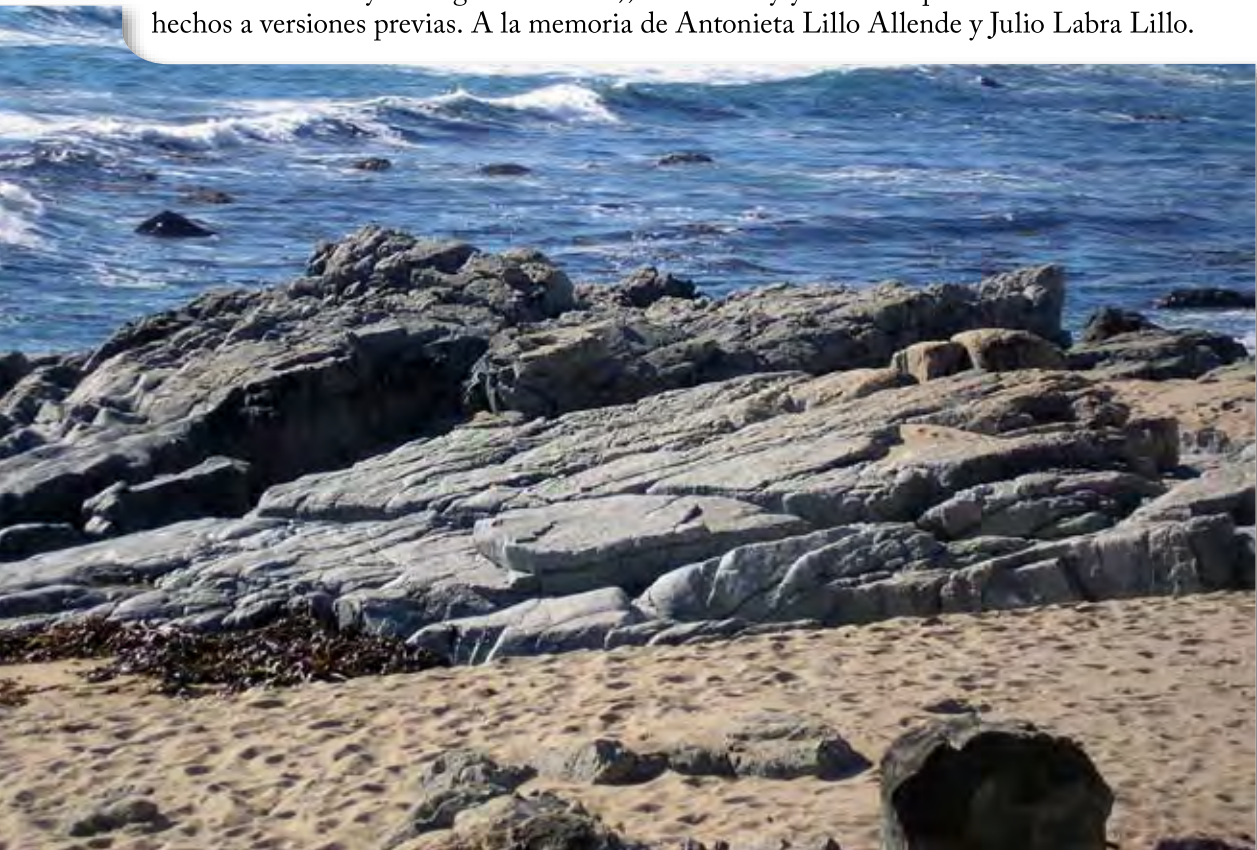


Juvenil y adulto de *Liolaemus jamesi*, foto Antonieta Labra Lillo

mediado por feromonas, considerando la conducta de las madres de lamer a sus crías al nacer (Ibargüengoytía et al. 2003). Finalmente, la capacidad de auto-reconocimiento exhibida por distintas especies, mas el hecho de que especies como *L. nigromaculatus* y *L. zapallarensis* exploren químicamente el sustrato donde se refugiarán (Halloy 2005), permiten sentar algunas bases para entender como las distintas especies mantienen sus ámbitos de hogar/territorios (Halloy & Robles 2002, Fox & Shipman 2003), y más aún, cuáles son los mecanismos que permiten una fidelidad al ámbito de hogar a través de distintos años (Halloy & Robles 2002).

Agradecimientos

Los estudios contaron con las correspondientes autorizaciones del Servicio Agrícola y Ganadero (SAG) y los fondos provinieron de IFS 2933-1/2 (Suecia) y FONDECYT 3990021. Mis agradecimientos a todos aquellos que colaboraron en una u otra forma en estos estudios (P Aguilar, E Aguilera, D Benítez, S Cortéz, P Espejo, R Irrizari, T F Hansen, J Labra, B López, D Macari, E Mikeles, H Niemeyer, L Ovalle, M Penna, M Soto-Gamboa y R Trigoso-Venarío), a M Halloy y M Vidal por los valiosos comentarios hechos a versiones previas. A la memoria de Antonieta Lillo Allende y Julio Labra Lillo.



Costa de la zona central de Chile, foto Julio Labra Lillo

Literatura Citada

- Aguilar, P. M., Labra, A. & Niemeyer, H. M. (2008): Self-chemical recognition in the lizard *Liolaemus fitzgeraldi*. *Journal of Ethology* 26: En prensa.
- Baird I (1970) The anatomy of the Reptilian ear. En: Gans C & TS Parsons (eds), *Biology of the reptilia*. Vol. 2B: 193-275. Academic Press, New York, USA.
- Baird TA & CL Sloan (2003) Interpopulation variation in the social organization of female collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Ethology* 109: 879-894.
- Berkhoudt H, P Wilson & B Young (2001) Taste buds in the palatal mucosa of snakes. *African Zoology* 36: 185-188.
- Butlin RK & MG Ritchie (1994) Behaviour and speciation. En: Slater PJB & TR Halliday (eds), *Behaviour and evolution*: 43-79. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Carothers JH, JG Groth & FM Jaksic (2001) Vocalization as a response to capture in the central Chilean lizard *Liolaemus chiliensis* (Tropiduridae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 36: 93-94.
- Carpenter CC (1978a) Ritualistic social behaviors in lizards. En: Greeberg N & D MacLean (eds), *Behavior and neurology of lizards: An interdisciplinary colloquium*: 253-267. National Institute of Mental Health, Rockville, MD, USA.
- Carpenter CC (1978b) A comparative display behavior in the genus *Sceloporus* (Iguanidae). *Milwaukee Public Museum Contributions in Biology & Geology* 18: 1-71.
- Carpenter CC & GW Ferguson (1977) Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. En: Ganz C & DW Tinkle (eds), *Biology of the reptilia*: Vol 7 A: 335-554. Academic Press, New York, USA.
- Cooper WE (1997) Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging, lingual morphology and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behavioral Ecology & Sociobiology* 41: 257-265.
- Cooper WE (2003) Correlated evolution of herbivory and food chemical discrimination in iguanian and ambush foraging lizards. *Behavioral Ecology* 14: 409-416.
- Cooper WE & AC Alberts (1991) Tongue-flicking and biting in response to chemical food stimuli by an Iguanid lizard (*Dipsosaurus dorsalis*) having sealed vomeronasal ducts: Vomeroolfaction may mediate these behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology* 17: 135-146.
- Cooper WE & V Perez-Mellado (2001) Chemosensory responses to sugar and fat by the omnivorous lizard *Gallotia caesaris* with behavioral evidence suggesting a role for gustation. *Physiology & Behavior* 73: 509-516.
- Cowles RB & RL Phelan (1958) Olfaction in rattlesnakes. *Copeia* 1958: 77-83.
- Crews D (1975) Inter- and intraindividual variation in display patterns in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 31: 37-47.
- De Perno CS & WE Cooper (1993) Prey chemical discrimination and strike-induced chemosensory searching in the lizard *Liolaemus zapallarensis*. *Chemoecology* 4: 86-92.

- DeCourcy KR & TA Jenssen (1994) Structure and use of male headbobs signals by the lizard *Anolis carolinensis*. *Animal Behaviour* 47: 251-262.
- Donoso-Barros R (1966) *Reptiles de Chile*. Universidad de Chile, Santiago, Chile. cxlvi + 458 pp.
- Drickamer LC, SH Vessey & D Meikle (1996) *Animal behavior, mechanisms, ecology and evolution*. WC. Brown Publishers, Chicago. 447 pp.
- Eisner T, M Eisner & M Siegler (2005) *Secret weapons: Defenses of insects, spiders, scorpions, and other many-legged creatures*. The Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts, USA. 384 pp.
- Escobar CA, A Escobar, A. Labra & HM Niemeyer (2001) Chemical composition of preloacal secretions of *Liolaemus* lizards. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1677-1690.
- Escobar C, CA Escobar, A Labra & HM Niemeyer (2003) Chemical composition of preloacal secretions of two *Liolaemus fabiani* populations: Are they different? *Journal of Chemical Ecology* 29: 629-638.
- Font E (1996) Los sentidos químicos de los reptiles. Un enfoque etológico. En: Colmenares F (ed), *Psicología comparada y comportamiento animal*: 197-259. Síntesis, SA, Madrid, España.
- Foster SA & JA Endler (1999) *Geographic variation in behaviour: Perspectives on evolutionary mechanisms*. Oxford University Press, New York, USA. 314 pp.
- Fox SF & PA Shipman (2003) Social behavior at high and low elevations: Environmental release and phylogenetic effects in *Liolaemus*. En: Fox SF, JK McCoy & TA Baird (eds), *Lizard social behavior*: 310-355. John Hopkins University Press, New York.
- Gans C & EG Wever (1976) Ear and hearing in *Sphenodon punctatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 73: 4244-4246.
- Gosling LM & SC Roberts (2001) Scent-marking by male mammals: Cheat-proof signals to competitors and mates. *Advances in the Study of Behavior* 30: 169-217.
- Greene HW (1988) Antipredator mechanisms in reptiles. En: Gans C & RB Huey (eds), *Biology of the reptilia*, Vol 16B: 1-152. Alan R. Liss, Inc., New York, USA.
- Greene HW & FM Jaksic (1992) The feeding behavior and natural history of two Chilean snakes, *Philodryas chamissonis* and *Tachymenis chiliensis* (Colubridae). *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 485-493.
- Goodenough J, B McGuire & R Wallace (1993) *Perspectives on animal behavior*. John Wiley & sons, Inc, New York. 764 pp.
- Halloy M (1996) Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropiduridae), a South American lizard. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 32: 54-57.
- Halloy M (2005) Comparación del comportamiento de inmersión en arena de dos especies de lagartos del grupo *Liolaemus nigromaculatus* con especies del grupo *Liolaemus boulengeri* (Iguania: Liolaemidae). *Acta Zoologica Lilloana (Argentina)* 49: 131-135.
- Halloy M & S Halloy (1997) An indirect form of parental care in high altitude viviparous lizards, *Liolaemus huacahuasicus* (Tropiduridae). *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 33: 139-155.
- Halloy M & C Robles (2002) Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): Site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 38: 118-129.

- Halloy M & M Castillo (2002) Forelimb wave displays in lizard species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Herpetological Natural History* 9: 127-133.
- Halloy M & C Robles (2003) Patrones de actividad y abundancias relativas en un lagarto del noroeste Argentino, *Liolaemus quilmes* (Iguanidae: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 17: 65-71.
- Halloy M, R Etheridge & GM Burghardt (1998) To bury in sand: Phylogenetic relationships among lizard species of the *boulangeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae) based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12: 1-37.
- Halloy M, JM Boretto & N Ibagüengoytía (2007a) Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology* 2:141-147.
- Halloy M, C Guerra & C Robles (2007b) Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania:Liolaemidae): Ambiguity and keeping males interested? *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 43:110-118.
- Halpern M (1992) Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. En: Gans C & D Crews (eds), *Hormones, brain and behavior. Biology of reptilia*, 18 E: 423- 524. The University Chicago Press, Chicago, USA.
- Halpern M & A Martínez-Marcos (2003) Structure and function of the vomeronasal system: An update. *Progress in Neurobiology* 70: 245-318.
- Hauser MD (2000) The evolution of communication. Massachusetts Institute of Technology, Massachussets, USA. 760 pp.
- Husak JF & SF Fox (2001) Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours. *Animal Behaviour* 65: 391-396.
- Ibagüengoytía N, M Halloy & MC Crocco (2003) El parto en el lagarto *Liolaemus kingii* (Sauria:Liolaemidae): Observaciones etológicas. *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 16: 129-135.
- Jaksic FM, H Núñez & FP Ojeda (1980) Body proportions, microhabitat selection, and adaptive radiation of *Liolaemus* lizards in central Chile. *Oecologia* 45: 178-181.
- Jenssen TA (1977) Evolution of anoline lizard display behavior. *American Zoologist* 17: 203-215.
- Jenssen TA (1978) Display diversity in anoline lizards and problems in interpretation. En: Greenberg N & D Maclean (eds), *Behavior and neurology of lizards*: 269-285. National Institute of Mental Health, Washington, DC, USA.
- Jenssen TA & EL Hover (1975) Display analysis of the signature display of *Anolis limifrons* (Sauria:Iguanidae). *Behaviour* 57: 226-240.
- Jenssen TA, KS Orrell & MB Lovern (2000) Sexual dimorphisms in aggressive signal structure and use by a polygynous lizard, *Anolis carolinensis*. *Copeia* 2000: 140-149.
- Just W & MR Morris (2003) The Napoleon complex: Why smaller males pick fights. *Evolutionary Ecology* 17: 509-522.
- Labra A (1997) Riesgo de depredación y evolución de las coloraciones crípticas en lagartos: Implicancias fisiológicas y conductuales. Tesis de Doctorado. Universidad de Chile, Santiago, Chile. 128 pp.

- Labra A (2006) Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology* 112: 993-999.
- Labra A (2007) The peculiar case of an insectivorous iguanid lizard that detects chemical cues from prey. *Chemoecology* 17: 103-108
- Labra A (2008) Multi-contextual use of chemical signal by *Liolaemus* lizards. En: Beynons RJ, JL Hurst, SC Roberts & T. Wyatt (eds), *Chemical signals in vertebrates XI*: 357-365. Springerlink. Nueva York.
- Labra A & HM Niemeyer (1999) Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1799-1811.
- Labra A & HM Niemeyer (2004) Variability in the assessment of snake predation risk by *Liolaemus* lizards. *Ethology* 110: 649-662.
- Labra A, S Beltrán & HM Niemeyer (2001a) Chemical exploratory behavior in the lizard *Liolaemus bellii*. *Journal of Herpetology* 35: 51-55.
- Labra A, CA Escobar & HM Niemeyer (2001b) Chemical discrimination in *Liolaemus* lizards: Comparison of behavioral and chemical data. En: Marchelewska-Koj A, JJ Lepri & D Müller-Schwarze (eds) *Chemical signals in vertebrates IX*: 439-444. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, USA.
- Labra A, CA Escobar, PM Aguilar & HM Niemeyer (2002) Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 141-147.
- Labra A, S Cortéz & HM Niemeyer (2003) Age and season affect chemical discrimination of *Liolaemus bellii* own space. *Journal of Chemical Ecology* 29: 2615-2620.
- Labra A, JH Brann & DA Fadool (2005) Heterogeneity of voltage -and chemosignal- activated response profiles in vomeronasal sensory neurons. *Journal of Neurophysiology* 94: 2535-2548.
- Labra A, J Sufán-Catalán, R Solis & M Penna (2007a) Hissing sounds by the lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Copeia* 2007: 1019-1023.
- Labra A, P Carazo, E Desfilis & E Font (2007b) Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: Structure of head bob displays. *Herpetologica* 63: 11-18.
- Lambrot M & N Díaz (1987) A new species of *Pristidactylus* (Sauria:Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *Journal of Herpetology* 21:29-37.
- Lambrot M & E Alvarez-Sarret (1989) Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile (Iguanidae). *Genome* 32: 393-403
- Lambrot M, A Espinoza & E Alvarez (1979) Karyotypic variation in Chilean lizards of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Experientia* 35: 593-595
- Lambrot M, L Eaton & BA Carrasco (2003) The Aconcagua river as another barrier to *Liolaemus monticola* (Sauria: Iguanidae) chromosomal races of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 23-24.
- Lambrot M, ME Manzur & E Alvarez-Sarret (2006) Triploidy and mosaicism in *Liolaemus chiliensis* (Sauria : Tropiduridae). *Genome* 49: 445-453.
- Lappin AK, Y Brandt, JF Husak, JM Macedonia & DJ Kemp (2006) Gaping displays reveal and amplify a mechanically based index of weapon performance. *American Naturalist* 168: 100-113.

- Lohman AHM & W Smeets (1993) Overview of the main and accessory olfactory-bulb projections in reptiles. *Brain Behavior & Evolution* 41: 147-155.
- Lovern MB & TA Jenssen (2003) Form emergence and fixation of head bobbing displays in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*): A reptilian model of signal ontogeny. *Journal of Comparative Psychology* 117: 133-141.
- Manley GA (2002) Evolution of structure and function of the hearing organ of lizards. *Journal of Neurobiology* 53: 202-211.
- Manning A & MS Dawkins (1998) An introduction to animal behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, England. 450 pp.
- Manzur MI & ER Fuentes (1979) Polygyny and agonistic behavior in the tree-dwelling lizard *Liolaemus tenuis* (Iguanidae). *Behavioral Ecology & Sociobiology* 6: 23-28.
- Marcellini DL (1978) The acoustic behavior of lizards. En: Greenberg N & PD MacLean (eds), Behavior and neurobiology of lizards: An interdisciplinary colloquium: 287-300. National Institute of Mental health, Maryland, USA.
- Martins EP (1993) A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. *American Naturalist* 142: 994-1018.
- Martins MP, A Labra, M Halloy & JT Thompson (2004) Repeated large-scale patterns of signal evolution: An interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- Mason RT (1992) Reptilian pheromones. En: Gans C & D Crews (eds), Hormones, brain and behavior. *Biology of reptilia*, Vol 18E: 114-228. The University Chicago Press, Chicago, USA.
- Maynard-Smith J & D Harper (2003) Animal signals. Oxford University Press, New York, USA. 166 pp.
- Murphy FA, K Tucker & DA Fadool (2001) Sexual dimorphism and developmental expression of signal-transduction machinery in the vomeronasal organ. *Journal of Comparative Neurology* 432: 61-74.
- Navarro J & H Núñez (1993) *Liolaemus patriciaturrae* y *Liolaemus isabellae*, dos nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile. Aspectos biogeográficos y citotaxonómicos (Squamata, Tropicuridae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 44:99-113.
- Núñez H & MA Labra (1985) *Liolaemus curis*, a new lizard from los Andes Range, central Chile. *Copeia* 1985: 556-559.
- Núñez H, J Sufán, H Torres & FA Jaksic (1992) Autoecological observations on the endemic central Chilean lizard *Pristidactylus volcanensis*. *Journal of Herpetology* 26:228-230.
- Ord TJ & EP Martins (2006) Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour* 71: 1411-1429.
- Ord TJ, DT Blumstein & CS Evans (2002) Ecology and signal evolution in lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 127-148.
- Orrell KS & TA Jenssen (2003) Heterosexual signalling by the lizard *Anolis carolinensis*, with intersexual comparisons across contexts. *Behaviour* 140: 603-634.
- Ortiz JC (1981) Révision taxonomique et biologie des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata, Iguanidae). Université Paris VII, Paris. 438 pp.

- Ott M (2006) Visual accommodation in vertebrates: Mechanisms, physiological response and stimuli. *Journal of Comparative Physiology* 192A: 97-111.
- Parsons TS (1970) The nose and the Jacobson's organ. En: Gans C & TS Parsons (eds), *Biology of reptilia*, Vol 2B: 99-191. Academic Press, New York, USA.
- Pincheira-Donoso D (2004) Una nueva especie del genero *Phymaturus* (Iguania: Tropiduridae: Liolaemini) del centro-sur de Chile. *Multequina* (Argentina) 13: 57-70.
- Pough FH, RM Andrews, JE Cadle, ML Crump, AH Savitzky & KD Wells (1998) *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey, USA. 395 pp.
- Probst R, BL Lonsbury-Martin & GK Martin (1991) A review of otoacoustic emissions. *Journal of Acoustic Society of America* 89: 2027-2067.
- Sacchi R, P Galeotti, M Fasola & G Gerzeli (2004) Larynx morphology and sound production in three species of Testudinidae. *Journal of Morphology* 261: 175-183.
- Sanchez-Martínez PM, MP Ramirez-Pinilla & DR Miranda-Esquivel (2007) Comparative histology of the vaginal-cloacal region in Squamata and its phylogenetic implications. *Acta Zoologica* 88: 289-307
- Schwenk K (1985) Occurrence, distribution and functional-significance of taste-buds in lizards. *Copeia* 1985: 91-101.
- Schwenk K (1995) Of tongue and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 7-12.
- Searcy WA & S Nowicki (2005) *The evolution of animal communication*. Princeton University Press, Oxford, England. 270 pp.
- Simon CA (1983) A review of lizard chemoreception. En: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW (eds), *Lizard ecology. Studies on a model organism*: 119-133. Harvard University Press, Cambridge.
- Stanger-Hall KF, DA Zelmer, C Bergren & SA Burns (2001) Taste discrimination in a lizard (*Anolis carolinensis*, polychrotidae). *Copeia* 2001: 490-498.
- Thompson JT (2002) Complex traits: multimodal behavior and convergent evolution. Tesis de Doctorado en Filosofía. Department of Biology. University of Oregon, Eugene, Oregon, USA. 97 pp.
- Thorbjarnarson JB & G Hernández (1993) Reproductive ecology of the Orinoco Crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. 2. Reproductive and social behavior. *Journal of Herpetology* 27: 371-379.
- Trigoso-Venarío R, A Labra & HN Niemeyer (2002) Interactions between males of the lizard *Liolaemus tenuis*: Roles of familiarity and memory. *Ethology* 108: 1057-1064.
- Underwood G (1970) The eye. En: Gans AC & TS Parsons (eds), *Biology of the reptilia*. 2B: 1-97. Academic Press, New York, USA.
- Vidal MA, JC Ortiz JC, M Astorga, P Victoriano & M Lamborot (2004) Revision of the subspecies of *Liolaemus tenuis* (Duméril et Bibron, 1837) by analysis of population genetic structure. *Amphibia-Reptilia* 25: 438-445.
- Vidal MA, JC Ortiz & A Labra (2007) Sexual and geographic variation of color patterns in *Liolaemus tenuis* (Squamata, Liolaeminae). *Gayana* (Chile) 71: 27-33.
- Vitt LJ & ER Pianka (2005) Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of National Academy of Science (USA)* 102: 7877-7881.

- Weldon PJ & MWJ Ferguson (1993) Chemoreception in Crocodylians: Anatomy, natural history, and empirical results. *Brain Behavior & Evolution* 41: 239-245.
- Wojtusia RJ & Z Majlert (1973) Bioacoustics of voice of Tuatara, *Sphenodon punctatus punctatus*. *New Zealand Journal of Science* 16: 305-313.
- Young BA (1997) On the absence of taste buds in monitor lizards (*Varanus*) and snakes. *Journal of Herpetology* 31: 130-137.
- Young BA (2003) Snake bioacoustics: Toward a richer understanding of the behavioral ecology of snakes. *Quarterly Review of Biology* 78: 303-325.
- Zuri I & M Halpern (2003) Differential effects of lesions of the vomeronasal and olfactory nerves on garter snake (*Thamnophis sirtalis*): Responses to airborne chemical stimuli. *Behavioral Neuroscience* 203: 169-183.

Índice de materias

(número en negrita alude a imagen de la especie en la página citada)

A

Abas 20, 100

Ablepharus 71, 98, 391

boutonii Ver: *Cryptoblepharus poecilopleurus* 71, 264

Acanthocephalus 307, 319

caspanensis 307, 309, 323

Acris 526

blanchardi 529

crepitans 526

Adaptación 20, 175, 179-180, 186, 321, 341, 374, 444, 495, 496, 507

coadaptación 178

exaptación 411

mecanismo adaptativo 51, 499

Adecuación biológica 349, 443, 483, 486

ADN 82, 86, 99, 109, 111, 125, 127

genotipo 431, 434

genoma 166, 174, 180, 186

heterocigoto 163, 176, 178-179

heterogamia 173

homocigoto 163, 176

mitocondrial 86, 169, 142, 166, 174, 186

nuclear 111, 113, 127, 178, 149

Aislamiento

geográfico 205, 235, 464

reproductivo 523, 565, 566

Alsodes 10, 57, 82-83, 87, 90, 115, 118, 120-121, 123-127, 130, 201, 215, 239, 333, 336-338, 345, 508, 521

australis 83, 87, **109**, 215, 228, 243, 262, **323**, **346**, **523**

barrioi 83, 87, 120, 215, 228, 248, 255, 262

coppingeri 83, 89

bugoi 83, 87, 215, 228, 249, **255**, 262

igneus **79**, 82, 87, 215, 228, 262

kaweshkari 58, 83, 87, 215, 228, 262

montanus 83, 87, 124-125, 130, 215, 228, 248, 255

monticola 10, 83, 87, 120, 130, 215, 228, 262

nodosus 8, 14, 83, 87, **116**, 120, 215, 228, 247-248, 262, **345**, **429**

pebuenche 125

tumultuosus 83, 87, 120, 215, 228, 247, 255, 262

valdiviensis 83, 87, 215, 228, 262

vanzolinii 83, 87, 215, 228, 247-248, 255, 262

verrucosus 83, 87, 215, 228, 248, 262

vittatus 83, 87, 215, 228, 248, 262

Alsophis 9, 97, 264

Alytes 529

cisternasii 528

obstetricans 528

Amblyomma

argentinae 317

latum 317

parvitarsum 313, **317**, 321, 324

Ameiva ameiva 322

Anguis fragilis 361-362

Anolis 99, 141, 172, 551, 553, 562

Aphrastura

spinicauda 460

Aplectana 307

artigasi 311

chilensis 311

Aporomera 8

Arte rupestre 33, 36, 45

anfibiomorfos 37-40, 45

herpetomorfos 34

petroglifo 36, 41, 44

Ascaphus 336

Atelognathus 82-83, 88, 90, 115, 118, 122-123,
125-127, 199, 201, 214, 336-338

ceii 83, 88, 215, 228, 239, 262

grandisonae 83, 88, 215, 228, 262

jeinimenensis 83, 88, 120, 215, 228, 262, **347**

B

Baerietta 307, 320

chilensis 307, 310

Batrachochytrium dendrobatidis 61

Batrachophrynidae 115

Batrachophrynus 118

Batrachyla 10, 82-83, 88, 90, 115, 118, 122, 123-
127, 215, 219, 333, 336-340, 342, 344,
473, 517, 521, 524

antartandica 83, 88, 120, 215, 228, 248, 262,
340, 521, 536, **538**, 530

leptopus 10, 84, 88, **107**, 120, 215, 228, **236**, 262,
340, **438**, 506, 521, 530-531

nibaldoi 83, 88, 215, 228, **243**, **248**, **262**

taeniata 11, 13, 83, 88, 120, 124, 130, 215, 228,
247-250, 262, 308, 310, 313, 340-**341**,
348, 430, 472-473, 475, 506

Berberis empetrifolia 455, 462, 466

Biogeografía 16, 116, 123, 125, 137, 140-141,
154, 170, 177, 195, 197-199, 210-211,
218, 220, 241, 361, 415, 418

endemismo 61, 173, 195, 199, 205-207, 209-
217, 233, 235, 237, 242-245

glaciación 178, 197, 218-219, 249, 411

neotropical 119, 180, 307-308, 315, 336, 527

Bufo 16, 37, 39, 46, 58, 81-83, 89, 107, 115-117,
125, 129-130, 199, 201, 206, 212, 215,
247, 307, 333, 336-338, 340-341, 472,
507, 521, 535, 539

alvarius 436

arenarum 46, 116, 537

arunco 6-7, **31**, 36, 83, **112**, 115-117, **124**, 129-
130, 215, 228, 239, 247-249, 262, 339,
537

atacamensis 17, 37, 83, 115-117, **124**, 130, 215,
228, 247-249, 262, 338-**339**, 340-341,
349-351

chilensis Ver: *Bufo arunco* 36, 340-341, 459

crucifer 307

fernandezae 323

granulosus 323

marinus 35-36, 436

melanostictus 436

papillosus 83, 116, 130, 215, 228, 247, 249, 262,
340

rubropunctatus 10, 83, 116, 130, 215, 228, 246,
255, 262

spinulosus 8, 14, **59**, 83, 89, 116-117, 130, 215,
228, 239, 247-249, 262, 309, 319, **333**,
335, 337, 340-342, 348-350, **433**, 435-
437, 439-440, 444, 446, 472-473, 475,
504-505, 507, 537

variegatus 13, 83, 89, 116-117, 215, 228, 247-
248, **250**, 262, 340, **437**

Bufonidae 58, 81, 83, 86-87, 89, 107, 110, 114-
115, 119, 128, 200

Cacotus 13

Callopistes 6, 70, 93, 98, 149, 202, 216, 419, 464,
490, 493, 563-534

maculatus **3**, 6, 8-9, 18, **51**, **70**, 93, 98, 169, 185,
216-**217**, 229, 252, 255, 264, 391, 409,
456-457, 459-**460**, **463**-464, 466, 490,
568

Calotes

chiliensis 7

versicolor 362, 366

Calyptocephalella 111, 122-123

gayi Ver: *Caudiverbera caudiverbera* 89, 122

C

- Calyptocephalellidae** 89-90, 107, 110-111, 115, 122-123, 126
- Camada** 65, 391, 394, 396-397, 399, 402, 414, 417
progenie 291, 336, 569
- Cambio global** 47, 61, 197, 292
- Caretta** 92, 272
caretta 92, 240, 253, 255, 267, 271-272, 274-275, 278-279, **288**
- Caudiverbera** 39, 82, 84, 90, 115, 118, 122-126, 200-201, 215, 333, 336-338, 344, 472-473
caudiverbera 5, 9, 36, 39, 46, 84, 89, 120, 122-123, 215, 228, **233**, 248, 250, 255, 262, 309-310, 319, 333, 338, 340, 351, 472, 473-475, 505, 521, 530
- Ceilaemus** 100
- Centrorhynchus** 307, 309, 314, 319
- Centrura** Ver: *Phymaturus* 10, 98
- Ceratophryidae** 86, 88, 90, 107, 110-111, 115, 126-127
- Ceratophrys ornata** 436
- Chaenopodium** 463
- Chalcides merr** 367
- Chamaeleo**
bitaeniatus 361
lateralis 361
- Chaunus** Ver: *Bufo* 87, 115
arunco Ver: *Bufo arunco* 87
atacamensis Ver: *Bufo atacamensis* 87
rubropunctatus Ver: *Bufo rubropunctatus* 87
spinulosus Ver: *Bufo spinulosus*, *B. papillosus* 87
- Chelonia** 61, 92, 272
agassizii 271-272, 274-275, 281
japonica 275
mydas 64, 92, 240, 253, 267, 271-272, 275, 280-282, **289**, 298
- Cheloniidae** 62, 92, 272, 275, 278
- Chelonoidis chilensis** 240, 267, 317
- Citogenética** 81, 89-90, 163, 165-166, 170, 177, 186
cariológica 19, 116, 123, 182
cariotipo 20, 109, 129, 142, 150-151, 161, 164-165, 170-172, 174, 176-179, 182-185, 566
- Cladística** 130, 149
cladograma 118, 123, 211-214
- Clasificación**
citotaxonómica 165, 174
fenética 124, 150, 211
nomenclatura 7, 14, 53, 86, 91, 97-98, 100, 114-115, 118, 127, 129, 241
sistemática 17, 19-20, 53, 67, 81-82, 85-86, 91, 100, 107, 109, 111-114, 117-119, 121-122, 124-125, 127, 137, 139-141, 148, 150, 152, 154, 165-166, 172, 174, 198, 236, 269, 321, 344, 361
taxonomía 7, 17, 19, 53, 60, 61, 66, 79-80, 82, 86, 90-91, 97-99, 107, 111-114, 117, 121, 123-126, 129, 141, 149, 154, 165, 170, 182, 186, 197, 199, 203, 205, 209-210, 235-236, 241, 255, 269, 271, 275, 303, 306, 314, 321, 324, 337, 363.415, 427, 440, 445
- Clima** 166, 195, 197, 201-203, 206, 210-211, 215, 235, 348, 399, 411-413, 418-419, 469, 500
- Cloaca** 60, 361, 365, 401, 557-560
precloacal 64-65, 71, 557, 559-560, 565, 567
- Cnemidophorus** 322, 418
ocellifer 322
- Colmillos** 68-69
- Coloración** 5, 13, 33, 37, 71, 148-149, 275, 277, 279-281, 284, 345, 363, 373-374, 401, 486, 500-501, 527, 553, 562-563, 567
melanismo 415
- Colubridae** 68, 92, 97, 185-186, 200, 362, 408

- Comportamiento** 19, 119, 147, 361, 394, 401-402, 415-416, 446, 539
autotomía 67, 502
conducta 31, 35, 53-54, 59, 70, 147, 219, 339, 342-344, 403, 442, 464, 470, 483, 495, 503, 505, 517, 521-523, 526-527, 547, 554-559, 564-565, 568-569
competencia 54, 346, 351, 407, 417, 455, 485, 487, 522, 526-557, 562
cuidado parental 56, 90, 333, 335-337, 341-344, 569
interacción agonística 556, 561-562
interacción interespecífica 346, 547, 563, 565
interacción intraespecífica 351, 506, 523, 547, 554, 559, 563
marcaje 558-559, 564
neomelia 90, 127, 343
territorio 556-557, 561, 570
- Comunicación acústica** 517, 521, 539, 547, 553, 554, 563
bioacústica 19-20, 521
canto 5, 59, 115, 350, 483, 505-507, 519-524, 527-532, 533, 537-538
coro 524-527
oído 533-553
señal acústica 345, 505, 517, 527, 539, 550, 553-554, 567-568
saco vocal 333, 339, 341, 343-344, **519**, 527-528
vocalización 505-507, 519-522, 524, 529, 533, 536-537, 539, 547, 553, 568
- Comunicación química** 20, 65, 547, 557
alelomona 552, 564
exploración química 551, 555-558, 565
feromona 285, 552, 555-560, 562, 569
órgano vomeronasal 550-552, 560, 564
quimiorreceptor 550-551, 560, 564
señal química 528, 550, 553-557, 561, 564-567
- Comunicación visual** 527-528, 547
cabecceo 147, 553, 558-559, 561-562, 564
despliegue visual 553, 557, 559, 561, 564
señal visual 528, 550, 553, 562
- Conservación** 19, 100, 195, 199, 205, 210, 220, 233, 235-237, 244-245, 247, 249-254, 272, 287-292, 351, 361, 538
bioindicador 47, 235
contaminación 47, 61, 288, 291-292
- Cópula** 64, 391, 394, 398, 401-403, 405-407-409, 415, 410-414
amplexo 56, 58, 335, 520
apareamiento 274, 285, 335-336, 341, 402-403, 519-522, 527, 537
hemipene 64, 148
- Coronella** 8, 9
Cosmocerca 308, 321
chiliensis 311
Coturnix coturnix japonica 366-367
Crocodylurus 98
Crocodylus niloticus 64
- Cromosoma** 115, 161, 163-166, 170-174, 177-180, 182-186
aneuploidía 178-180
autosoma 171
diploidia 161, 164, 166, 170, 173-174, 180, 182, 183, 414
mecanismo robertsoniano 164, 179, 566
meiosis 165, 180 182, 414
mitosis 164
mosaicismo 161, 180, 182, 414
mutación 161-162, 164, 170-171, 175, 177-180, 185, 566
ploidia 161, 182
raza cromosómica 173, 175, 180
sexual 164, 171, 173, 182, 186
triploidia 161, 166, 173, 170, 414, 566
- Crotaphytus collaris** 567
Cryptoblepharus 93, 98
poecilopleurus **71**, 93, 409
Ctenoblepharis 13-14, 100, 151

Culebra de cola corta Ver: *Tachymesis chilensis*
8-9, 12, 34, 67
Culebra de cola larga Ver: *Philodryas chamissonis*
8-9, 12, 314, 366
Cupriganus 99
Cycloramphidae 86-87, 90, 107, 110-111, 115,
126-127, 129
Cycloramphus 9, 90, 129
Cyclorana alboguttata 436
Cystignathus 8, 11

D

Declinación de anfibios 61, 47, 235, 446
Depredador 58-59, 288, 320-321, 336, 344,
347, 393, 455-457, 460, 464, 467, 471,
473, 487, 519, 563-565, 567-569
canibalismo 319, 463, 568
Dermochelyidae 62, 92, 272, 275
Dermochelys 92, 272
coriacea 92, 240, 253, 255, 267, 271-277, 287
Dieta 20, 39, 58, 283, 286, 350-351, 415, 427,
429-432, 437-439, 442, 444-446, 453,
455-457, 460-464, 466-471, 473-476
carnivoría 280, 286, 319, 453, 460, 464, 466
herbivoría 147, 283, 399, 453, 461, 464-466,
468-469, 471, 473
insectivoría 468, 320, 399, 410, 456, 460, 462,
464-466, 468-469, 471
omnivoría 399, 438, 453, 459, 461-462
saurófaga 460, 565
Dimorfismo sexual 9, 12, 363, 399, 401, 407,
417, 562
Diplodactylus 8
Diplolaemus 67, 93, 150, 161, 170, 202, 216, 229
bibronii 10, 93, 216, 264
darwinii 93, 216, 229, 240, 264

leopardinus 93, 216, 229
sexcinctus 93, **203**, 216, 229, 264

Dipsosaurus dorsalis 552

Distribución

altitud 141, 174, 208, 219, 241, 337, 341, 364,
396-397, 402, 406-409, 410-411, 415-
418, 455, 463, 467, 473, 487, 493, 495-
496, 499, 501, 502, 507
alto-andina 410-411
altiplano 8-9, 15-16, 20, 46, 87, **197**, 487
bosque templado 40, 56, 123, 127, 129, 237,
307, 340, 520-521, 530-531
bosque temperado 238, 506-507
bosque valdiviano 215, **220**, 242, 250, 339
cisandina 16, 141, 151, 208, 412
latitud 61, 175, 179, 195, 199-202, 204, 206-
217, 219, 325-327, 351 396-397, 401,
407-409, , 414-416, 418-419, 456
patagónica 13, 15, 141, 182, 239, 418, 457
transandina 16, 141, 208
Diversidad biológica 47, 61, 100, 172, 195, 197,
220, 235, 237, 306, 327, 446

Dracaena 98

Dromicus 16, 97

E

Eimeria 308

liolaemi 308-309

Elapidae 69, 93

Eleutherodactylus coqui 336

Embrión 56, 63-65, 273, 362, 364-368, 375-
378, 393-394, 400-401
desarrollo embrionario 64, 344, 351, 359, 361,
363, 367, 394, 398, 401, 418-419

Enzima 69, 109, 124, 429, 432, 436-437-442

aloenzimático 91, 149-150, 183
isoenzima 81, 142, 149
Epibiontes 278, 280, 283, 286
Eretmochelys imbricata 275, 287
Escama 55, 65, **66**, 71, 148, 276-279, 281, 284,
362, 415, 553
escamación 142, 148-149
Especiación 20, 161, 163, 166, 172, 177-178,
180, 183, 186, 198, 217, 321, 322, 565-
567
coespeciación 321, 327
flujo génico 178, 218, 322, 565
Estrategia reproductiva 335, 336
oviparidad 64, 394, 396-397, 400, 405, 408-409
ovoviviparidad 400
viviparidad 64, 143, 361, 394, 396-397, 400,
405, 408-409, 411
Eulaemus 141-142, 144
Eupsophus 13, 17, 82, 84, 88, 90, 115, 118, 122-
127, 129-130, 201, 208, 215, 219, 239,
309-310, 319, 232, 333, 336-**339**, 340,
343-345, 474, 517, 521, 531, 533
calcaratus 13, 84, 88, **117**, 120, 130, 215, 228,
243, 248, 262, 309, 311, **320**, 344-345,
475, 503, 506-507, **531**-533, 537-538
contulmoensis 84, 88, 215, 228, 255, 262, 472,
474
emiliopugini 84-**85**, 88, 120, 215, 228, 243, 248,
255, 262, 312, 340, 344, 506-507, 523,
530-533
insularis 84, 88, 215, 228, 248, 262
migueli 84, 88, 120, 215, 228, 242, 248, 262,
312, 472
queulensis Ver: *Eupsophus septentrionalis* 120,
228, 263
nahuelbutensis 84, 88, **206**, 215, 228, 254, 262,
343, 472
roseus 8, 56, 84, 88, 120, 215, 228, 248, 263, 307,
309, 311-312, 340, 507

septentrionalis 84-85, 88, 215, 228, 249, 263
vertebralis 17, 84, 88, 215, 228, 242-243, 248,
263, 312, **504**

Eurolophosaurus nanuzae 322

Farancia abacura 64, 399, 401-402, 413

F

Fecundación 336

fertilización 335-336, 400, 406

Filogenia 19-20, 61, 79, 82, 90, 91, 96, 98, 100,
107, 109, 111-112, 114, 116-119, 121-
122, 125-127, 129-130, 139-147, 149-
151, 153-154, 161, 170, 172, 186, 198,
211, 220, 271-272, 321, 323, 412, 418-
419, 456, 508, 529, 539, 550, 55, 561, 565

G

Gametogénesis 391, 394, 399, 401, 407

Garthia Ver: *Homonota* 17, 100, 391, 460, 491,
408

Gekkonidae 96, 100, 200, 322, 362, 408, 554

Glándula 39-40, 57-60, 65, 67, 69-70, 96, 274,
367, 373, 557, 560

Gonatodes 100

Gorgoderina 306, 319

chilensis 309

valdiviensis 309

Gruñidor Ver: *Pristidactylus* 568

H

- Hannemania* 308
pattoni 308, 313
Heloderma horridum 67
suspectum 67
Hemidactylus 322
Mabouia 322
turcitus 362
Heminectes 19
Hibernación 359, 373-374, 398, 410, 412, 435, 437, 440, 508
Holocephalus 11
Homonota 18, 96, 100, 150, 202, 216, 229, 253, 397, 490-491, 494, 564
borelli 397
darwinii 395, 397, 417-418
dorbignyi 408
fasciata 397
gaudichaudi 8, **65**, 96, **140**, 216, 253, 264, **399**, 408, 460, **483**, 490-491, 491, 502
penai 96, 216, 229, 253, 264
whitti 397
Huevo 37, 43, 47, 55, 56, 61, 63-65, 373, 285-286, 288-292, 320, 333, 336-348, 364, 365-367, 396-397, 399-400, 402-403, 411, 415, 460-461, 474, 499
amnios 61, 63, 362, 365, 367
amniota 61, 63
anamniotica 63
anidación 273-274, 277, 280, 283, 285-292
cáscara 55, 64, 366
eclosión 56, 273, 338-340, 344, 347, 349, 351, 362, 364, 366, 391, 394, 399-401, 405, 408-410, 414
oviposición 273, 335, 337, 343, 351
vitelo 56, 65, 333, 339, 341, 345, 361, 367-368, 394-395, 398, 401-403, 405, 407, 410, 412-413, 416, 418
Hyla 307
cadaverina 436

- crucifer* 505
regilla 436
Hylorina 10, 82, 84, 88, 90, 115, 118, 122-127, 129, 200-201, 215, 333, 338, 340, 521
sylvatica 10, 84, 88, **113**, 120, 215, 228, 247, 248, 255, 263, 312, **427**, **517**, **522**, 530, 531

I

- Iguana chilena** Ver: *Callopistes maculatus* 6, 9, 34, 98
Insuetophrynus 17, 82, 84, 88, 90, 115, 118, 120, 122-127, 129, 199, 201, 215, 333, 336-338
acarpicus 84, 88, 126, 215, 228, 242, 248, 255, 263, 340
Isospora 308

K

- Kentropyx* 322
pelviceps 322

L

- Lacerta* 6, 360, 419
agilis 362
muralis 361
vivipara 361
Leiocephalus 99, 322
Leiosauridae 93, 99, 110, 494

Leiosaurus 11
Leiuperidae 86, 89-90, 107, 111, 125, 200
Leiuperus 8
Leiperidae 115
Lepidochelys 92, 272
olivacea 11, 92, 240, 253, 267, **269, 271-273**,
 275, 284-286, **290-291**
Lepidodactylus lugubris 96, 264
Leptodactylidae 81-83, 90, 107, 111, 114-115,
 117-119, 121, 125, 129, 200
Leptodactylus 307, 323, 508
ocellatus 435-436
pentadactylus 436
Limnomedusa macroglossa 123-124
Liolaemidae 99, 408, 464
Liolaemus 7-11, 13-16, 18-20, 46, 66-67, 71,
 91, 93, 100, 137, 140-143, 151, 202, 322,
 396-397, 404, 408
alticolor 93, 167, 174, 216, 229, 264, 396, 404,
 407, 458, 463, 487-488, 496
andinus 14, 93, 216, 229, 264, 313, 324
araucaniensis 93, 167, 216, 229, 264
atacamensis 93, **139**, 167, 179, **211**, 216, 229,
 240, 264
ater 168, **554**
auditovelatus 93, 216, 229, 264
austromendocinus 143
aymararum 167, 174, 396, 404, 406-407, 458,
 463
barbarae 93, 216, 229, 264
bellii 10, 16, 93, 144-145, 167, 216, 229, 264,
 324, 396, 404, 406-**407**, 410-411, 413,
455, 488, 492, 501-502, 555-556, 560,
 566
bibronii 10, 65, 93, 144-146, **165**, 167, 229, 264,
 408, 488
bisignatus 11, 94, **163**, 167, 179, 216, 229, 264,
 313, **323-324**, 396, 404, 406, 410, 488
bitaeniatus 144
brattstroemi 94, 167, 216, 229, 264
buergeri 14, 94, 143, 145-146, 167, 216, 229,
 264, 488
capillitas 143, 145-146
ceii 94, 143, 216, 229, 264, 465
chaltin 144, 488
chiliensis 7-8, 94, 142, 144-145, 161, 167, 171,
 174, 180-182, 216, 229, 264, 408, 414,
 488, **494**, 568
chillanensis 94, **137**, 145-146, 168, 216, 229,
 264, 313, 316, 324, 488
coeruleus 94, 144, 216, 229, 264
confusus 94, 216, 229, 264
constanzae 94, 167, 216, 229, 264, 408, 488, 492,
 497, 555
copiapoensis 67, 179, 396, 404, 406, **485**
cristiani 4, 144-145, 167, 216, 229, 264, 488
curicensis 4, 168, 216, 229, 264, 457-458, 463
curis 94, 167, 216, 229, 264, 457-458, 463, 488,
 491-492, 497, 568
cyanogaster 8, 94, 144-145, 167, 216, 229, 264,
 400, 408, 458, 488
darwini 97
dicktracy 45-146
donosoi 67, 241, 252, 264, 465
dorbigny 488
eleodori 408, 488, 555
elongatus 4, 94, 143, 145-146, 216, 229, 264,
 400-401, 417, 487-488, 492
enigmaticus 94, 216, 229, 264
erguetae 94, 216, 229, 264
erroneus 94, 216, 229
escarchadosi 94, **198**, 216, 229, 265
fabiani 94, 167, 216, 229, 265, 488, **496-497**,
 499, 567
filiorum 94, 216, 230, 265
fitzgeraldi 13, 94, 167, 216, 230, 265, 408, 488,
502, 556, 565
fitzingerii 8, 94, 230, 253, 265
foxi 94, 167, 216, 230, 265

fuscus 13, 94, 143, 145-146, 167, 179, 216, 230, 265, 324, 408, 457-458, 469, 467, 488, 492, 497, 499
gracilis 144-146, 488, 490
gravenhorstii 10, 94, 144-145, 167, 173, 180, 216, 230, 265, 359, 362, 366-369, 371, 376-377, 384, 396, 400, 404, 406, 410-411, 413-414
hajeki 94, 216, 230, 265, 458
hellmichi 94, 145-146, 167, 173, 179, 216, 230, 265, 408, 488
hernani Ver: *Liolaemus curicensis* 167, 458, 488
hermannunezi 94, 216, 230, 265
isabellae 94, 167, 216, 230, 265
islugensis 458, 488
jamesi 13, 66, 94, 167, **172**, 216, 230, 265, 306, 313, 324, 396, 404, 407, 458, 463, 487-488, 496, 555, 566, **569**
josephorum 167, 173, 179
juanortizi 66, 94, 216, 230, 265, 458, 463
kingii 10, 94, 216, 230, 265, 569
kolengh 94, 230
koslowsky 488, 490
kriegi 16, 94, 145-146, 167, 216, 230, 265, 488
kuhlmanni 168, 179, 252, 265, 396, 404, 406, 410, 458, 467-468
lemniscatus 94, 143, 145-146, 165, 168, 216, 230, 240, 265, 311, 324, 396, 400, 404, 406, 408, 410, 457-458, 467, 488, 492, 497, 500-502, **551**, 555, 561, 564-566
leopardinus 16, 94, 143, 145-146, 168, 216, 230, 265, 324, 396, 404, 406, 408, 410-411, **412**-413, 470, 488
lineomaculatus 13, 94, **152**, 216, 230, 265, 408
lopezi 265
lorenzmuelleri 16, 94, 216, 230, **239**, 252, 265, 488
lutzae 488
magellanicus 10, 65, 94, 216, 240, 230, 265, 252, 396, 400, 404, 406, 408, 412, 463, 488
maldonadae 94, 168, 216, 230, 265
manueli 94, 216, 230, 265
melaniceps 4, 216, 230, 265
melanopleurus 11, 94, 216, 230, 265
molina 265
monticola 16, 20, 95, 142, 143, 145-146, **161**, 168, 171-173, 175-178, 180, 186, 216, 218, 230, 265, 314, 324, 408, 457-458, 463, 465-466, 488, 492, 497, 499, 556-557, 560, 562, 566
moradoensis 95, 167, 216, 230, 245, 265
multicolor 14, 95, 216, 230, 265
multiformis Ver: *Liolaemus signifer* 168, 458, 463, 487
multimaculatus 488, 490
neuquensis 144-145
nigriceps 11, 95, 216, 230, **235**, 265, 316-317, 324
nigromaculatus 8, 16, 19, 95, 141-142, 145-146, 168, 177, 179, 216, 230, 266, 396, 404, 406, 410-**411**, 415, 417, 462, 470-471, 489, 497, 499-**500**, 570
nigroroseus 408-489
nigroviridis 95, 143, 145-146, **153**, **168**, 216, **230**, **266**, **303**, 308, 310-312, 314-316, 324-326, 396, 404, 406, 408, 410-411, 413, 465, 489, 565
nitidus 8-9, 64, 95, 143-146, 168, 171, 174, 216, 230, 252, 266, 314, 324, **370**, 408, 458, 465, 470-471, 489, 492, **498**-499, 502, 558
occipitales 487, 489, 497
olongasta 489-490
ornatus 14-15, **67**, 95, 216, 230, 266, 313, 324, 458, 487, 489
pantherinus 95, 216, 230, 266
patriciaiturrae 66, 95, 168, 216, 230, 266
paulinae 95, 216, 230, 266
petrophilus 143, 145-146

pictus 8, **68**, 95, **143**-145, 168, **183**, 216, 219, 230, 266, 308-309, **361**, **391**, 394, 397, **400**-401, 408, 417, 457-458, **461**-462, 467, 469, 471, 489, **549**, 562

platei 16, 95, **144**-146, 168, 173, 179, 216, 230, 266, **325**, 410, 462-463, 471, 489

pleopholis 95, 216, 230, 266

poconchilensis 95, 216, 230, 266

pseudoanomalus 490

pseudolemniscatus 95, 145-146, 165, 168, 173, 180, 216, 230, 266, 460, 489

puritamensis 95, 168, 216, 230, 266

quilmes 561-562

ramirezae 145-146

ramonensis 5, 216, 230, 245, 266

reichei 95, 216, 230, 266

robertmertensi 144-146

robertoi Ver: *Liolaemus vallecurensis* 95, 216, 230, 266, 489

rosenmanni 95, 168, 216, 230, 266

ruibali 489-490

sanjuanensis 487, 489

sarmientoi 95, 216, 230, 266

schroederi 16, 95, 144-145, 168, 216, 230, 266, **366**, 408, 489, 492

scolaroii 95, 216, 231, 266

signifer 8, 14, 95, 216, 231, 266, 396, 404, 407, 463, 500-502

silvai 95, 179, 231, 266, 459

stolzmanni 14, 95, 216, 231, 253, 266, **493**

tacnae 16, 93, 216, 231, 266

tenuis 8, 16, 95, 143, 145-146, 168, 171, 173, 180, 216, 231, 266, 240, 308-309, 311-312, 315-316, 324-325, 359, 362-**363**, 364-366, **368**-369, 371, 373-376, 378, 387, 396, 400, 404, 406, 410, 459-460, 467, 489, 492, 497, 499-501, **547**, 555-556, 558-559, 561-562

torresi 95, 216, 231, 266

valdesianus 95, 216, 231, 245, 266

vallecurensis 408, 489, 498

velosoi 95, 145-146, 216, 231, 266, 459

villaricensis 95, 145-146, 216, 231, 266

walkeri 168, 174, 264, 489

wiegmannii 489

zapallarensis 95, 143, 168, 179, 216, 231, 266, **318**, 396, 400, 404, 406, 410, **416**, 564, 570

zullyi 95, 231, 266

Lygosoma

entrecasteauxi 367

ocellatum 367

quoyi 367

M

Mabuya 65, 322

agilis 322

caissara 322

bistriata 322

frenata 322

macroryncha 322

megalura 362

Matuasto Ver: *Phymaturus palluma* 6

Mesocyclops 319

Metabolismo 54, 67, 442, 485, 501-502, 505, 507

calor metabólico 501

costo energético 502, 505, 527

tasa metabólica 502, 508

Metamorfosis 56, 333, 335-336, 339, 343-344, 347, 349-351, 505

desarrollo larvario 333, 335, 340, 344, 346, 348-349

larva 5, 19, 45, 55, 56, 60-61, 86, 90, 112, 122, 124-126, 128, 303, 307-308, 314, 317, 319-321, 324, 333-337, 339-346, 348-351, 474-475, 505

Microlophus 19, 95, 100, 137, 142, 148-150, 154,
161, 170, 183, 200, 202, 206, 216, 314,
322, 391, 396, 400-403, 406-407, 415-
416, 463-464, 489, 493
albermarlensis 322
atacamensis 96, 146, **148**-149, 169, 183, 216,
231, 266, 314, 396, 402-404, 407, **457**,
459, **462**-463, 487, 489, 492, 497, 499,
501
heterolepis 96, 148, 216, 231, 266, 408, 459, 464,
490
quadrivittatus 9, 96, **99**, 148-149, 183, 169, 216,
231, 240, 267, 394, 396, 402-404, 406-
407, 413, 416-417, 456, 459, 464, 470,
487, 490, 492
peruvianus 7, 148-149, 169, 183, 490, 497
tarapacensis 96, 148-149, 216, 231, 267, 314,
459, 464
theresioides 96, 148-149, 183, 216, **218**, 231,
267, 314, 395-396, 405, 459, 464-465,
468-470, 490
yanezi 96, 148, 216, 231, 267, 314, 459

N

Nannophryne Ver: *Bufo* 87, 89, 115, 117
variegata Ver: *Bufo variegatus* 13, 87, 117
Natrix
natrix 362
tessellata 362
Nectophrynoidea 336
Nematotaenia 336
dispar 320
Nothophagus 19, 123, 502

O

Odontogénesis 359, 361, 375-378
dientes 46, 68, 359, 375-378, 464
difiodonte 375, 377-378
polifiodonte 359, 375, 377-378
Ontogenia 345, 378, 556
cambio ontogenético 347, 453, 455, 465, 469-
470
ciclo de vida 56, 273, 318-321, 412
longevidad 291, 416-417
madurez sexual 269, 273, 393, 399, 401, 416-
417, 419
nacimiento 391, 394, 396-397, 399, 401, 405-
407, 414, 416, 418
ontogenética 9, 12, 319, 393, 469
paedomorfosis 55
senescente 393
sobrevivencia 336, 342, 394, 413, 418, 427, 567
Ochoristica 310, 315, 320, 326
anolis 320
Ophiataenia 307, 319
calamensis 310
noei 310
Opisthognomus 310, 315
Ornithodoros 316
puertoricensis 313, 317, 321, 324
Oswaldocruzia 312, 308
neghmei 312, 323

P

Parapharyngodon 315
sceleratus 310, 314, 322-323, 326
Parásito 303, 304-308, 314-319, 321, 323-327,
475
carga parasitaria 292

ectoparásito 303, 306-308, 317-318, 321, 324
 endoparásito 303, 306-307, 318, 321-322, 327
 hemoparásito 308
 hospedero 303-308, 314-327
Pelamis 69, 71, 93
platurus 93 267
Pharyngodon 315
Philodryas 92, 97, 150, 185, 202, 206, 216, 309,
 391, 490
aestivus 185
chamissonis 8, 65, 69-70, 92, **97**, 169, 185, 216,
 231, 252, 267, 309, 312, 314-315, 317,
 319, 409, 460, **470**, 490, 492, 502, 565-
566
elegans 9, 92, 216, 231, 409
olfersii 185
patagonensis 185
simonsii 13, 92, 216, 231, 267
tachymenoides 16, 92, 216, 231, 253, 267
Phrynosaura 150, 161, 170, 182, 253
Phyllobates terribilis 36
Phyllodactylus 96, 150, 184, 200, 202, 216, 391,
 408, 494
gerrhopygus 8, **91**, 96, 169, 184, 216, 231, 267,
 459-460, 563
heterurus 267
inaequalis 169, 184
Phymaturus 9, 71, 95, 98, 141-142, 144-145,
 150-151, 161, 182, 186, 200, 202, 216,
 391, 394, 396-397, 400, 405, 413, 489,
 493, 558
antofagastensis 150-151, 169, 397, 412-413, 417
dorsimaculatus 150-151
cf. flagellifer 397
indistinctus 169
mallimaccii 150-151, 169
palluma 6, 9, 65, 95, 150-151, 169, 182, 216,
 231, 253, 267, 313-314, **393**, 396, 465-
 466
patagonicus 169, 487, 489
punae 150-151, 393, 397, 401, 412-413, 417,
 500
tenebrosus 397, 412-413, 417
vociferator 95, 150, 182, 216, 231, 267, 393-394,
 396, 398, 401-403, 405-406, 412-414,
 417-418, 466, **486**, 489, 497, **558**
zapalensis 417
Physalemus gracilis 307
Physaloptera 312, 316, 320, 325
hispida 320
lutzi 312, 322, 323, 326
maxillaris 320
praeputialis 320
rara 320
Piel 36, 44-45, 55, 57, 59, 61, 63, 65-68, 70, 255,
 276, 374, 473, 499, 503, 507-558, 560
 callosidades 39, 40
 cromatóforo 57, 59, 374, 500
 dermis 57, 65-67, 374
 ecdisis 65
 epidermis 57, 65-66
 muda 65-66, 473
Pipidae 79, 82, 85, 110-111, 120-121, 238
Plasmodium 308
Plasticidad fenotípica 346, 351, 431, 434, 446
Plesiomicrolophus koepckeorum 148
Pleurodema 39, 58-59, 82, 85, 89-90, 115, 123-
 125, 199, 201, 212, 215, 333, 336-338,
 475, 517, 521
bufonina 10, 85, 88, 215, 228, **242**, 247, 249,
 263, 472, 475
marmorata 8, 85, 89, 120, 215, 228, 239, 263,
 472, 475
thaul 6, 7, **82**, 85, 89, 120, 130, **195**, 215, 228,
 239, 250, 263, 310-312, 321, 339-341,
343, **430**, 459, 472-475, 505-507, 517,
 519, 521, 524-**526**, 527-528, 530-531,
 536-537

Podarcis muralis 362
Polychrotidae 408
Polychrus 99
Prehispánica 33, 35, 41
 cultura 31-33, 35-37, 41, 43-45, 47-48
 leyenda 33, 43, 47, 246, 251
 mapuches 5, 43
 mitología 31, 44
 precolombina 5, 41, 47
Preñez 391, 394, 399, 401, 405, 407- 410, 413-414, 416, 492
 gravidez 285, 364, 369, 394, 400, 411
Pristidactylus 93, 99, 150-151, 161, 170, 182-183, 202, 209, 216, 267, 391, 409, 464-465, 490, 494, 499, 568
achalensis 151, 169, 182
alvaroi 93, 151, 183, 216, 231, 252
araucanus 151
casubatiensis 151
fasciatus 151
nigroiugulus 151
scapulatus 151, 490
torquatus 11, 93, **146**, 151, 169, 182, 216, 231, 253, 267, 407, 409, **453**, 464, **465**, 466, 490, 492, 497, 499, 501-502
valeriae 93, 151, 169, 182-183, 216, 231, 252, 267, 464, 459, 490, 568
volcanensis 93, 151, 169, 182, 209, 216, 231, 245, 252, 267, 409, 457, 459, 464, 490-493, 497, 499, 501-502, 567-568
Proctotretus 8, 10-11
Psamnophis 9
Pseudacris 519
Ptyodactylus 362
Python
molurus 433
regius 317
Pyxicephalus adspersus 436

R

Raillietiella 312, 317, 320
Rana
catesbeiana 436-437
esculenta 435-436
pipens 435-436
temporaria 435-436
Rana chilena Ver: *Caudiuverbera caudiuverbera* 5, 39, 47
Reproducción 19, 59, 128, 202, 205, 269, 273, 335-337, 340-341, 348, 351, 369, 373, 391, 393
 actividad gonadal 402-403, 406
 ciclo reproductivo 55, 335, 341, 371, 373, 394-397, 398, 401-403, 405, 412-413, 418
 época reproductiva 39, 59, 340, 343. 393, 555, 559-560, 562
 esfuerzo reproductivo 335, 348, 402, 405, 407
 partenogénesis 64, 180, 182, 361, 391, 394, 414, 418
 parto 394-395, 408-409
 sexual 64
Rhabdias 307, 310, 320
Rheobatrachus 56
Rhinella Ver: *Bufo*, *Chaunus* 87, 89, 115, 117
Rhinoderma 56, 82-83, 87, 90, 107, 111, 121, 126-127, 129, 201, 215, 333, 336, 338-340, 343-344, 521
darwinii 8, **12-13**, 56, 83, 87, 120, **128-129**, 228, 248, 255, 263, 309, 311, 319, 333, 339-341, 343-344, 475, 527
rufum 19, 56, 83, 87, 215, 228, 247, 255, 263, 333, 338-340, 343-344
Rhinodermatidae 83, 90, 107, 111, 115, 119, 127, 129, 200
Rudolphitrema 307
chilensis 309
physalaemi 307
rudolphi 307

S

Sapo (rana) africano Ver: *Xenopus laevis* 61, 238, 254

Sceloporus 141, 147, 172, 407, 411, 553, 562

grammicus 172

bicantbalis 401, 417, 419

poinsetti 407, 417

torquatus 407, 417

Scinax

acuminatus 323

Scincidae 93, 98, 322, 362, 408

Skrjabinelazia 312, 316, 320, 326

galliardii 316, 320

intermedia 316

Spauligodon maytacapaci 310, 315-316, 322-323, 325-326

Sphaerodactylus argus 362

Sphenodon

guntheri 63

punctatus 63

T

Tachymenis 16, 19, 92, 97, 150, 200, 202, 216, 391

chilensis 8, 45, 92, 216, 231, 267, 414

peruvianus 216, 231, 267, 409

Tarchica

granulose 436

torosa 436

Tarentola 419

Teiidae 65, 93, 98, 200, 456, 494

Telmatobius 8, 16, 19, 82, 84, 90, 115, 118, 122-127, 130, 199, 201, 206, 212, 215, 239, 322, 333, 336, 338

chusmisensis 84, 88, 215, 229, 263

dankoi 84, 88, 215, 229, 239, 263, 310

fronteriensis 84, 88, 215, 229, 239, 249, 263

halli 16, 84, 88, 215, 229, 239, 248, 263

laevis 84, 88, 215, 229

marmoratus 84, 88, 120, 130, 215, 229, 239, 248-249, 255, 263, 341, 472, 475, 507

pefauri 84, 88, 215, 239, 228, 248, 255, 263

peruvianus 8, 84, 88, 215, 229, 239, 247, 249, 255, 263, 472

philippii 84, 88, 215, 229, 263

vilamensis 84, 88, 120, 215, 229, 239, 249, 263

zapahuirensis 84, 88, 2120, 39, 215, 229, 248, 255, 263

Telmatobufo 19, 82, 84, 88, 90, 111, 115, 118, 122-123, 125, 127, 201, 215, 336-338, 345, 521

australis 84, 87, 89, 215, 229, 242, 255, 263

bullocki 16, 84, 89, 120, 215, 229, 248, 255, 263

venustus 84, 89, 120, 215, 229, 248, 255, 263

Temperatura 57, 203, 216, 218-219, 335, 340, 346, 350-351, 361, 373-374, 394, 402-403, 406-407, 410-411, 418-419, 432, 437, 464, 483-484, 486-497, 492-497, 499-500, 505-507

ambiental 64, 374, 407, 432, 485, 487, 493, 495, 501-502, 505-506

condición térmica 491-492, 495-496

corporal 53-54, 419, 464, 483, 485-486, 491, 494, 496, 499-500, 508

críticas 495

de campo 488-492, 508

operativa 495

seleccionada 488-491

Teoría de Digestión 430-431, 444-445

flexibilidad digestiva 427, 431-433, 435-436, 438-439, 442, 444-445

ingestión 68, 283, 320, 455

forrajeo óptimo 429, 456

nutriente 65, 344, 430-431, 434, 464

proceso digestivo 492

teoría de forrajeo 429-430
Termorregulación 19-20, 54, 374, 483, 485-487, 491-492, 495-498, 500-501, 503-504
conductual, termorregulación 486, 496
ectotermia 53-54, 292, 305, 394, 416-417, 432-433, 445, 485-487, 494, 500
endotermia 54, 305, 432, 485, 501
fisiológica, termorregulación 486, 498
heliotermo 491
homeotermos 485
poiquilotermos 485
termoconformistas 487, 490-491, 508
termorreguladores 487, 491
tigmotermo 491, 504
termobiología 486, 493, 495
Thamnophis sirtalis 362
Tortuga boba *Ver: Caretta caretta* 279
Tortuga cabeza *Ver: Caretta caretta* 279
Tortuga comestible *Ver: Chelonia mydas* 290
Tortuga golfina *Ver: Lepidochelys olivacea* 284
Tortuga laúd *Ver: Dermochelys coriacea* 276
Tortuga negra *Ver: Chelonia mydas* 272, 280-281
Tortuga olivácea *Ver: Lepidochelys olivacea* 284
Tortuga verde *Ver: Chelonia mydas* 280
Toxina 36, 58-59, 69.70, 96, 563
alucinógena 35-36
batracotoxina 36
bufotenina 35
ofidismo 70-71
veneno 36, 55, 65, 67-71, 96
Trachemys scripta 240, 267
Tracto reproductivo 400
ovarios 402
oviducto 64, 285, 337, 343, 359, 364-365, 367, 367, 371, 400-401
testículos 180, 401, 406, 410
útero 359, 367, 369, 371, 373, 394, 401, 413
Trichobatrachus robustus 342
Tropidonotus natrix 361

Tropiduridae 65, 93, 99, 200, 322, 408
Tropidurus 99, 148, 183, 314, 322
guarani 322
itambere 322
koepckeorum *Ver: Plesiomicrolophus koepckeorum*
148
melanopleurus 322
semitaeniatus 322
spinulosus 322
torquatus 322
Tupinambis 98

U

Uma 419
Urostrophus 99

V

Variación estacional 394, 435, 439, 468, 556
Varanus 67
Velosaura 100
Veversia 315
Vilcunia 100
Vipera aspis 363

X

Xenopus laevis 61, 82, 85, 120, 238, 254, 263, 436, 438, 445

COLOFON

Este libro se terminó de imprimir en octubre de 2008,
en los talleres de GraficAndes, Santiago de Chile.
Se utilizó en su diseño un Macintosh MacBook Pro
y los Softwares Indesign, Free Hand, Photoshop,
Microsoft Word e Illustrator.

Las familias tipográficas utilizadas fueron
Adobe Caslon Pro, Myriad Pro y Trade Gothic

Herpetología *de Chile*

Los anfibios y reptiles son estudiados conjuntamente en la rama de la zoología conocida como Herpetología.

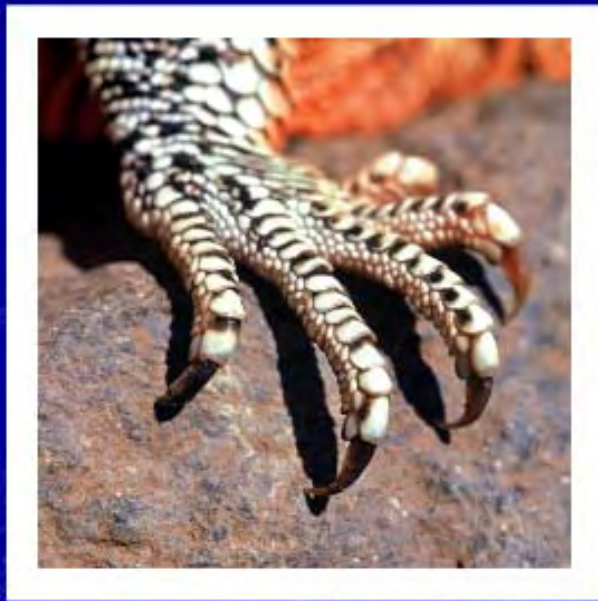
En Chile, los grandes aportes realizados al conocimiento herpetológico se remontan a las publicaciones "Batracios de Chile" de José Miguel Cej (1962) y "Reptiles de Chile" de Roberto Donoso-Barros (1966). Posteriormente a estas importantes obras, existe una extensa investigación en el área, que ha sido poco divulgada y de difícil acceso general.

Este libro es el primero, después de 42 años, en recopilar el conocimiento existente en diversos aspectos de la herpetofauna de Chile. Para ello, hemos reunido a diversos especialistas del país, en torno a un tema común, la herpetología en Chile; cada uno entrega un valioso aporte a esta edición. De igual forma, el trabajo de diversos fotógrafos ha contribuido a mostrar ésta impresionante diversidad herpetológica.

Esperamos que a través de esta recopilación se incentive el estudio y cuidado de la distintas especies de herpetozoos de Chile.

Las editoras





2008 Science
Verlag®

