

UCH-FC
Mag - EBE
E 773
C.1



**RELACIONES SISTEMÁTICAS DE CUATRO ESPECIES DE
LIOLAEMUS DE LAS REGIONES COSTERA E INTERIOR DEL NORTE
DE CHILE
(SQUAMATA-TROPIDURIDAE)**



Tesis
Entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Pablo Espejo San Cristóbal

Mayo, 2008

Director de Tesis: Dr. Alberto Veloso Martínez

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magíster presentada por el candidato

PABLO CRISTIAN ESPEJO SAN CRISTÓBAL

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 19 de Marzo de 2008.

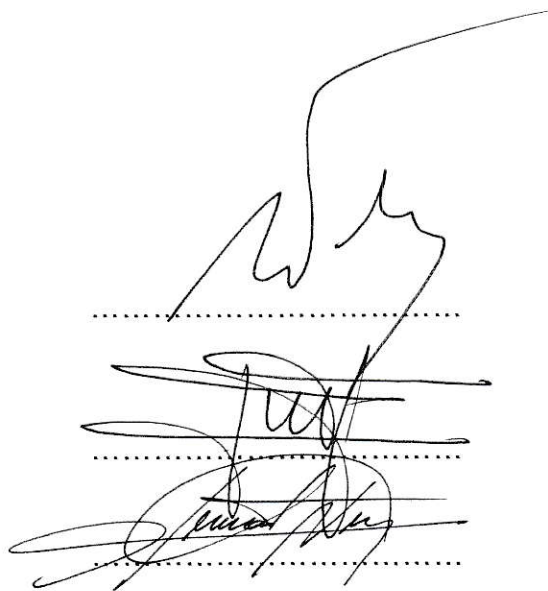
Director de Tesis:

Dr. Alberto Veloso M

Comisión:

Dr. Marcos Méndez

Dr. Herman Núñez



The image shows three handwritten signatures in black ink, each positioned above a horizontal dotted line. The top signature is the most prominent and appears to be the signature of the thesis director, Dr. Alberto Veloso M. Below it are two more signatures, which correspond to the commission members Dr. Marcos Méndez and Dr. Herman Núñez. The signatures are fluid and cursive in style.

A mis papás
A Pablo y Javiera
A Marcela

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar y de un modo colectivo a todos los que de una u otra manera contribuyeron a que se produjera este momento.

A Alberto Veloso. Nadie mas que yo puede decir con propiedad “por su paciencia infinita”, por su comprensión, por su estímulo, por los retos, por los buenos y los malos momentos.

A Patricia Iturra. No he olvidado todo lo que aprendí de ti, ni el apoyo y ni la amistad que me brindaste en los momentos malos que pasé durante la primera parte del desarrollo de esta tesis.

A Irma Northland y Juana Capetillo por su apoyo en terreno durante mis idas a Antofagasta y el cariño que me brindaron estando allá.

A Enrique Pereyra por su apoyo en terreno durante la captura de algunas de las poblaciones aquí estudiadas y por los buenos recuerdos.

A Eduardo Soto y Marcos Méndez por su amistad y disposición. Por sus comentarios y estímulo que me ayudaron a desarrollar algunas de las ideas contenidas en este trabajo. A Madeleine Lamborot por facilitarme algunos ejemplares para completar las mediciones. A Sergio Scott por ayudarme a procesar algunos datos de la tesis.

A mi familia por proveerme el sustrato de tranquilidad y felicidad necesarios para acometer esta última etapa y por soportar las trasnochadas.

INDICE DE MATERIAS**PÁGINAS PRELIMINARES**

| | |
|-----------------------|------|
| Página de título | i |
| Informe de aprobación | |
| Dedicatoria | ii |
| Agradecimientos | iii |
| Índice de materias | iv |
| Lista de tablas | vii |
| Lista de figuras | viii |
| Lista de abreviaturas | x |
| Resumen | xi |
| Abstract | xiv |

INTRODUCCIÓN 1

Hipótesis de trabajo 8

Objetivo General 9

Objetivos específicos 9

MATERIALES Y MÉTODOS 10

Poblaciones muestreadas y breve descripción de los sitios de capturas 10

| | |
|---|----|
| Caracterización de los sitios de muestreo | 10 |
| Caracterización de las poblaciones estudiadas y obtención de los caracteres para el análisis filogenético | 23 |
| Morfología Externa | 24 |
| Caracteres merísticos | 24 |
| Biometría | 26 |
| Descripción morfológica de las poblaciones estudiadas | 29 |
| Información cromosómica | 50 |
| Cariotipos | 50 |
| Medidas cromosómicas | 52 |
| Evidencia bioquímica | 53 |
| Análisis filogenético | 58 |
| Selección de taxa terminales | 58 |
| Selección de caracteres | 60 |
| Caracteres morfológicos | 60 |
| Merística | 60 |
| Biométrica | 60 |
| Caracteres cromosómicos | 61 |
| Método de análisis | 63 |
| RESULTADOS | 65 |
| Información cromosómica | 65 |

| | |
|---|-----|
| Cariotipos | 65 |
| Medidas cromosómicas | 73 |
| Evidencia bioquímica | 75 |
| Análisis Cladístico | 84 |
| Compatibilidad de caracteres | 84 |
| Análisis parciales | 85 |
| Caracteres morfológicos | 85 |
| Caracteres cromosómicos | 86 |
| Caracteres bioquímicos | 87 |
| Evidencia total | 89 |
| Relaciones en el grupo interno | 90 |
| Relaciones con el grupo externo | 95 |
| | |
| DISCUSIÓN | 96 |
| Selección de hipótesis | 96 |
| Monofiletismo del grupo nigromaculatus | 98 |
| Contraste información cromosómica | 102 |
| Interpretación taxonómica de los resultados | 107 |
| | |
| CONCLUSIONES | 109 |
| | |
| BIBLIOGRAFÍA | 111 |

LISTA DE TABLAS

| | | PÁGINA |
|-----------|---|---------------|
| Tabla 1: | Lista de ejemplares muestreados ordenados por población, número de colección y sexo | 12 |
| Tabla 2: | Codificación de caracteres merísticos para el análisis cladístico. | 25 |
| Tabla 3: | Listado de medidas corporales utilizadas en el análisis biométrico. | 27 |
| Tabla 4: | Caracterización morfológica de las poblaciones estudiadas | 30 |
| Tabla 5: | Número de ejemplares analizados por población. | 54 |
| Tabla 6: | Sistemas ensayados en el análisis bioquímicos. | 55 |
| Tabla 7: | Valores obtenidos para el porcentaje del complemento haploide representado por cada par cromosómico. | 74 |
| Tabla 8: | Caracteres cromosómicos considerados para el análisis cladístico y sus estados. | 76 |
| Tabla 9: | Valores obtenidos para el índice centromérico de cada par cromosómico en el cariotipo de las diferentes especies. | 79 |
| Tabla 10: | Sistemas enzimáticos considerados en el análisis cladístico, estructura cuaternaria y ejemplares en que se resolvieron. | 80 |
| Tabla 11: | Frecuencias génicas y valores de variabilidad genética intrapoblacional en las poblaciones estudiadas. | 82 |
| Tabla 12: | Caracteres bioquímicos incorporados al análisis cladístico y estados del carácter en las distintas poblaciones. | 83 |
| Tabla 13: | Valores obtenidos en el test de compatibilidad de caracteres | 84 |

LISTA DE FIGURAS

| | PÁGINA |
|-----------|--|
| Figura 1 | Ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas. 11 |
| Figura 2 | Dunas PN Pan de Azúcar, sitio de captura de la población de <i>L. bisignatus</i> . 13 |
| Figura 3 | Morro Moreno, sitio de captura de la población de <i>L. hellmichi</i> . 14 |
| Figura 4 | Requeríos PN Pan de Azúcar, sitio de captura de la población de <i>L. cf. platei1</i> . 15 |
| Figura 5 | Requeríos costeros Totoralillo, sitio de captura de la población de <i>L. cf. platei2</i> . 17 |
| Figura 6 | Dunas de Bahía Inglesa, sitio de captura de la población de <i>L. cf. platei3</i> . 18 |
| Figura 7 | Valle del Encanto, sitio de captura de la población de <i>L. cf. platei4</i> . 19 |
| Figura 8 | Entorno línea férrea Monte Amargo, sitio de captura de la población de <i>L. cf. velosoi1</i> . 20 |
| Figura 9 | Sectores aledaños fundición Paipote, sitio de captura de la población de <i>L. cf. velosoi2</i> . 21 |
| Figura 10 | Quebrada de La Chimba, sitio de captura de la población de <i>Liolaemus sp.</i> 23 |
| Figura 11 | Muestra poblacional de <i>L. darwini</i> . 32 |
| Figura 12 | Muestra poblacional de <i>L. nitidus</i> . 34 |
| Figura 13 | Muestra poblacional de <i>L. maldonadae</i> . 36 |
| Figura 14 | Muestra poblacional de <i>L. bisignatus</i> . 38 |
| Figura 15 | Muestra poblacional de <i>L. hellmichi</i> . 40 |
| Figura 16 | Muestra poblacional de <i>L. cf. platei1</i> . 42 |

| | | |
|-----------|--|----|
| Figura 17 | Muestra poblacional de <i>L. cf. platei</i> 2. | 43 |
| Figura 18 | Muestra poblacional de <i>L. cf. platei</i> 4. | 44 |
| Figura 19 | Muestra poblacional de <i>L. cf. velosoi</i> 1. | 46 |
| Figura 20 | Detalle de la variación en el diseño dorsal de <i>L. cf. velosoi</i> 1. | 47 |
| Figura 21 | Muestra poblacional de <i>L. cf. velosoi</i> 2. | 47 |
| Figura 22 | Detalle de la variación en el diseño dorsal de <i>L. cf. velosoi</i> 2. | 48 |
| Figura 23 | Muestra poblacional de <i>Liolaemus sp.</i> | 50 |
| Figura 24 | Cariotipo de <i>L. darwini</i> . | 65 |
| Figura 25 | Cariotipo de <i>L. nitidus</i> . | 66 |
| Figura 26 | Cariotipo de <i>L. maldonadae</i> . | 67 |
| Figura 27 | Cariotipo de <i>L. bisignatus</i> . | 68 |
| Figura 28 | Cariotipo de <i>L. kuhlmani</i> | 68 |
| Figura 29 | Cariotipo de <i>L. zapallarensis</i> | 69 |
| Figura 30 | Cariotipo de <i>L. hellmichi</i> . | 70 |
| Figura 31 | Cariotipo de <i>L. platei</i> . | 71 |
| Figura 32 | Cariotipo de <i>L. velosoi</i> . | 72 |
| Figura 33 | Cariotipo de <i>Liolaemus sp.</i> | 73 |
| Figura 34 | Dos hipótesis resultantes del análisis parcial sobre evidencia morfológica | 86 |
| Figura 35 | Dos hipótesis resultantes del análisis parcial sobre evidencia cromosómica | 87 |
| Figura 36 | Dos hipótesis resultantes del análisis parcial sobre evidencia bioquímica | 88 |
| Figura 37 | Distribución de frecuencias de los árboles analizados mediante búsqueda exhaustiva, sobre evidencia total. | 89 |

| | | |
|-----------|---|-----|
| Figura 38 | El set de árboles más parsimoniosos construido mediante búsqueda heurística, sobre evidencia total. | 92 |
| Figura 39 | Árbol de consenso estricto para el conjunto de taxa sobre evidencia total. | 94 |
| Figura 40 | Vista de la cumbre de Cerro Moreno | 97 |
| Figura 41 | Filograma de la hipótesis seleccionada | 101 |
| Figura 42 | Posibles vías de diferenciación cromosómica en <i>Liolaemus</i> . | 105 |

RESUMEN

Las lagartijas del género *Liolaemus* son un grupo de taxa que se extiende por todo el cono sur de América, ocupando una gran variedad de ambientes en ambos lados de la Cordillera de Los Andes. Presentan gran versatilidad ecológica y rasgos diversos, lo que ha llevado en distintos momentos a la identificación de grupos de especies que aparecen, con mayor o menor sustento asociados a zonas geográficas o ambientes particulares.

En la zona costera e interior del norte de Chile existe el denominado “grupo *nigromaculatus*”, el que agrupa a un conjunto relativamente numeroso de especies. Este grupo de taxa es interesante ya que: i) aparece caracterizado por un cierto grado de afinidad morfológica de las especies que lo constituyen, los estudios taxonómicos posteriores han revelado visiones contrapuestas sobre la naturaleza polimórfica o politípica de algunas de ellas, ii) el grupo aparece claramente diferenciado de los demás *Liolaemus* del norte de Chile, los que siguen una distribución preferentemente andina, iii) se ha sugerido la posible existencia de subconjuntos de especies distintos dentro del grupo *nigromaculatus* y iv) no se han abordado con igual intensidad las eventuales relaciones evolutivas del grupo, con los restantes *Liolaemus* de la región. Dentro de este escenario, la información cromosómica generada en nuestro grupo durante los últimos años muestra un alto grado de diferenciación cariotípica en algunas de estas especies, así como también la posible ocurrencia de mecanismos de cambio distintos en diferentes especies, los que darían cuenta de la variabilidad observada a este nivel en aquel grupo

de especies. Este último hecho resulta relevante ya que sugeriría la posible existencia de orígenes evolutivos diversos entre sus especies constituyentes.

En el presente estudio se realizó un análisis de la variabilidad morfológica, cromosómica y bioquímica en un conjunto de especies y poblaciones pertenecientes al complejo *nigromaculatus*, con el objeto de integrar la información obtenida en cada nivel a una proposición filogenética mediante el uso de metodología cladista. En el análisis se incluye por primera vez a *L. hellmichi*, especie afín de la Península de Mejillones, que no había sido considerada en estudios anteriores.

Los resultados demuestran la condición monofilética del grupo *nigromaculatus* (100% bootstrap), el que se compone de dos clados distintos, el grupo *nigromaculatus sensu stricto* y el grupo *platei*. Ambos se ven sustentados por el hecho de compartir una cantidad importante de sinapomorfias y valores altos de bootstrap. La diversidad del grupo *platei* estaría subestimada, quedando pendiente la descripción de nuevas especies.

La inclusión de *L. hellmichi* en el grupo *platei* se ve plenamente justificada en la hipótesis filogenética resultante. Además se observa que dentro del grupo *platei* la afinidad entre especies estaría fuertemente asociada a la proximidad geográfica de las mismas, lo que tendría que ver con la fragmentación que generan los ambientes desérticos sobre el rango distribucional de estos lagartos.

Las relaciones del grupo *nigromaculatus sensu lato* con las restantes especies de *Liolaemus* cis y transandinas deberán ser resueltas en futuros estudios mediante el uso de caracteres más resolutivos.

ABSTRACT

The small *Liolaemus* lizards are a group of species distributed in the Southern tip of South America, occurring in a great variety of environments at both sides of the Andes Ranges. They are ecologically and morphologically diverse, allowing the identification of species subgroups closely associated to geographic zones or unique environments.

In the coastal and inland zone of northern Chile exists the denominated "*nigromaculatus* group", which has a relatively numerous set of species and subspecies. This group is interesting since: i) it appears characterized by a certain degree of morphological affinity among its species, however recent taxonomic studies have revealed different visions on their polymorphic or politypic nature, ii) the group appears differentiated from other *Liolaemus* of northern of Chile, whose distributions are mainly the Andes range, iii) it has been suggested the possible existence of subgroups of different species within the *nigromaculatus* group and iv) there has been only a few studies on the evolutionary relationships of the group, like a whole and with the other *Liolaemus* of the region. Within this scenario the chromosomic information generated in our group during the last years also shows a high degree of karyotypic differentiation of some of these species. This is important because it suggest the existence of diverse evolutionary origins among the *nigromaculatus* species.

The main objective of this work was to make an analysis of the morphologic, chromosomic and biochemical variability in a set of species and populations pertaining to the *nigromaculatus* complex, to generate a phylogenetic proposal on the basis of total evidence. In this analysis for the first time is included *L. hellmichi*, from the Peninsula of Mejillones, which had not been considered in previous studies.

Results demonstrate the monophyletic condition of the *nigromaculatus* group (100% bootstrap). Within it, two clades are recognized, the *nigromaculatus sensu stricto* group and the *platei* group. Both are supported by an important amount of shared synapomorphies and high values of bootstrap. The diversity of the group *platei* would be underestimated, being left the description of new species pending.

The inclusion of *L. hellmichi* in the *platei* group is supported in the resulting phylogenetic hypothesis. Among these species group, the affinity between populations would be strongly associate to geographic proximity in the context of the fragmentation imposed by the extreme aridity on its distribucional range.

The relationship of the *nigromaculatus* group *sensu lato* with the remaining cis and transandean *Liolaemus* species, remain to be solved in future studies using more resolute characters.

INTRODUCCIÓN

El género *Liolaemus* es uno de los más diversificados entre los Iguania, ocupando actualmente un amplio rango distribucional sobre el cono sur de América. Sus especies se encuentran en ambientes diversos en ambos lados de la Cordillera de los Andes, desde la costa atlántica de Brasil a la costa pacífica del centro y sur de Chile, y desde las altas cordilleras de Bolivia y Perú a las planicies bajas del extremo sur (véase Donoso-Barros, 1966; Peters y Orejas-Miranda, 1986; Cei 1986, 1993).

El conocimiento del número de especies de lagartijas comprendidas en el género, así como su modalidad de distribución, han constituido temas de gran interés desde las primeras descripciones de Lesson a comienzos de siglo XIX, de modo que a través del aporte de diversos autores se ha ido estructurando el cuadro general de la riqueza de *Liolaemus* que conocemos hoy en día (Müller y Helmich, 1933; Hellmich 1951, 1952; Donoso-Barros 1966; Fuentes y Jaksic 1979; Valencia y Veloso 1981; Laurent 1983; Cei 1986; Veloso y Navarro 1988; Núñez y Jaksic 1992; Pincheira-Donoso y Núñez 2005) sin que exista aún un consenso respecto del tema.

Dadas su amplitud distribucional y ecológica, un aspecto recurrente en varios trabajos acerca de *Liolaemus* es el que se refiere al reconocimiento de subgrupos dentro del género siguiendo distintos criterios, entre los que predominan los de afinidad morfológica (Donoso-Barros 1966, Núñez y Yañez 1983, Laurent, 1985, Cei 1986) y biogeográficos (Hellmich 1951, Valencia y Veloso 1981).

La incorporación de nuevas técnicas de análisis más resolutivas, ha permitido profundizar en el conocimiento de la diversidad biológica en el género e ir

comprendiendo la variedad y complejidad de los factores y mecanismos implicados en la evolución de este elevado número de taxa.

Uso de caracteres cromosómicos

Uno de los mayores aportes para avanzar en el conocimiento de *Liolaemus* ha provenido del ámbito de los estudios cromosómicos, que se iniciaron en los años 70'. Las evidencias cariológicas han permitido entrar en el problema de la definición taxonómica, así como también en los mecanismos de especiación que contribuirían a dar cuenta de su amplitud actual en términos del número de su especies. En una primera etapa los estudios cariológicos en *Liolaemus* tuvieron un carácter descriptivo (Formas 1976; Lamborot y col. 1979; Navarro 1981), pero con posterioridad el interés se fue centrando en el reconocimiento de los mecanismos involucrados en el origen de la variabilidad observada a nivel del cariotipo, su posible papel en el establecimiento de barreras de aislamiento reproductivo y en el surgimiento de nuevas especies (Lamborot 1989, Iturra y col., 1994). El hallazgo de un sistema cromosómico de determinación del sexo en *L. lemniscatus* (Espejo 1989), extendido actualmente a más de 30 especies del género, constituye otro avance que contribuye a la definición del problema central de esta tesis y al reconocimiento de subgrupos y tendencias de cambio dentro de *Liolaemus*.

Uso de caracteres bioquímicos

Otro avance importante proviene de la utilización de caracteres bioquímicos mediante la técnica de electroforesis, la que se comenzó a implementar a partir de la década de los años 60' (Hubby y Lewontin 1966, Lewontin y Hubby 1966, Powell 1975). En Reptilia contribuyó a incrementar el nivel de resolución de los estudios taxonómicos y evolutivos realizados en las últimas décadas.

En *Liolaemus*, la utilización de caracteres bioquímicos se ha implementado para reforzar diagnosis taxonómicas en el grupo *nigromaculatus* a partir de la presencia o ausencia de determinados electromorfos (Ortiz, 1976, 1984), así como para el reconocimiento de poblaciones locales y la caracterización del grado de divergencia genética asociado a distintos niveles de la jerarquía taxonómica (Navarro 1983). En una aproximación distinta, la evidencia bioquímica también ha sido utilizada para evaluar la relación entre el nivel de variabilidad genética y la variabilidad ambiental que enfrentan las especies de *Liolaemus* (Espejo, 1989), encontrándose una correlación positiva entre ambos parámetros al comparar especies de distribución restringida con especies de amplia distribución.

Más recientemente Young-Downey (1998) utilizó este tipo de evidencia sobre un extenso grupo de especies en el marco de un análisis sistemático filogenético (loci enzimáticos como caracteres y sus alelos como estados del carácter), lo que la llevó a reafirmar: i) el carácter monofilético de *Liolaemus sensu lato* (incluyendo a *Vilcunia sylvanae*), ii) la subdivisión de aquel en dos entidades distintas *Liolaemus* y *Eulaemus* y

iii) a señalar que el cladograma de área para este género no se ajusta a los modelos biogeográficos propuestos previamente para el cono sur de Sudamérica en 1976.

Uso de caracteres moleculares

A partir de la última década del siglo pasado, los estudios moleculares aplicados al ámbito de la evolución biológica se centraron fuertemente en el ADN, tanto nuclear como mitocondrial, dado que por su intermedio se puede medir, con menos ruido, lo que ocurre a nivel del genotipo en un grupo problema y a partir de ello realizar una mejor inferencia acerca de lo que ocurre a nivel de taxa, ya sea en la dimensión temporal (patrón filogenético) o espacial (estructura genética de las poblaciones que los constituyen); patrón macro y microevolutivo en palabras de Funk y Brooks (1990).

En el caso de *Liolaemus*, en años recientes ha habido algunas aproximaciones al problema de su diversidad y evolución utilizando información extraída del ADN. En un análisis filogenético que utiliza secuencias mitocondriales correspondientes a regiones codificantes (785 sitios filogenéticamente informativos) y sobre un conjunto de 64 especies que representan la diversidad de *Liolaemus sensu lato*, Schulte et al (1999) concluyen que: i) la monofilia de las dos entidades de rango subgenérico, a estas alturas ampliamente reconocidas dentro de Liolaeminae, el grupo argentino ("*Eulaemus*") y el grupo chileno ("*Liolaemus*", *sensu stricto*), aparecen bien sustentadas, ii) *Liolaemus* y *Eulaemus* se habrían separado hace unos 13 millones de años, iii) en la historia evolutiva de este conjunto de especies sobre el cono sur de América habría habido varios eventos sucesivos de vicarianza y dispersión y iv) la estimación más corta para la filogenia del

grupo sugiere que *Liolaemus* se habría originado en la zona andina o en las tierras bajas al este de Los Andes. En un enfoque distinto, Espinoza y Lobo (2001) abordan las relaciones de un conjunto de 22 especies cis y transandinas de los grupos *alticolor* y *elongatus* utilizando una combinación de secuencias del gen 12S rRNA (95 sitios informativos) y caracteres morfológicos. De sus resultados concluyen que: i) por separado, los datos moleculares y los no moleculares producen topologías similares y que ii) la hipótesis filogenética basada en el uso combinado de ambos sets de datos sustenta la monofilia de ambos grupos de especies.

El grupo nigromaculatus

Dentro de este cuadro complejo, en el que se conjugan distintas visiones respecto a la evolución de *Liolaemus*, existe al menos un consenso en relación al reconocimiento de las dos principales entidades trans andinas: *Liolaemus* y *Eulaemus*, las que se ven sustentadas por un conjunto de sinapomorfias en distintos niveles de análisis, habiendo reportes de unas pocas especies que se encontrarían en ambos lados de la cordillera andina.

En *Liolaemus* (*sensu stricto*), uno de los grupos más numerosos y sobre el que existe menos claridad en términos taxonómicos y evolutivos, es el denominado “grupo nigromaculatus” que habita principalmente las regiones costera e interior del norte de Chile. Ya en los primeros trabajos de Müller y Hellmich (1933) se señala la afinidad morfológica entre sus taxa lo que llevó a asignarles el rango de subespecies (*Liolaemus nigromaculatus nigromaculatus*, *L. n. kuhlmani*, *L. n. zapallarensis*, *L. n. bisignatus*, *L.*

n. atacamensis, *L. n. copiapoensis*, *L. n. sieversi*, *L. n. ater*). Hellmich (1951), en base a una caracterización ecológica, refuerza la idea de reconocer a éste como un conjunto de grupos raciales distribuidos sobre un espacio geográficamente continuo, pero ecológicamente fragmentado, en la zona norte del país, poniendo énfasis en las diferencias que existirían en las características del hábitat de sus taxa.

Ya a fines del siglo pasado, la mayor contribución al conocimiento de este grupo proviene de los trabajos de Ortiz, sobre la base de evidencia bioquímica (Ortiz, 1976) y morfológica-ecológica (Ortiz 1981), la que lo lleva a concluir que dentro de este grupo de taxa, se reconocerían dos conjuntos distintos conformados uno, por las especies del norte, más pequeñas, asociadas a ambientes desérticos y costeros, las que ocuparían dunas y médanos (*L. bisignatus*, *L. copiapoensis* y *L. nigromaculatus*, a las cuales agrega *L. platei* y *Lsp2* (actual *L. velosoi*) y otro conformado por las especies de mayor tamaño, distribuidas más al sur y ocupando principalmente roqueríos y áreas de matorral sobre la franja costera (*L. zapallarensis*, *L. kuhlamni* y *L. spl* (actual *L. silvai*). Dentro de este último conjunto, considera a las formas *L. n. ater* y *L. n. sieversi* como subespecies de *L. zapallarensis*.

Otra fuente importante de información que aporta a la definición del problema central de esta tesis y constituye un avance en el conocimiento de este grupo de taxa, proviene de los datos cromosómicos no publicados¹ de nuestro grupo de trabajo los que permiten el reconocimiento de patrones comunes a subconjuntos de diversa extensión dentro de

¹ *El cariotipo de Ctenoblepharys adspersus y se relación con el de otros trpiduridos de la región.* Espejo P., Veloso A y P. Iturra. Trabajo en preparación.
Sex chromosome systems XX/XY in chilean species of Liolaemus genus (Squamata-Tropiduridae). Espejo P., P. Iturra y A. Veloso. Trabajo en preparación.

Liolaemus (sensu lato). En específico para las especies de *Liolaemus* de la franja costera de la zona norte de Chile, se reconoce un patrón cariotípico caracterizado por números diploides altos $2n= 38$ a 40 y un número variable de elementos telo y subtelocéntricos. Esta variabilidad en los cromosomas telo y subtelocéntricos, que modifica los NF dentro del grupo, es uno de los factores que sugiere la necesidad de profundizar en el estudio de los *Liolaemus* de las zonas costera e interior del norte del país.

Igualmente determinante en la definición del tema de esta tesis es el hecho de que la recolección de ejemplares en localidades distintas a las previamente prospectadas en la regiones II, III y IV ha dejado en evidencia, por un lado, algunos problemas de determinación en varias especies al haber áreas de simpatría, variaciones clinales en la morfometría y un alto grado de sobreposición y cripticidad en los caracteres diagnósticos, de modo que no sabemos si en el grupo *nigromaculatus* están incluidas especies politípicas o polimórficas (y por tanto no hay claridad respecto al número de entidades que incluiría) y, por otro, no están claras sus relaciones evolutivas, ni dentro del grupo, ni con los restantes *Liolaemus*, tanto al este como al oeste de Los Andes.

Se está entonces en presencia de un conjunto de taxa diversos, cuyas relaciones evolutivas no se encuentran resueltas y que además se distribuye sobre un espacio geográfico que ha estado sometido a cambios geológicos y climáticos de gran magnitud durante los últimos 20 millones de años (Hartley y Chong, 2002; Marquet 1989; Latorre et al. 2002).

En el presente estudio, se abordan las relaciones evolutivas dentro del complejo *nigromaculatus*, con énfasis en las especies del denominado grupo *platei*, desde una aproximación cladista y utilizando diferentes conjuntos de caracteres, ya que dentro del

género aparece menos explorado y poco resuelto, tanto en sus relaciones internas, como con otros Liolaeminae de la región.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Hipótesis 1:

Las especies asignadas al *grupo nigromaculatus* constituyen un conjunto monofilético de taxa, distinto de los restantes *Liolaemus* de la región.

Hipótesis 2:

Considerando la amplitud de su rango distribucional y la fuerte fragmentación del espacio geográfico en que habita, el número de especies que lo componen podría ser mayor que el reconocido actualmente.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es actualizar la diversidad biológica del grupo *nigromaculatus* y establecer las relaciones evolutivas entre las poblaciones bajo estudio.

Los objetivos específicos son:

- i) Caracterizar a las poblaciones estudiadas desde el punto de vista de su morfología (diagnóstico) y su patrón distribucional.
- ii) Determinar sus niveles de variabilidad
 - a. Morfológica
 - b. Cromosómica
 - c. Bioquímica
- iii) Proponer una hipótesis filogenética para las especies del grupo *nigromaculatus*

MATERIALES Y MÉTODOS

Poblaciones estudiadas y breve descripción de los sitios en que se realizaron las capturas

Se muestreó un total 12 poblaciones, las que se desglosan por taxa y por número de colección según el detalle que se observa en la tabla 1, más adelante. De estas 9 poblaciones, se obtuvo un total de 100 ejemplares, 55 machos y 45 hembras, entre las localidades de Mejillones ($23^{\circ}25' \text{ S} / 70^{\circ}31' \text{ O}$) y Ovalle ($30^{\circ}43' \text{ S} / 71^{\circ}22' \text{ O}$) en altitudes que van entre los 0 y los 1300 msnm (figura 1).

Caracterización de los sitios de muestreo.

Esta caracterización incluye:

1. la ubicación de las poblaciones
2. las especies de reptiles que se encuentran en simpatria con ellas
3. las principales especies de plantas presentes en cada sitio y resgos generales del paisaje

L bisignatus (BIS): Esta población fue capturada en las dunas de la planicie costera del PN Pan de Azúcar, Región de Atacama ($26^{\circ}10' \text{ S} / 70^{\circ}40' \text{ W}$). La localidad se encuentra unos 100 km al norte de la localidad tipo de la especie y dentro del rango previamente señalado para *L bisignatus*. Los ejemplares fueron capturados en el sector de dunas que se encuentra inmediatamente encima de la línea de más alta marea (a nos

FIGURA 1

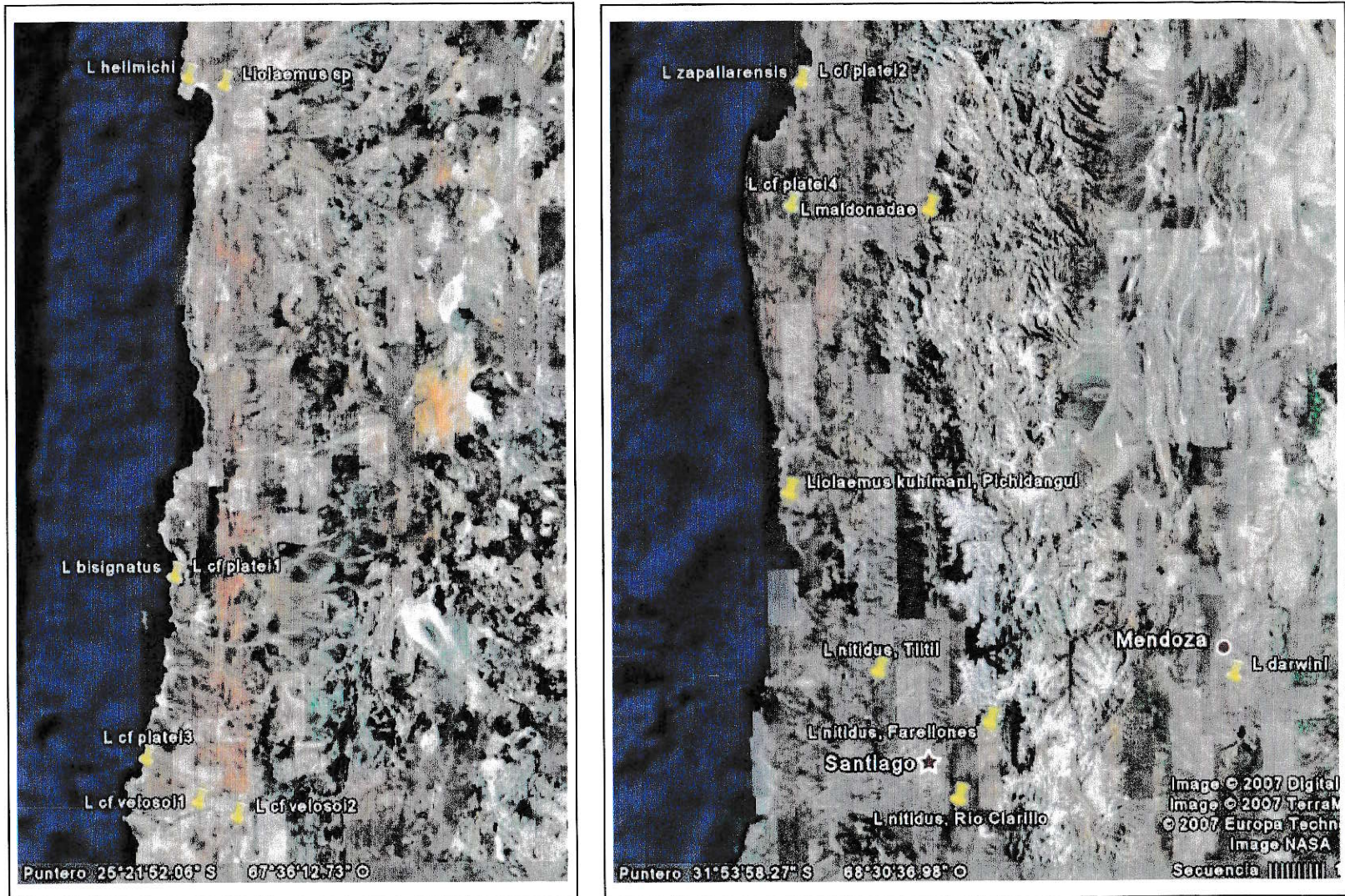


Figura 1: Ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas.

TABLA 1

IDENTIFICACIÓN DE LAS POBLACIONES MUESTREADAS

| ESPECIE | CÓDIGO POB. | UBICACIÓN GEOGRÁFICA | | NÚMERO EJEMPLARES | | | | |
|----------------------------|-------------|----------------------|--|-------------------|-----------|-----------|------------|-------------------------------------|
| | | COORDENADAS | REFERENCIA | ALTITUD | ♂ | ♀ | | TOTAL |
| <i>E darwini</i> | DAR | 33°04' S / 68°48' O | Chacras de Coria, Mendoza, Prov de Cuyo, Argentina | 922 msnm | 7 | 5 | 12 | 2 ^{do} Grupo externo |
| <i>L nitidus</i> | NIT | 33°43' S / 70°29' O | Río Clarillo, Pirque, Región Metropolitana | 871 msnm | 4 | 4 | 8 | 1er Grupo externo |
| | | 33°20' S / 70°17' O | Farellones, Región Metropolitana | 2849 msnm | | | | |
| | | 33°04' S / 70°56' O | Quebrada de Alvarado, Til til, Región Metropolitana | 728 msnm | | | | |
| <i>L maldonadae</i> | MAL | 30°41' S / 70°41' O | Los Molles, interior de Ovalle, IV Región | 1745 msnm | 6 | 3 | 9 | Grupo interno (sometido a análisis) |
| <i>L bisignatus</i> | BIS | 26°08' S / 70°39' O | PN Pan de Azucar, III Región | 16 msnm | 3 | 5 | 8 | |
| <i>L cf. kuhlmani</i> | KUHL | 32°09' S / 71°29' O | Cerro Santa Inés, Pichidangui, IV Región | 635 msnm | 1 | 1 | 2 | |
| <i>L cf. zapallarensis</i> | ZAP | 30°04' S / 71°21' O | Totalalillo, al sur de Coquimbo, IV Región | 19 msnm | 1 | 1 | 2 | |
| <i>L hellmichi</i> | HELL | 23°28' S / 70°35' O | Morro Moreno, Península de Mejillones, II Región | 1100 msnm | 7 | 5 | 12 | |
| <i>cf. L platei</i> | PLA1 | 26°08' S / 70°39' O | PN Pan de Azucar, III Región | 16 msnm | 6 | 6 | 12 | |
| | PLA2 | 30°04' S / 71°21' O | Totalalillo, al sur de Coquimbo, IV Región | 74 msnm | 5 | 7 | 12 | |
| | PLA3 | 27°06' S / 71°51' O | Bahía Inglesa, costa de Copiapó, III Región | 24 msnm | 6 | 2 | 8 | |
| | PLA4 | 30°43' S / 71°22' O | Valle del Encanto, interior de Ovalle, IV Región | 135 msnm | 9 | 3 | 12 | |
| <i>cf. L velosoi</i> | VEL1 | 27°20' S / 70°30' O | Monte Amargo, 20 km al O de Copiapó, siguiendo carretera a B Inglesa | 254 msnm | 6 | 6 | 12 | |
| | VEL2 | 27°25' S / 70°17' O | Estación de Paipote, 20 km al este de Copiapó | 436 msnm | 6 | 6 | 12 | |
| <i>Liolaemus sp</i> | LSP | 23°53' S / 70°34' O | Quebrada de la Chimba, 19 km al norte de Antofagasta | 595 msnm | 7 | 5 | 12 | |
| | | | | | 74 | 59 | 133 | |

30 m). Estos lagartos tienen costumbres psamófilas, aunque también se ocultan en los espacios que quedan bajo las raíces de los arbustos rastreros que crecen sobre la arena. Entre estos últimos se encuentran *Argylia radiata*, *Mesembrianthemun sp*, *Calandrinia grandiflora*, *Nolana sp*, *Stipa tortuosa* (Figura 2). En el sector, el único Liolaeminae que se encuentra presente es *L platei*, aunque utilizando un microhábitat distinto. Respecto a otros reptiles, en los roqueríos de la costa se encuentra *Microlophus atacamensis* y más hacia el interior, es posible observar lagartijas del género *Garthia* (Geckonidae) y del género *Callopistes* (Teiidae). De esta población se capturó un total de 8 ejemplares, 3 machos y 5 hembras (Figura 16, más adelante).

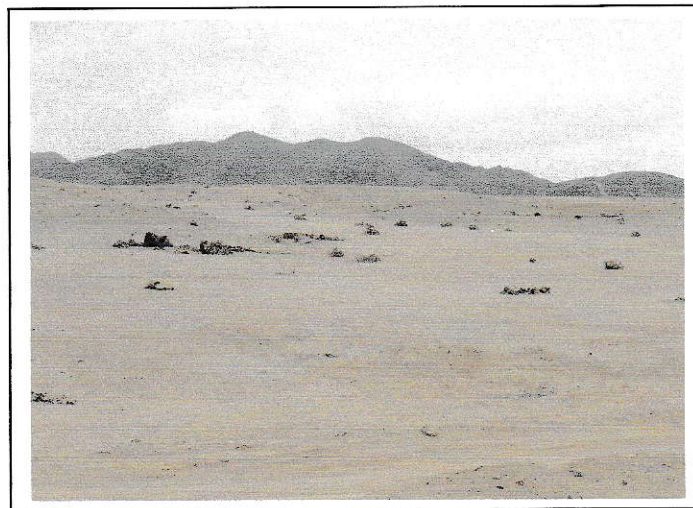


Figura 2: Parque Nacional Pan de Azúcar, sitio de captura de la población de *Liolaemus bisignatus*. A diferencia de *L platei*, que se encuentra entre la vegetación que crece junto a afloramientos rocosos, *L bisignatus* se encuentra principalmente en las dunas que se existen a lo largo de la planicie costera.

L. hellmichi (HELL): Esta población fue capturada en Morro Moreno, Península de Mejillones, Región de Antofagasta (23°25` S / 70°31` O). La población se encuentra

restringida sólo a los sectores altos de los cerros del borde costero, sobre los 1000 m en el extremo sur de la península. Este sitio está fuertemente influido por las neblinas costeras apreciándose una mayor cobertura que en los demás. Los sectores aladaños y los contrafuertes costeros que se encuentran fuera de la península, también fueron recorridos no detectándose ningún ejemplar de *L. hellmichi*. Todos los animales se encontraban en el suelo, desplazándose u ocultándose, entre rocas semicubiertas por matorral (*Frankenia chilensis*, *Chuquiraga sp.*, *Calandrinia grandiflora*, *Lycium chanar*, *Atriplex taltanensis*) y Cactaceas como *Copiapoa sp.* y *Eulychnia iquiquensis* (Figura3).

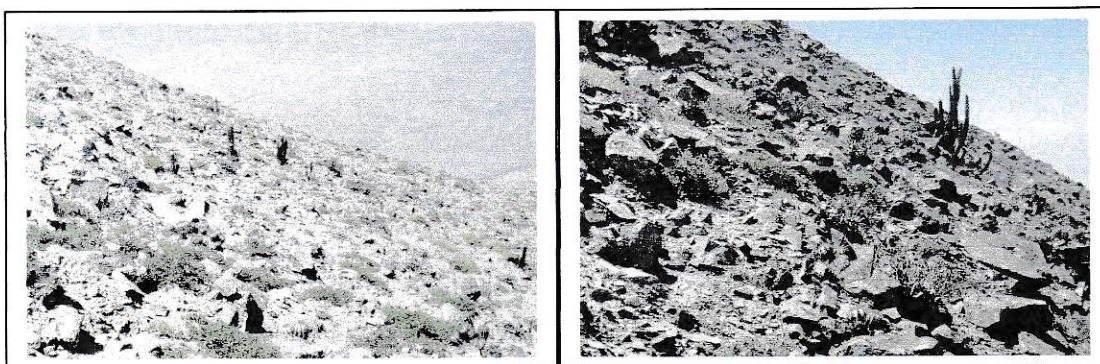


Figura 3: Ladera y cumbre del Morro Moreno, localidad de captura de *Liolaemus hellmichi*. En la fotografía se pueden apreciar algunas características y la fisonomía del hábitat de la especie.

Durante los recorridos para efectuar las capturas, se observaron algunas otras especies de reptiles, pero solo en la parte baja del Morro, siendo *L. hellmichi* el único presente en la cima. Entre estas especies están *Phyllodactylus gerrhopygus* (Geckonidae) y *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae)¹. Se capturaron 12 ejemplares, 7 machos y 5 hembras, tanto adultos como juveniles (Figura 17).

¹ El Dr. Carlos Guerra de la Universidad de Antofagasta, señala haber observado a estas especies en la parte alta junto a *L. hellmichi*

L. cf. platei (PLA1): Esta población fue capturada en los sectores pedregosos de la costa del PN Pan de Azúcar, Región de Atacama (26°10' S / 70°40' W). La localidad se encuentra cerca del límite norte de la distribución de la especie y la muestra obtenida constituiría una población, dentro de un rango relativamente continuo que iría desde el sector de Paposos, por el norte, hasta la zona interior de Ovalle por el sur. A lo largo de este gradiente latitudinal, *L. platei* es acompañada, por varias otras especies de reptiles de las familias Tropiduridae, Teiidae, Geckonidae y Colubridae. El sitio muestreado (Figura 4) se encuentra sobre la planicie costera, donde la fisonomía del paisaje queda definida por la presencia de afloramientos rocosos semicubiertos por matorral desértico *Calandrinia grandiflora*, *Ophryosporus triangularis*, *Frankenia chilensis*, *Nolana sedifolia*, *Nolana divaricata*, *Heliotropium linearifolium* (Rundel et al, 1996; Gajardo, 1995) dispersos sobre una matriz de arena y sedimentos gravillosos.

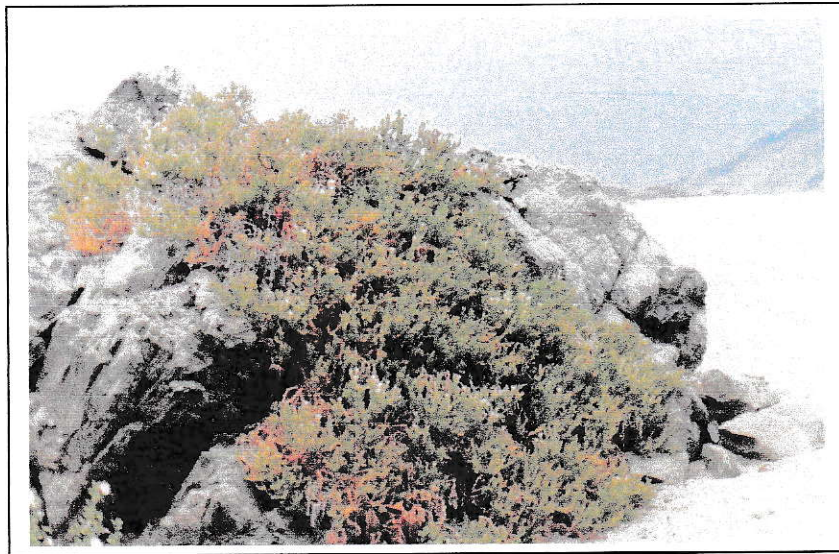


Figura 4: Roqueríos costeros PN Pan de Azúcar, sitio de captura de la población 1 de *Liolaemus platei*. En la foto se aprecian las características del terreno y la cobertura de plantas.

El sector muestra una gran similitud con el correspondiente a la población de Bahía Inglesa y Caldera en cuanto a la escasa cobertura de plantas y la poca disponibilidad de rocas. Siendo esta una especie evidentemente saxícola, encuentra aquí pocos lugares disponibles para refugio y para efectuar termorregulación. También se observa presencia abundante de Cactáceas (*Copiapoa cinerea*, *Eulychnia saintpieana*). Entre las especies congénéricas, en el sector costero del PN Pan de Azúcar, sólo se encontraron ejemplares de *L. bisignatus*. Además fueron observados ejemplares de *Tropidurus atacamensis*, los que están más asociados a los roqueríos del intermareal y, más al interior del parque, *Garthia gaudichaudi* y *Callopistes palluma*. Se capturaron 12 ejemplares, 6 machos y 6 hembras (Figura 18).

L. cf. platei (PLA2): Esta población fue capturada en un sector de grandes rocas y piedras en la zona costera de Totoralillo, al sur de la ciudad de Coquimbo, IV Región (29°59' S / 71°02' W). Los ejemplares se encontraron principalmente sobre rocas de gran tamaño parcialmente cubiertas por matorral arbustivo o entre las grietas que éstas dejan. Las principales especies de plantas presentes son *Bahia ambrosioides*, *Adesmia microphylla*, *Muehlenbeckia hastulata*, *Cassia coquimbensis*, *Fluorensia thurifera*, *Haploppapus sp.*, hierbas anuales (*Stipa plumosa*, *Avena barbata*, *Heliotropium sp.*), parches de Bromeliaceas (*Puya sp.*) y algunas cactáceas (*Echinopsis coquimbana*) (Figura 5).

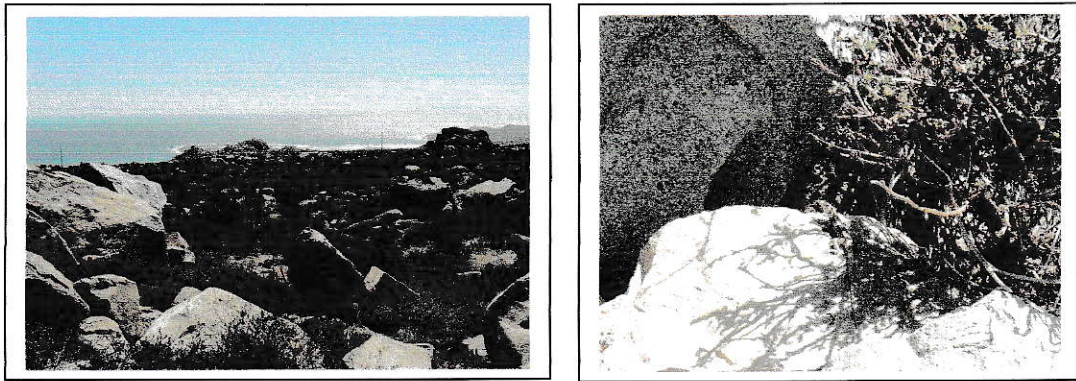


Figura 5: Roqueríos costeros del sector de Totoralillo, al sur de Coquimbo, sitio de captura de la población 2 de *Liolaemus platei*. A la derecha se aprecia un ejemplar y algunas características del microhabitat.

La localidad se encuentra cerca del límite sur de la distribución costera de la especie y, de acuerdo a los registros históricos de captura (Nuñez, 1992), constituiría una población, dentro de un rango latitudinal relativamente continuo. En el sector de Totoralillo, *L. platei* es acompañada por *L. zapallarensis* y *L. kuhlmani* (otras especies del complejo *nigromaculatus*) y por *L. nitidus*, así como por otros reptiles de los géneros *Callopistes*, *Garthia* y *Philodryas*. Se capturaron 12 ejemplares, (6 machos y 6 hembras), todos adultos (Figura 19).

L. cf. platei (PLA3): Esta población fue capturada entre las construcciones que existen en el balneario de Bahía Inglesa, en la costa de Copiapó, Región de Atacama (27°06' S / 71°51' W). Desde el punto de vista de las características del hábitat, este lugar aparece como el más diferenciado de los cuatro donde se muestreó a *L. platei*, dada la escasa presencia de rocas y vegetación, restringida mayormente a plantas anuales y gramíneas

(*Heliotropium linariaefolium*, *Stipa tortuosa*, *Alstroemeria violacea*, *Poa bonariensis*), las que se encuentran arraigadas sobre un sustrato arenoso (Figura 6).

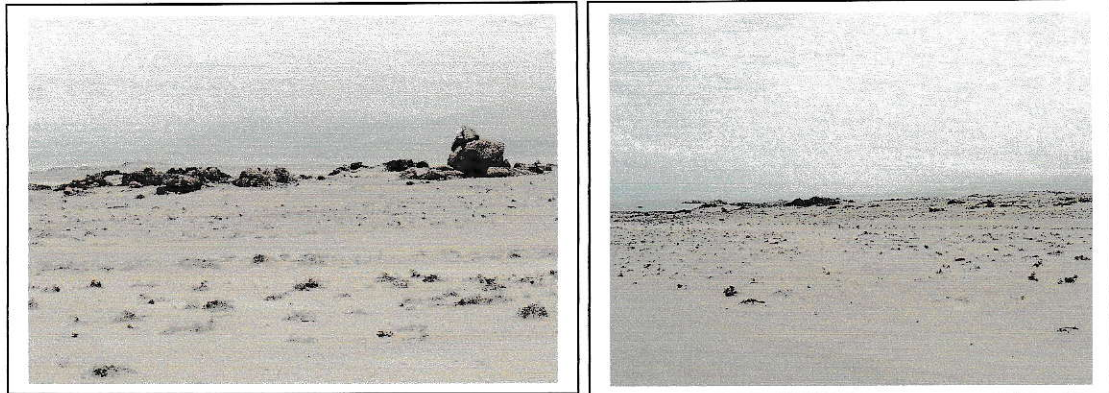


Figura 6: Sector costero de Bahía Inglesa, al sur de Caldera, sitio de captura de la población 3 de *Liolaemus platei*. Este lugar, a diferencia de los restantes donde fue encontrada la especie, se caracteriza por una menor presencia de rocas.

En este sector, la única otra especie de Liolaeminae que acompaña a *L. platei* es *L. bisignatus*, también adscrita previamente al grupo *nigromaculatus*. En la zona además es posible encontrar otros reptiles, en particular *Tropidurus atacamensis* (Tropiduridae), que es más bien escaso, y en mayor abundancia *Callopistes palluma* (Teiidae). Aunque estas especies comparten el espacio geográfico, solo *Callopistes* utiliza el mismo microhábitat de *L. platei*, siendo posible apreciar alguna interacción entre ambas (depredación). Se capturaron 8 ejemplares (6 machos y 2 hembras), todos adultos.

L. cf. platei (PLA4): Esta población fue recolectada en el sector del Valle del Encanto, unos 20 km al SE de la ciudad de Ovalle (30°37' S / 71°15' W). Los ejemplares fueron capturados sobre rocas parcialmente cubiertas por arbustos y matorral rastroso (*Baccharis* sp., *Muehlebeckia hastulata*, *Haploppapus* sp.) y pastos de mayor desarrollo, en particular *Stipa plumosa* (Figura 7).



Figura 7: Valle del Encanto, al interior de Ovalle, IV Región. En este sitio fue capturada la población 4 de *Liolaemus platei*.

Solo dos de ellos se encontraron en un área más abierta desprovista de rocas, entre las raíces de un ejemplar de *Echinopsis*. En el sector también se encuentran otros *Liolaeminae* tales como, *L. nitidus*, *L. pseudolemniscatus* y *L. fuscus*; así como otros reptiles de las familias Geckonidae (*Garthia sp*), Teiidae (*Callopistes palluma*) y Colubridae (*Tachymenis chilensis*, y *Phylodrias chamissonis*). La población se encuentra cerca del límite sur de la distribución de la especie, en lo que se refiere a la zona interior del territorio. En total se capturaron 12 ejemplares, 9 machos y 3 hembras (Figura 20).

L. cf. velosoi (VEL1): Esta población fue colectada en el valle del Río Copiapó, frente al sector de Monte Amargo, unos 20 km al O de Copiapó (27°20' S / 70°32' W). Los ejemplares fueron capturados en el suelo o trepados sobre las ramas del matorral arbustivo que se encuentra siguiendo el trazado de la línea del tren que unía antiguamente a Copiapó con Caldera. El paisaje aparece fuertemente intervenido por la

presencia del tendido eléctrico, de la línea del tren y de algunas casas y cercos. En concordancia con lo anterior, la vegetación corresponde a una mezcla de especies plantadas artificialmente (principalmente árboles como *Prosopis chilensis*, *Geoffroea decorticans*, *Schinus molle*) y un estrato arbustivo que ha crecido secundariamente al dejar de correr el tren y en el que se incluyen individuos jóvenes de las especies antes mencionadas, además de *Frankenia chilensis*, *Bahia ambrosioides*, *Adesmia sp* y anuales de los géneros *Cristaria*, *Nolana*, *Hippeastrum*. En el sector no se observan afloramientos rocosos (Figura 8).

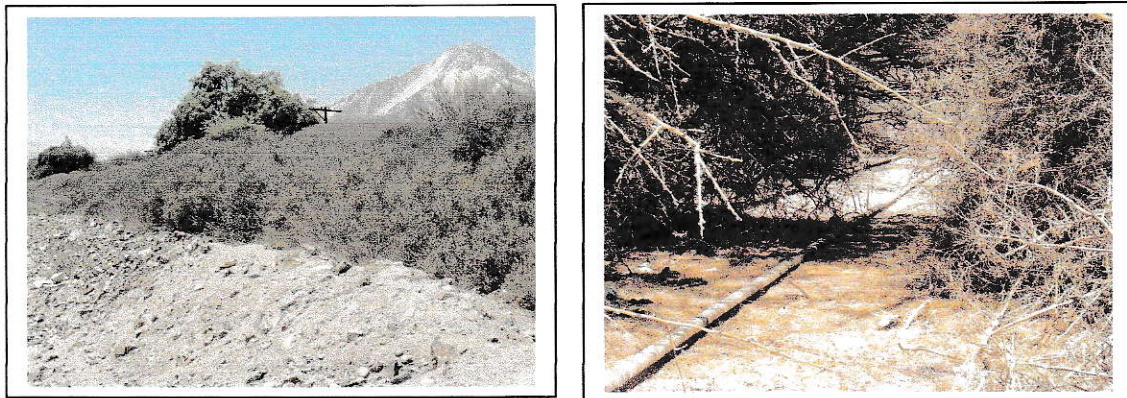


Figura 8: Sector de Monte Amargo, algunos kilómetros hacia la costa de Copiapó. En este sitio fue capturada la población 1 de *Liolaemus velosoi*, en la inmediaciones del trazado de la antigua línea férrea que iba hacia Caldera.

La única especie de Liolaeminae acompañante que se pudo detectar, en el sitio donde el cauce se ensancha originando un pequeño médano, es *Liolaemus bisignatus*. Además de la anterior, entre los reptiles también se encontró un ejemplar de *Garthia gaudichaudi* (Geckonidae) y un ejemplar de *Tachymenis chilensis* (Colubridae). De esta población se capturó un total de 12 ejemplares, 6 machos y 6 hembras (Figura 21).

L. cf. velosoi (VEL2): Esta población fue colectada en el valle del Río Copiapó, en la localidad de Paipote, unos 10 km al E de Copiapó (27°25' S / 70°17' W). Los ejemplares fueron capturados en el suelo o trepados sobre las ramas del matorral arbustivo que se encuentra a un costado de la carretera que va hasta la fundición de Paipote. Al igual que en la localidad anterior, el paisaje aparece fuertemente intervenido, en algunas partes completamente desprovisto de vegetación debido a movimientos de tierra. La vegetación corresponde mayoritariamente a un estrato arbustivo que ha crecido secundariamente sobre los pretilos producidos por movimientos de tierra que bordean al camino de subida, el que incluye a individuos de *Frankenia chilensis*, *Bahia ambrosioides*, *Adesmia sp* y anuales de los géneros *Cristaria*, *Nolana*, *Hippeastrum*. También abunda en este sector *Escholtzia californica* (Figura 9).

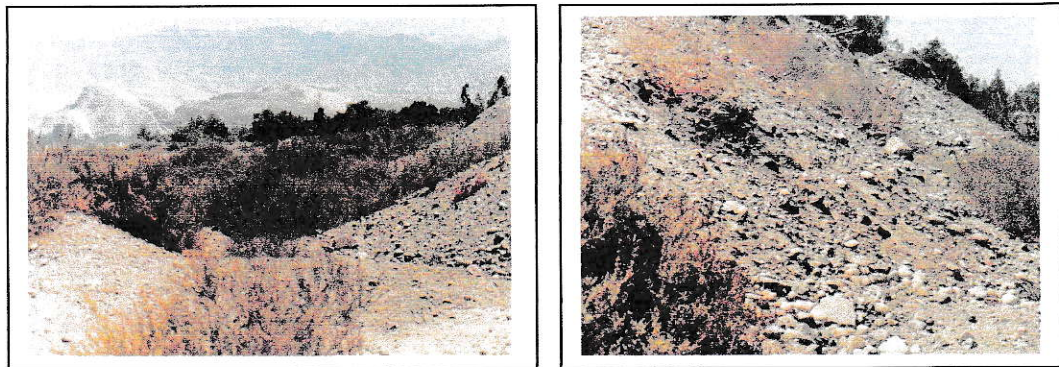


Figura 9: Sector alto de Copiapó cerca de la fundición de Paipote. En este sitio fue capturada la población 1 de *Liolaemus velosoi*, en la inmediaciones del trazado de la antigua línea férrea que iba hacia Caldera.

Durante las actividades de terreno se observaron otras especies de reptiles en la zona entre las que se incluyen *Liolaemus bisignatus* (grupo nigromaculatus), *Callopiastes palluma* (Teiidae) y los colubridos *Phylodrias chamissonis* y *Tachymenis chilensis*

(ambas estrechamente asociadas al trazado del ferrocarril). De esta población se capturaron 12 ejemplares, 6 machos y 6 hembras (Figura 23).

Liolaemus sp (LSP): Esta población fue colectada en la Quebrada de La Chimba, unos 19 km al N de Antofagasta (23°32` S / 70°21` W). Los ejemplares fueron capturados en el suelo o sobre rocas en el sector bajo de la quebrada y exclusivamente en el fondo del cauce. En el sitio de la captura, el terreno se presenta con muy baja cobertura y dominado por roca fragmentada. Alrededor de los trozos de roca de mayor tamaño, el suelo esta constituido en su mayor parte por material particulado grueso, producto de la meteorización de las rocas. La capa de tierra vegetal es casi inexistente y en concordancia con ello, la vegetación es escasa, encontrándose pequeños matorrales de *Chuquiraga ulicina* y *Calandrinia grandiflora* dispersos y algunos ejemplares de *Nolana sp.*, *Alstroemeria violacea* y *Stachys panosa* creciendo entre la grietas. Las Cactáceas del género *Eulychnia* son las plantas más abundantes (Figura 10). En el sector, no se observaron otros Liolaeminae, lo que es concordante con lo que señala la literatura respecto al límite norte para la distribución costera del género. Además de L sp, los únicos Reptiles observados en la quebrada fueron varios ejemplares de *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae), *Tachymenis cf. chilensis* (Coloubridae) y Geckos del género *Phylodactylus*. De esta población se capturó un total de 12 ejemplares, 7 machos y 5 hembras (Figura 24).



Figura 10: Quebrada de La Chimba, al norte de la ciudad de Antofagasta. A la derecha ejemplar de *Tachymenis cf. chilensis*, especie acompañante relativamente numerosa en el sector.

Caracterización de las poblaciones estudiadas y obtención de caracteres para el análisis filogenético.

Considerando que Liolaeminae en su conjunto, y *Liolaemus* en particular, corresponden a entidades cuya taxonomía se encuentra en estado de flujo y, especialmente, la sobreposición de caracteres que se ha observado entre las especies del complejo *nigromaculatus* a medida que se han ampliado los muestreos, se hace necesario caracterizar a las poblaciones aquí estudiadas desde el punto de vista de su morfología externa, antes de incorporar otro tipo de evidencias tales como los caracteres cromosómicos y bioquímicos al análisis de sus relaciones filogenéticas. En consideración a esto, en adelante las unidades bajo estudio serán todas referidas como poblaciones “atribuibles a” taxa formalmente descritos, en espera de que los resultados del análisis permitan darles un tratamiento distinto.

Morfología Externa

En el contexto del presente trabajo, se ha tomado como base la caracterización que realizan Pincheira-Donoso y Núñez (2005) respecto de las especies aquí estudiadas. Sobre la información que ellos entregan y considerando el perfil poblacional que aquí se ha planteado se reevaluó el estado de un conjunto numeroso de caracteres merísticos y biométricos en todas las poblaciones. Con la suma de ambas fuentes de información, se estableció finalmente la caracterización de los taxa y poblaciones involucradas.

- Caracteres Merísticos:

Los caracteres utilizados (Núñez, 1989) comprenden las características de la escamación, incluyendo el número, la forma y la textura de los diferentes tipos de escamas ordenados por vistas dorsal, lateral y ventral de diferentes partes del cuerpo. La descripción sigue un orden que va de cefálico a caudal y considera la separación del cuerpo en diferentes sectores. El detalle de los caracteres y sus estados, se encuentra en la tabla 2. La nomenclatura utilizada es la de Donoso-Barros (1966).

Para la determinación de los estados de cada carácter, se utilizó una lupa estereoscópica Wild, a diferentes aumentos. Se consideró un total de 153 caracteres merísticos sobre 8 individuos de cada población, incluyendo machos y hembras. Sólo fueron incluidos ejemplares sexualmente maduros, cuyo estado de desarrollo se determinó por disección. Sobre la matriz presencia-ausencia de datos crudos, se realizó una primera selección, eliminando todos aquellos caracteres que fueran redundantes (que presentaran el mismo carácter o el mismo estado del carácter en todos los individuos) o

TABLA 2

| CARACTER | ESTADOS | DESCRIPCIÓN |
|----------|---------|--|
| 33 | 0 | Nº de escamas en contacto con la escama rostral, 6 o menos |
| | 1 | Nº de escamas en contacto con la escama rostral, más de 6 |
| 34 | 0 | Nº de escamas supraoculares ¹ , 18 o más |
| | 1 | Nº de escamas supraoculares, 17 o menos |
| 35 | 0 | Párpados con peine palpebral breve |
| | 1 | Párpados sin peine palpebral |
| 36 | 0 | Superficie de las escamas de la región temporal lisa |
| | 1 | Superficie de las escamas de la región temporal quillada |
| 37 | 0 | Forma de las escamas de la región dorsal, triangular |
| | 1 | Forma de las escamas de la región dorsal, lanceolada |
| 38 | 0 | Tamaño de las escamas dorsales igual al de las ventrales |
| | 1 | Tamaño de las escamas dorsales menor que el de las ventrales |
| 39 | 0 | Forma de las escamas de la región lateral del tronco redondeada o granular |
| | 1 | Forma de las escamas de la región lateral del tronco triangular |
| 40 | 0 | Región lateral del cuerpo sin escamas acompañantes (heteronotos) |
| | 1 | Región lateral del cuerpo con escamas acompañantes (heteronotos) |
| 41 | 0 | Escamas dorsales de la mano de forma triangular |
| | 1 | Escamas dorsales de la mano de forma redondeada |
| 42 | 0 | Escamas ventrales del antebrazo de forma triangular |
| | 1 | Escamas ventrales del antebrazo de forma redondeada |
| | 2 | Escamas ventrales del antebrazo granulares |
| 43 | 0 | Escamas dorsales de la región tibial triangulares |
| | 1 | Escamas dorsales de la región tibial redondeadas |
| 44 | 0 | Superficie de las escamas dorsales de la región tibial quillada |
| | 1 | Superficie de las escamas dorsales de la región tibial quillada mucronada |
| 45 | 0 | Parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo presente |
| | 1 | Parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo ausente |
| 46 | 0 | Más de 5 poros precloacales (sólo machos) |
| | 1 | Menos de 5 poros precloacales (sólo machos) |
| 47 | 0 | Superficie de las escamas dorsales de la cola quillada ² |
| | 1 | Superficie de las escamas dorsales de la cola quillada mucronada |
| 48 | 0 | Mancha negra antehumeral presente |
| | 1 | Mancha negra antehumeral ausente |

Tabla 2: Descripción y codificación de los caracteres merísticos para el análisis cladístico

¹ Aquellas que se ubican entre el circum orbitalis y el borde exterior de las escamas superciliares.

² Considera el primer tercio de su extensión, yendo desde proximal a distal.

| | | |
|-----------|-------------|---|
| 28 | APP | Ancho de la corrida de poros precloacales |
| 29 | IDC | Índice de cefalización (LCA/DIA) |
| 30 | IDO | Índice de desarrollo ocular (LCO/LCA) |
| 31 | TEDE | Tamaño de las escamas dorsales (L5D/DIA) |
| 32 | LCPE | Largo de la corrida de poros (APP/DIA) |

Tabla 3: Listado de medidas corporales utilizadas en el análisis biométrico (modificado de Pereyra, 1991)

TABLA 4

| CARÁCTER | | <i>Lioleamius darwini</i> | <i>Lioleamius nitidus</i> | <i>Lioleamius maldonadae</i> | <i>Lioleamius bisignatus</i> | <i>L. cf kuhlmani</i> | <i>L. cf zapallarensis</i> | <i>Lioleamius helmichi</i> |
|--|---------|---------------------------|----------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|----------------------------|
| Escamas en contacto con la escama rostral | | 6 o menos | más de 6 escamas | más de 6 escamas | 6 o menos | 6 o menos | 6 o menos | 6 o menos |
| Número de escamas supraoculares (**) | | 18 o más | 17 o menos | 17 o menos | 17 o menos | 17 o menos | 17 o menos | 17 o menos |
| Presencia de peine palpebral | | Presente | Ausente | Ausente | Presente | Ausente | Ausente | Ausente |
| Superficie de las escamas de la zona temporal | | Lisas | Quilladas | Lisas | Lisas | Lisas o Quilladas | Lisas o Quilladas | Lisas |
| Forma de las escamas dorsales | | Triangulares | Lanceoladas | Lanceoladas | Triangulares (***) | Lanceoladas | Lanceoladas | Lanceoladas |
| Tamaño de las escamas dorsales | | Igual a las ventrales | Igual a las ventrales | Igual a las ventrales | Igual a las ventrales | Igual a las ventrales | Igual a las ventrales | Igual a las ventrales |
| Forma de las escamas de la región lateral del tronco | | Redondeadas o granulares | Lanceoladas o triangulares | Triangulares | Redondeadas o granulares | Redondeadas o granulares | Redondeadas o granulares | Triangulares |
| Presencia de heteronotos en los lados del tronco | | Sin heteronotos | Sin heteronotos | Sin heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos | Sin heteronotos |
| Forma de las escamas dorsales de la mano | | Triangulares | Redondeadas | Redondeadas | Triangulares | Triangulares | Triangulares | Redondeadas |
| Forma de las escamas ventrales del antebrazo | | Triangulares | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas |
| Forma de las escamas dorsales de la zona tibial | | Triangulares | Triangulares | Triangulares | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Triangulares |
| Superficie de las escamas de la zona tibial | | Quillada | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada | Quillada o Quillada Mucronada | Quillada o Quillada Mucronada | Quillada |
| Parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo | | Presente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente |
| Número de poros prelocales | | más de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 |
| Superficie de las escamas dorsales de la cola | | Quillada | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada | Quillada | Quillada | Quillada mucronada |
| Presencia de mancha negra antehumeral | | Presente | Ausente | Ausente | Presente | Presente | Presente | Ausente |
| Longitud hocico - cloaca | Machos | 60,2 - 46,1 | 91,85 - 83,95 | 78,15 - 65,0 | 58,4 - 49,4 | 84,64 | 90,88 | 61,4 - 56,4 |
| | Hembras | 55,6 - 46,4 | 82,4 - 73,75 | 70,05 - 63 | 58,5 - 47,3 | 71,2 | 80,13 | 54,4 - 42,1 |
| Largo de la cabeza (rostral - borde anterior oído) | Machos | 13,6 - 10,6 | 20,05 - 18,9 | 17,18 - 13,91 | 14,2 - 12,5 | 18,86 | 19,26 | 14,8 - 13,8 |
| | Hembras | 12,2 - 10,6 | 18,3 - 16,5 | 15,0 - 13,5 | 14,0 - 11,8 | 16,66 | 16,67 | 11,9 - 10,0 |
| Ancho de la cabeza (región temporal) | Machos | 10,7 - 8,3 | 17,8 - 16,0 | 14,0 - 11,03 | 12,2 - 9,7 | 17,05 | 17,2 | 11,9 - 8,0 |
| | Hembras | 10,4 - 8,4 | 15,6 - 12,55 | 11,6 - 11,1 | 11,3 - 8,6 | 11,48 | 12,21 | 9,3 - 8,1 |
| Ancho del cuello | Machos | 8,4 - 6,9 | 17,0 - 14,8 | 13,95 - 9,6 | 11,0 - 8,8 | 16,32 | 16,56 | 10,5 - 7,9 |
| | Hembras | 8,4 - 6,6 | 16,0 - 12,5 | 11,8 - 10,1 | 11,1 - 8,3 | 11,4 | 11,98 | 8,6 - 6,6 |

| CARÁCTER | | <i>L. cf platei1</i> | <i>L. cf platei2</i> | <i>L. cf platei3</i> | <i>L. cf platei4</i> | <i>L. cf velosoi1</i> | <i>L. cf velosoi2</i> | <i>Lioleamius sp</i> |
|--|---------|----------------------------|-------------------------------|----------------------------|-------------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------|
| Escamas en contacto con la escama rostral | | más de 6 escamas | más de 6 escamas | más de 6 escamas | más de 6 escamas | más de 6 escamas | más de 6 escamas | más de 6 escamas |
| Número de escamas supraoculares (**) | | 17 o menos | 17 o menos | 17 o menos | 18 o más | 18 o más | 18 o más | 17 o menos |
| Presencia de peine palpebral | | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente |
| Superficie de las escamas de la zona temporal | | Quilladas | Quilladas | Quilladas | Quilladas | Quilladas | Quilladas | Quilladas |
| Forma de las escamas dorsales | | Lanceoladas | Lanceoladas | Lanceoladas | Lanceoladas | Lanceoladas | Lanceoladas | Lanceoladas |
| Tamaño de las escamas dorsales | | Mayor que las ventrales | Igual o menor a las ventrales | Mayor que las ventrales | Igual o menor a las ventrales | Mayor que las ventrales | Mayor que las ventrales | Igual a las ventrales |
| Forma de las escamas de la región lateral del tronco | | Lanceoladas o triangulares | Lanceoladas o triangulares | Lanceoladas o triangulares | Lanceoladas o triangulares | Lanceoladas o triangulares | Lanceoladas o triangulares | Triangulares |
| Presencia de heteronotos en los lados del tronco | | Con heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos | Con heteronotos |
| Forma de las escamas dorsales de la mano | | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas |
| Forma de las escamas ventrales del antebrazo | | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas | Granulares | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas |
| Forma de las escamas dorsales de la zona tibial | | Redondeadas | Triangulares | Redondeadas | Triangulares | Redondeadas | Redondeadas | Redondeadas |
| Superficie de las escamas de la zona tibial | | Quillada | Quillada mucronada | Quillada | Quillada mucronada | Quillada | Quillada | Quillada |
| Parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo | | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente |
| Número de poros prelocales | | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 | menos de 5 |
| Superficie de las escamas dorsales de la cola | | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada mucronada | Quillada mucronada |
| Presencia de mancha negra antehumeral | | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente | Ausente |
| Longitud hocico - cloaca | Machos | 51,7 - 43,1 | 56,4 - 52,3 | 55,6 - 43,8 | 59,1 - 52,6 | 55,5 - 50,5 | 56,0 - 46,5 | 51,3 - 43,3 |
| | Hembras | 46,2 - 40,1 | 55,5 - 49,7 | 42,6 - 41,95 | 54,3 - 48,1 | 47,8 - 40,3 | 46,1 - 42,5 | 45,8 - 43,0 |
| Largo de la cabeza (rostral - borde anterior oído) | Machos | 13,2 - 10,5 | 13,7 - 12,9 | 13,4 - 10,8 | 14,1 - 13,0 | 13,3 - 11,6 | 13,4 - 11,8 | 12,5 - 10,8 |
| | Hembras | 10,5 - 9,6 | 11,9 - 11,0 | 10,5 - 10,3 | 11,5 - 10,7 | 10,6 - 9,4 | 10,5 - 9,6 | 10,7 - 9,7 |
| Ancho de la cabeza (región temporal) | Machos | 10,2 - 9,0 | 10,7 - 10,0 | 11,5 - 8,6 | 10,5 - 9,3 | 10,7 - 9,7 | 10,6 - 9,3 | 9,7 - 8,5 |
| | Hembras | 8,4 - 8,0 | 9,3 - 8,7 | 8,6 - 8,0 | 8,4 - 7,9 | 8,0 - 7,5 | 9,0 - 7,3 | 8,1 - 7,4 |
| Ancho del cuello | Machos | 11,0 - 7,5 | 10,5 - 9,0 | 11,2 - 7,5 | 10,1 - 8,4 | 9,9 - 8,6 | 10,1 - 8,9 | 8,5 - 7,4 |
| | Hembras | 8,0 - 7,1 | 9,8 - 7,6 | 8,1 - 7,5 | 8,3 - 7,4 | 7,8 - 7,0 | 9,0 - 6,8 | 7,4 - 6,6 |

(**) Las diferencias detectadas respecto de este carácter entre lo reportado por Pincheira y Nuñez (2005) y los resultados de esta tesis, no son reales y obedecen a diferencias de criterio en la definición del carácter.

(***) La revisión de algunos de los ejemplares observados por Pincheira y la observación de la foto publicada por éste en su trabajo de 2005, donde se aprecia claramente que las escamas dorsales terminan en punta, conduce a mantener la definición señalada en este estudio.

Tabla 4: Caracterización morfológica de las poblaciones estudiadas.

mediano y aspecto grácil (LHC= 60,2-46,1 en los machos y 55,8-46,4; en las hembras; LCA= 13,5-10,6 en los machos y 12,2-10,6 en la hembras). La escama rostral es sólo parcialmente extendida en el sentido transversal, de forma pentagonal y se encuentra en contacto con 6 o menos escamas por su borde posterior (6), incluidas las dos primeras supralabiales y excluidas las nasales.

En la región dorsal de la cabeza, el área comprendida entre el *circum orbitalis*, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 18 o más escamas supraoculares. Los bordes palpebrales, en la zona ocular contienen escamas diferenciadas que sobresalen, aunque débilmente, del lado del ojo conformando un peine. En la zona temporal, las escamas aparecen de mediano tamaño, yuxtapuestas y con su superficie lisa. El cuello se marca moderadamente en todos los ejemplares, siendo más delgado que el ancho de la cabeza. En la región dorsal del tronco la polidosis esta formada por escamas triangulares de mediano tamaño, quilladas y sin mucrón. Hacia la zona lateral, éstas pierden su forma haciéndose granulares o redondeadas y lisas. No se observaron heteronotos en ninguno de ellos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de similar tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son de regular tamaño, lisas, triangulares e imbricadas. Forma y disposición que se mantienen en la región ventral del antebrazo. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son triangulares, quilladas, sin mucrón. Presenta un parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee más de 5 poros precloacales (6, 7 en un ejemplar) de gran tamaño. Las escamas de la región dorsal de la cola son similares en forma, superficie y disposición a las de la región dorsal del tronco, aunque levemente más pequeñas. El

diseño y coloración son los señalados previamente para la especie. En los individuos más viejos tienden a ser melánicos e todo el flanco y parte del dorso. Se observa la presencia de una mancha negra antehumeral extensa.

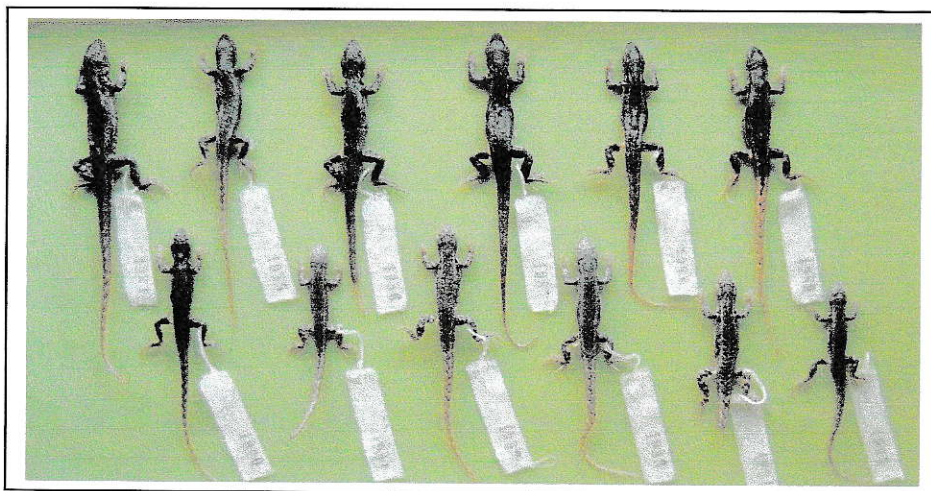


Figura 11: Muestra poblacional de *Liolaemus darwini* capturada al sur de Mendoza en el sector de Chacras de Coria. Argentina.

Liolaemus nitidus:

Los ejemplares de esta población se caracterizan por su tamaño grande (LHC= 91,85-83,95 en los machos y 82,4-73,75 en las hembras) y contextura robusta (LCA= 20,05-18,90 en los machos y 18,30-16,50 en la hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con más de 6 escamas (8), incluidas las dos primeras supralabiales y las nasales. En la región cefálica, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 17 o menos escamas supraoculares. Este número marca una aguda diferencia con lo reportado por Pincheira y Nuñez (op cit) quienes señalan la presencia de sólo 4 o 5. Los bordes palpebrales, en la zona ocular, aparecen carentes de escamas sobresalientes (flecós). En la zona temporal, las escamas son de

gran tamaño, imbricadas y con su superficie fuertemente quillada. El cuello se marca solo levemente en todos los ejemplares. En la región dorsal la ploidosis esta formada por escamas lanceoladas, de gran tamaño y con superficie quillada y mucronada, lo que le confiere un aspecto erizado. Hacia la zona lateral, éstas mantienen su forma y disposición, aunque se reduce su tamaño. En algunos ejemplares se aprecian triangulares. No se observaron heteronotos en ninguno de ellos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de similar tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son de regular tamaño, lisas, redondeadas e imbricadas. Forma y disposición que se mantienen en la región ventral del antebrazo. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son triangulares, fuertemente quilladas y, en la mayoría, presentan mucrón. Carece de parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee menos de 5 poros precloacales, de gran tamaño. Las escamas de la región dorsal de la cola son similares en forma, superficie y disposición a las de la región dorsal del tronco, aunque levemente más pequeñas. El diseño y coloración son los típicos de la especie, observándose una clara tendencia a su desaparición en los individuos más viejos. No se observa mancha negra antehumeral.

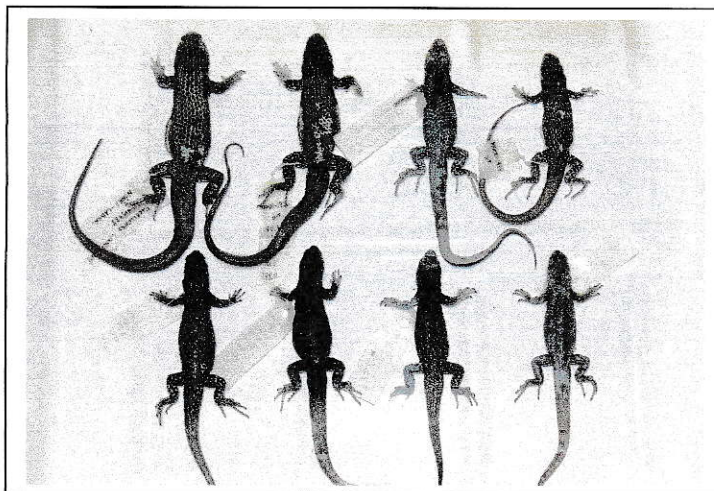


Figura 12: Muestra poblacional de *Liolaemus nitidus*, ejemplares de distintas procedencias (foto referencia), zona central.

Liolaemus maldonadae:

La población se caracteriza por su tamaño mediano (LHC= 78,15-65,0 en los machos y 70,05-63,0 en las hembras) y aspecto más grácil que la anterior (LCA= 17,18-13,91 en los machos y 15,0-13,5 en la hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con más de 6 escamas (8), incluidas las dos primeras supralabiales y las nasales. En la región cefálica, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 17 o menos escamas supraoculares con distinto grado de diferenciación. Este número marca una aguda diferencia con lo reportado por Pincheira y Nuñez (op cit) quienes señalan la presencia de sólo 3 o 4. Los bordes palpebrales, en la zona ocular, aparecen carentes de escamas sobresalientes (flecós). En la zona temporal, las escamas son de tamaño variable, levemente imbricadas y, en la mayoría de los individuos, su superficie es lisa. En los ejemplares observados por Pincheira y

Núñez (op cit) se señala la presencia de una quilla pequeña en las escamas de esta región. El cuello se marca solo levemente en los machos más viejos, en tanto que en las hembras éste es casi del mismo ancho que la cabeza. En la región dorsal la polidosis esta formada por escamas lanceoladas, imbricadas, de tamaño mediano y con superficie quillada. Sólo algunas presentan mucrón. Hacia la zona lateral, éstas se hacen más pequeñas, van perdiendo la quilla y se tornan triangulares. En los lados del tronco se mantiene la disposición imbricada, no observándose heteronotos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de similar tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son de regular tamaño, lisas, redondeadas e imbricadas. Forma y disposición que se mantienen en la región ventral del antebrazo. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son triangulares, fuertemente quilladas y, en la mayoría de los ejemplares, presentan mucrón. Carece de parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee menos de 5 poros precloacales. Las escamas de la región dorsal de la cola son similares en forma, superficie y disposición a las de la región dorsal del tronco, aunque levemente más pequeñas. El diseño y coloración son los señalados en la descripción de la especie (Navarro y Núñez, 1991). Se observa una fuerte tendencia al melanismo intenso en los individuos más viejos.

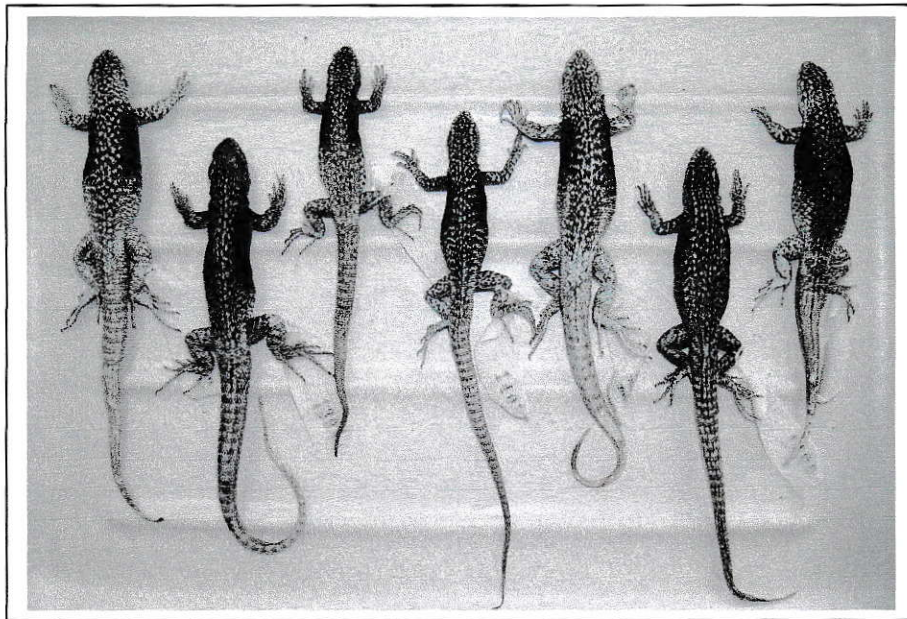


Figura 13: Muestra poblacional de *Liolaemus maldonadae* capturada en la localidad de Los Molles, en la parte alta del curso del Río Hurtado, en la cordillera de Ovalle, III Región.

Liolaemus bisignatus:

Los ejemplares de esta población son de tamaño mediano (LHC= 58,4-49,4 en los machos y 58,5-47,3 en las hembras) y su aspecto es robusto. No se observa una diferencia marcada entre machos y hembras, ni en lo que respecta al tamaño total, ni en lo que respecta a la proporciones corporales (LCA= 14,2-12,5 en los machos y 14,0-11,8 en las hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con 6 o menos escamas (6), incluidas las dos primeras supralabiales y excluidas las nasales. En el caso de esta población, las nasales no hacen contacto con la rostral, lo que es coincidente con lo señalado en trabajos previos para la especie. En la región cefálica, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 17 o menos escamas

supraoculares con distinto grado de diferenciación. Pincheira y Nuñez (op cit) señalan la existencia de 11 o 12. El hecho de que las diferencia respecto a los reportes previos se menos marcada que en las otras especies, se debe al mayor grado de diferenciación que exhiben los escudos supraoculares en esta especie. Los márgenes palpebrales muestran una serie de escamas diferenciadas que sobresalen levemente formando un incipiente peine. En la zona temporal, las escamas son de tamaño variable, imbricadas y, en la mayoría de los individuos, su superficie es lisa. En algunos de los ejemplares observados por Pincheira y Nuñez (op cit) se señala la presencia de una pequeña quilla. El cuello aparece claramente marcado, especialmente en los machos. En la región dorsal la polidosis esta formada por escamas triangulares, imbricadas, de tamaño mediano y con superficie quillada. En todos los ejemplares se observa la presencia de heteronotos. Hacia la zona lateral, éstas se hacen más pequeñas, pierden la punta y se tornan redondeadas y granulares, aunque mantienen la quilla. La disposición de las escamas exhibe diferencias entre ejemplares o dentro de un mismo ejemplar, habiendo tanto una distribución imbricada, como yuxtapuesta. En este sector se observa un mayor número de heteronotos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de similar tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son triangulares, lisas, e imbricadas. En la región ventral del antebrazo las escamas son redondeadas, lisas y yuxtapuestas. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son redondeadas y presentan una quilla de desarrollo moderado. No se observó mucrón en ninguno de los ejemplares. Carece de parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee menos de 5 poros precloacales. Las escamas de la región dorsal de la cola, que se disponen en forme imbricada, son redondeadas y

presentan una quilla moderada. El diseño y coloración los hacen tremendamente crípticos con su ambiente y se corresponden con los señalados previamente para la especie. En esta especie se presenta una mancha antehumeral negra, bien desarrollada que en algunos ejemplares se extiende hacia dorsal.

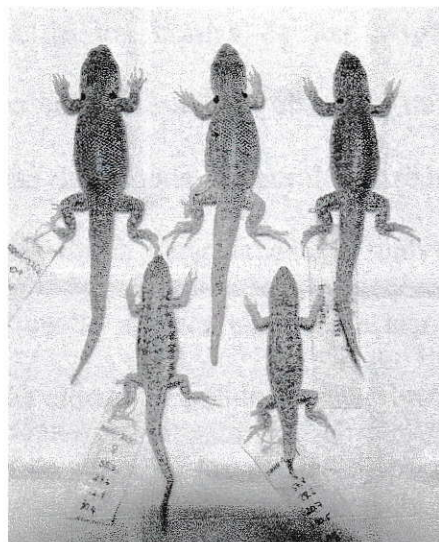


Figura 14:

Muestra poblacional de *Liolaemus bisignatus* capturada en PN Pan de Azúcar, III Región

Liolaemus hellmichi:

La población se caracteriza por su tamaño mediano (LHC= 61,4-56,4 en los machos y 54,4-42,1 en las hembras) y el aspecto robusto que le confiere su cabeza grande y maciza. En lo que respecta al tamaño y, especialmente a las proporciones corporales, se observa una diferencia marcada entre machos y hembras, (LCA= 14,8-13,8 en los machos y 11,9-10,0 en las hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con 6 o menos escamas (6), incluidas las dos primeras supralabiales y excluidas las nasales. En esta población, las nasales no hacen contacto con la escama rostral, lo que es coincidente con lo señalado en trabajos previos para la especie. En la región dorsal de la cabeza, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un

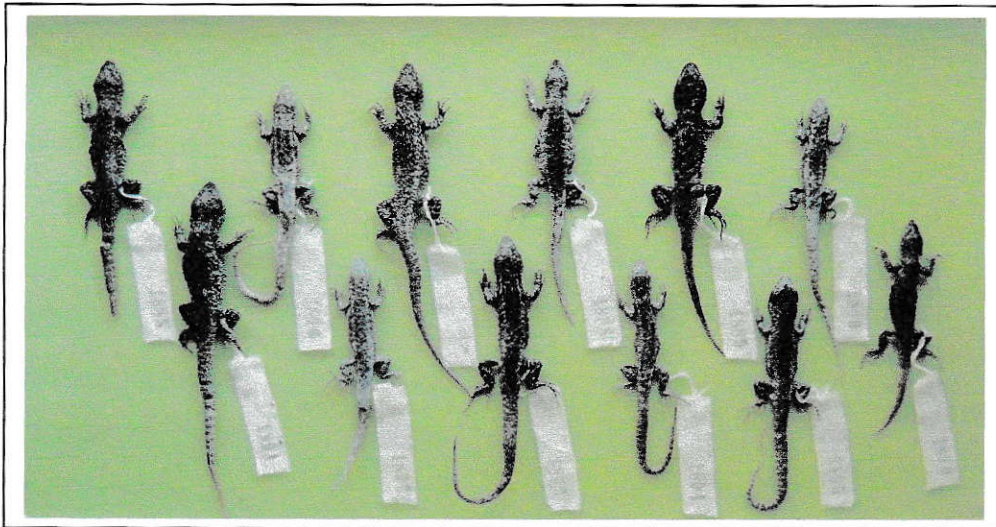


Figura 15: Muestra poblacional de *Liolaemus hellmichi* capturada en Morro Moreno, Península de Mejillones, II Región de Antofagasta.

Liolaemus cf. platei (PN Pan de Azúcar, PLA1):

Los ejemplares se caracterizan por su tamaño pequeño (LHC= 51,47-43,1 en los machos y 46,2-40,01 en las hembras) y su contextura delgada. En lo que respecta al tamaño y a las proporciones corporales, se observa un dimorfismo entre machos y hembras, (LCA= 13,2-10,5 en los machos y 10,5-9,5 en la hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con más de 6 escamas (8), incluidas las dos primeras supralabiales y las nasales. En la región dorsal de la cabeza, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 17 escamas supraoculares o menos, con distinto grado de diferenciación. Pincheira y Nuñez (op cit) señalan la existencia de 3 o 4. Como se señaló antes, esta diferencia es explicable considerando el

uso de criterios distintos en la identificación del carácter. Las escamas de los bordes de los párpados, son cuadrangulares, bien diferenciadas y planas sin sobresalir en absoluto, de modo que no se observa peine palpebral. Las escamas de la zona temporal son redondeadas, todas de tamaño similar, quilladas e imbricadas. Tanto en machos como en hembras el cuello aparece débilmente marcado. En la región dorsal la polidosis esta formada por escamas lanceoladas, fuertemente quilladas, con mucrón de escaso desarrollo solo en algunos ejemplares, y dispuestas en forma imbricada. Solo en algunos ejemplares se aprecian heteronotos y en escaso número. En la zona lateral del tronco, éstas se hacen más pequeñas manteniendo su forma lanceolada o tornándose triangulares, sin perder la quilla. Se observan heteronotos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de menor tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son redondeadas, lisas, e imbricadas. En la región ventral del antebrazo las escamas se hacen mayores manteniendo su forma redondeada, superficie lisa y disposición imbricada. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son triangulares y presentan una quilla bien desarrollada. No se observó mucrón en ninguno de los ejemplares. Carece de parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee menos de 5 poros precloacales. Las escamas de la región dorsal de la cola se disponen en forme imbricada, son lanceoladas y presentan una quilla fuerte que termina en un mucrón de moderado desarrollo. No se observa mancha antehumeral negra. El color de fondo, en la mayoría de los ejemplares, es marrón claro y sobre él se encuentra el patrón transversal oscuro típico de la especie. En algunos lagartos, las bandas transversales aparecen muy atenuadas y son reemplazadas por un diseño difuso.

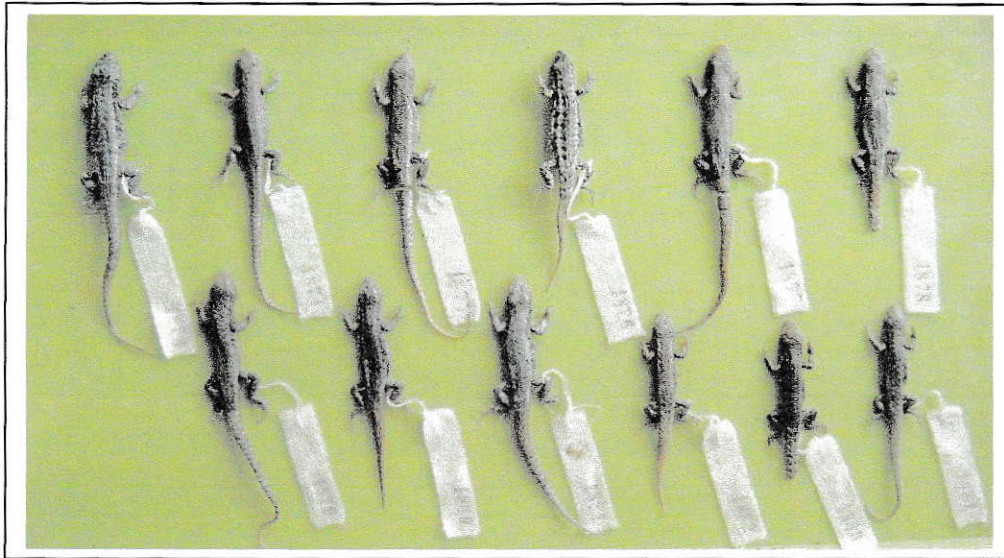


Figura 16: Muestra poblacional de *Liolaemus platei* capturada en el borde costero del Parque Nacional Pan de Azúcar, al sur de Tal tal, III Región.

Liolaemus cf platei (Totoralillo, PLA2):

Los ejemplares se caracterizan por su tamaño mediano (LHC= 56,4-52,3 en los machos y 55,5-49,7 en las hembras) y su aspecto más macizo que los de la población anterior. En lo que respecta al tamaño y a las proporciones corporales, se observa un dimorfismo entre machos y hembras, (LCA= 13,7-12,9 en los machos y 11,9-11,0 en la hembras). La descripción de esta población en lo que respecta a las restantes características morfológicas es similar a la anterior (PLA1) en todo, excepto tres aspectos: i) el tamaño de las escamas ventrales es mayor respecto de las dorsales, ii) la forma de las escamas de la zona dorsal de la tibia, que aquí son triangulares y levemente mayores y iii) la superficie de las mismas que en los individuos de esta población, además de la quilla, presentan un mucrón fuerte. En todos los ejemplares, el patrón de coloración, en vivo,

queda definido por el fondo gris claro sobre el cual se observa el patrón transversal negro característico de la especie. Igualmente en todos ellos la presencia de tonos marrón o rojizo es mínima.

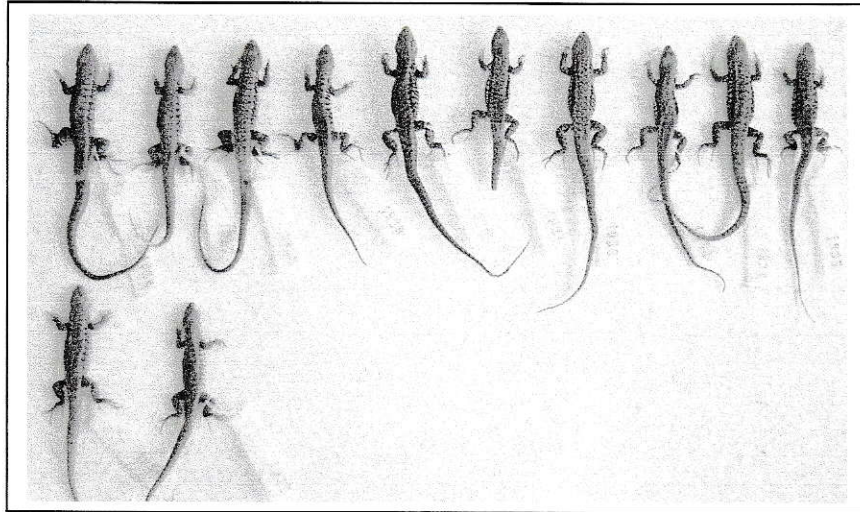


Figura 17: Muestra poblacional de *Liolaemus platei* capturada en el borde costero del sector de Totoralillo al sur de Coquimbo, IV Región.

Liolaemus cf. platei (Bahía Inglesa, PLA3):

Esta población se aprecia muy parecida a la de PN Pan de Azúcar (PLA1). Los ejemplares se caracterizan por su tamaño pequeño (LHC= 55,6-43,8 en los machos y 42,6-41,95 en las hembras) y su aspecto grácil. En lo que respecta al tamaño y a las proporciones corporales, se observa un dimorfismo atenuado entre machos y hembras, (LCA= 13,4-10,8 en los machos y 10,5-10,3 en la hembras). La descripción de esta población en lo que respecta a la mayoría de las características, tanto morfológicas, como del patrón de coloración, es similar a la de el PN Pan de Azúcar (ver más arriba).

Liolaemus cf. platei (Valle del Encanto, PLA4):

En su aspecto general, esta población es similar a la de Totoralillo, aunque aquí se acentúan los rasgos que las diferencian de las del extremo norte. Los ejemplares son grandes y macizos (LHC= 59,1-52,6 en los machos y 54,3-48,1 en las hembras), en las proporciones corporales, se observa un dimorfismo muy marcado (LCA= 14,1-13,0 en los machos y 11,5-10,7 en las hembras). En lo que respecta a las restantes características morfológicas la descripción de esta población es similar en todo a la de Totoralillo (PLA2). Al igual que los ejemplares de la costa de Coquimbo, el patrón de coloración, en vivo, queda definido por el patrón transversal negro, característico de la especie, sobre un fondo gris claro o blanquecino. En los ejemplares más viejos se observa cierta tendencia a la fusión de las líneas negras dorsales lo que les confiere un aspecto más melánico. En todos ellos la presencia de tonos marrón o rojizo es casi inexistente.

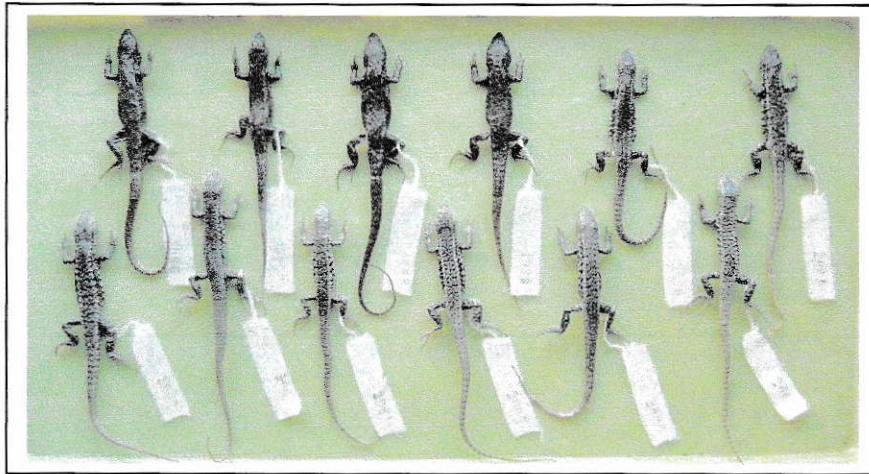


Figura 18: Muestra poblacional de *Liolaemus platei* capturada en el Valle del Encanto, cerca de Ovalle, IV Región.

Liolaemus cf. velosoi (Monte Amargo, VEL1):

Los ejemplares se caracterizan por su tamaño mediano (LHC= 55,5-50,5 en los machos y 47,8-40,3 en las hembras) y su contextura grácil. En lo que respecta a las proporciones corporales, se observa un dimorfismo entre machos y hembras, (LCA= 13,3-11,6 en los machos y 10,6-9,4 en la hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con más de 6 escamas (8), incluidas las dos primeras supralabiales y las nasales. En la región dorsal de la cabeza, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 18 o más escamas supraoculares, de distintos tamaños. Pincheira y Nuñez (op cit) señalan la existencia de 3 o 4. Como se señaló antes, esta diferencia es explicable considerando el uso de criterios distintos en la identificación del carácter. Las escamas de los bordes de los párpados, son cuadrangulares, bien diferenciadas y planas sin sobresalir en absoluto, de modo que no se observa peine palpebral. Las escamas de la zona temporal son redondeadas, todas de tamaño similar, quilladas e imbricadas. Tanto en machos como en hembras el cuello aparece fuertemente marcado. En la región dorsal la polidosis esta formada por escamas lanceoladas, fuertemente quilladas, con mucrón de escaso desarrollo solo en algunos ejemplares, y dispuestas en forma imbricada. Solo en algunos ejemplares se aprecian heteronotos y en escaso número. En la zona lateral del tronco, éstas se hacen más pequeñas manteniendo su forma lanceolada o tornándose triangulares, sin perder la quilla. Se observan heteronotos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de menor tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son redondeadas, lisas, e imbricadas. En la región ventral del antebrazo las escamas se

hacen mayores manteniendo su forma redondeada, superficie lisa y disposición imbricada. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son redondeadas y presentan una quilla bien desarrollada. No se observó mucrón en ninguno de los ejemplares. Carece de parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee menos de 5 poros precloacales. Las escamas de la región dorsal de la cola se disponen en forma imbricada, son lanceoladas y presentan una quilla fuerte que termina en un mucrón de moderado desarrollo. No se observa mancha negra antehumeral.

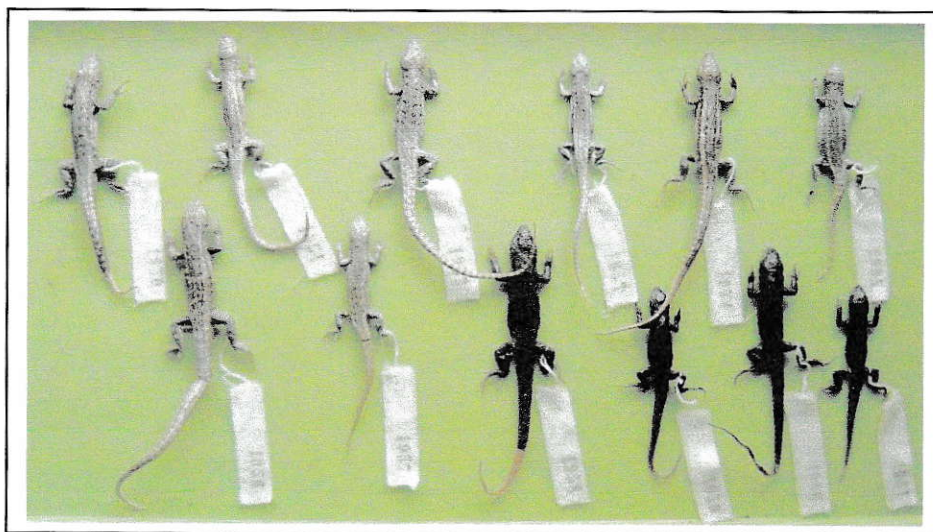


Figura 19: Muestra poblacional de *Liolaemus velosoi* capturada en Monte Amargo, hacia la costa de Copiapó, III Región.

En todos los animales, el color general del fondo es marrón claro o rojizo. El patrón de diseño dorsal es variable, presentándose algunos ejemplares en los que predominan las líneas transversales oscuras, similar a lo que ocurre en *L. platei*, y otros en los que predomina el diseño longitudinal con bandas paravertebrales claras (Figura 22), siendo mayoritario el primero.



Figura 20:

Detalle de la variación del diseño dorsal en *L. velosoi*, población de Monte Amargo.
izq macho 1952; der macho 1956

Liolaemus cf. velosoi (Fundición de Paipote, VEL2):

No se observan variaciones en los rasgos fenotípicos respecto de la otra población (VEL1) de modo que su descripción es aplicable aquí también. Los ejemplares se caracterizan por su tamaño mediano (LHC= 56,0-48,5 en los machos y 46,1-42,5 en las hembras) y su contextura grácil. En lo que respecta a las proporciones corporales, también aparecen similares ambas poblaciones, observándose un dimorfismo entre machos y hembras, (LCA= 13,4-11,8 en los machos y 10,5-9,6 en la hembras).



Figura 21: Muestra poblacional de *Liolaemus velosoi* capturada en el Paipote, cerca de Copiapó, III Región.

En relación a la coloración y el patrón de diseño, se observa una fuerte variabilidad intrapoblacional, no obstante es interesante destacar el cambio en la representación de los patrones alternativos, siendo claramente más numerosos, en este caso, los ejemplares que exhiben un patrón longitudinal. Además, es posible apreciar situaciones de diseño dorsal intermedio (Figura 24)



Figura 22:

Detalle de la variación del diseño dorsal en *L. velosoi*, población de Paipote.
 izq macho 1945; centro macho 1947;
 der macho 1949

Liolaemus sp. (Quebrada de La Chimba, LSP):

Los ejemplares se caracterizan por su tamaño pequeño (LHC= 51,3-43,3 en los machos y 45,8-43,0 en las hembras) y su contextura grácil. El dimorfismo sexual no es tan evidente como en las otras poblaciones de modo que la distinción de machos y hembras en terreno es más difícil (LCA= 12,5-10,8 en los machos y 10,7-9,7 en la hembras). La escama rostral es extendida transversalmente y se encuentra en contacto con más de 6 escamas (8) por su borde posterior, incluidas las dos primeras supralabiales y las nasales. En la región dorsal de la cabeza, el área comprendida entre el circum orbitalis, que aparece claramente definido, y el borde exterior de las superciliares, contiene un total de 17 o menos escamas supraoculares, de distintos tamaños. Las escamas de los bordes de

los párpados, son cuadrangulares, bien diferenciadas y planas sin sobresalir en absoluto, de modo que no se observa peine palpebral. Las escamas de la zona temporal son redondeadas, todas de tamaño similar, quilladas e imbricadas. Tanto en machos como en hembras el cuello aparece débilmente marcado. En la región dorsal la polidosis esta formada por escamas lanceoladas, fuertemente quilladas, con mucrón de escaso desarrollo solo en algunos ejemplares, y dispuestas en forma imbricada. No se observan heteronotos en ninguno de los ejemplares. En la zona lateral del tronco, éstas se hacen más pequeñas tornándose triangulares, sin perder la quilla y son acompañadas por heteronotos. Las escamas ventrales son lisas, imbricadas y de igual tamaño respecto de las dorsales. En la extremidad anterior, las escamas dorsales de la mano son redondeadas, lisas, e imbricadas. En la región ventral del antebrazo las escamas se hacen mayores manteniendo su forma redondeada, superficie lisa y disposición imbricada. En la extremidad posterior, las escamas del dorso de la tibia son redondeadas y presentan una quilla bien desarrollada. No se observó mucrón en ninguno de los ejemplares. Carece de parche de escamas agrandadas en el borde posterior del muslo. Posee menos de 5 poros precloacales. Las escamas de la región dorsal de la cola se disponen en forma imbricada, son lanceoladas y presentan una quilla fuerte que termina en un mucrón de moderado desarrollo. No se observa mancha negra antehumeral.

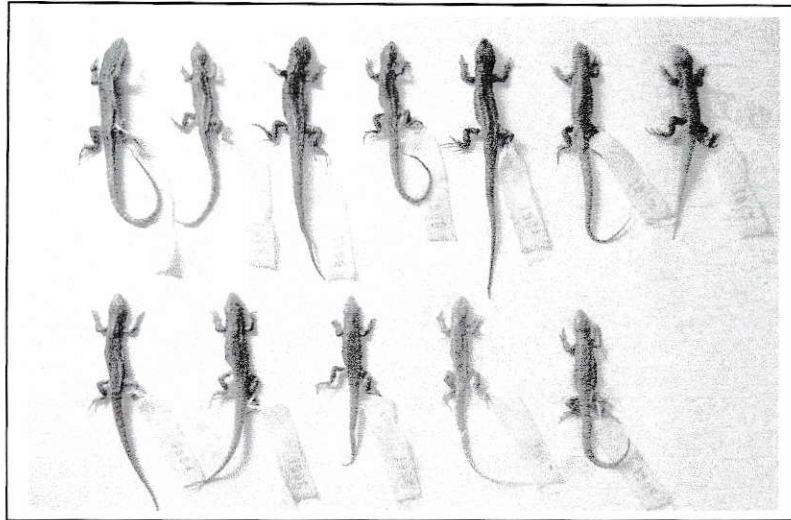


Figura 23: Muestra poblacional de *Liolaemus sp.* capturada en la parte alta de la Quebrada de La Chimba, al norte de Antofagasta, II Región.

Evidencia Cromosómica

El análisis cromosómico comprende la descripción del cariotipo y medidas cromosómicas en las distintas poblaciones.

Cariotipos

Se determinó el número diploide, la morfología de cada par cromosómico, el número de los elementos que componen cada sector del cariotipo (macro y microcromosomas), la presencia y ubicación de constricciones secundarias y la presencia y ubicación de cromosomas sexuales.

- Obtención de cromosomas

A los animales se les inyectó colchicina Sigma al 0,5% en la dosis de 0,5 mg/g peso y se les mantuvo vivos por un mínimo de 6 horas. Una vez transcurrido este lapso, fueron anestesiados en una cámara con éter etílico y sacrificados para la obtención de cromosomas. Los cromosomas se obtuvieron mediante la técnica estándar de aplastado a partir de epitelio intestinal, bazo y testículo y/o mediante cultivo de linfocitos siguiendo los protocolos de trabajo del Laboratorio de Vertebrados de la Escuela de Medicina de La Universidad de Chile, donde estas técnicas se han utilizado rutinariamente (Hartley y Horne 1985; Colihueque, 1991).

- Tinción Giemsa

Las preparaciones se tiñeron con solución Giemsa al 4% y pH 7,2. Una vez teñidas, las preparaciones fueron secadas en estufa a 37°C por 24 hrs, transcurrido ese tiempo se cubrieron y sellaron con Histoclad o Permount (Sigma). A las preparaciones ya selladas, se les dio un tiempo de secado de 48 h en estufa, al cabo de las cuales se comenzaron las observaciones al microscopio.

- Bando C

Se utilizó la técnica estándar de bando C, método BSG, la que comprende: i) Calentamiento de las muestras crudas, ya secas, en estufa a 60 °C por 24 hr, ii) baño en solución sobresaturada de $Ba(OH)_2$ a 30 °C por tiempos variables de entre 5 y 8 min., iii) enjuague en solución 0,1 N de HCl seguido de un breve lavado en agua destilada, iv)

lavado y estabilización en buffer 2 x SSC (solución sodio-citrato) por 1 hr a 60 °C y v) lavado en agua destilada (2 min.).

Una vez terminado el pre tratamiento, la tinción se realizó con Giemsa al 8,0% en buffer fosfato pH 6,8 por 5 o más min. Las preparaciones fueron lavadas repetidas veces en agua destilada, secadas al aire y finalmente montadas para la observación al microscopio.

- Observaciones y conteos

Las observaciones y conteos para determinar las características del cariotipo en las diferentes poblaciones se realizaron en un microscopio Nikon Optiphot con lente de inmersión a 1000 x, sobre la base de un número variable de placas metafásicas y diaquinesis (machos) de diferentes ejemplares en cada población. Además, las mejores placas de cada población se fotografiaron y los cariotipos fueron montados ya sea manualmente, a partir de las ampliaciones fotográficas de las mejores placas de cada ejemplar, o mediante la aplicación Paint del programa Office de Microsoft.

Medidas cromosómicas

Se seleccionaron las mejores cuatro placas por población en términos de su limpieza, definición y grado de condensación. A partir de ellas se midió el brazo largo y el brazo corto de cada par cromosómico determinándose el valor promedio para el tamaño total y la posición del centrómero. Las medidas cromosómicas se tomaron mediante el uso del programa Micromasure 3.3, freeware desarrollado por A. Reeves y J Tear, el que se encuentra disponible en el sitio <http://www.colostate.edu/Depts/Biology/MicroMeasure>.

En lo que respecta al tamaño y para reducir el sesgo que pueden introducir las diferencias en el estado de condensación de los cromosomas al momento de fotografiar las placas, los valores para cada par se expresaron como un porcentaje del complemento haploide en cada individuo. Para determinar la posición de centrómero y la morfología de cada par, se determinó el Índice Centromérico ($IC = \text{brazo corto} / \text{longitud total del cromosoma}$) asignándose las morfologías respectivas según la nomenclatura de Levan et al. (1964).

Al igual como se hizo con los datos biométricos, los valores promedio de cada población (de naturaleza cuantitativa) fueron procesados mediante el programa MorphoCode (Schols et al., 2004), transformados a valores discretos y automáticamente exportados en la forma de una matriz NEXUS para el análisis filogenético.

Evidencia Bioquímica

La obtención de marcadores bioquímicos se efectuó mediante electroforesis de proteínas, tanto sobre proteínas totales, como sobre sistemas enzimáticos. El número total de ejemplares utilizados en las corridas electroforéticas, por población y por especie, es el que se señala en la tabla 4. Se utilizó la técnica modificada de Selander et al. (1971) empleando como soporte geles de almidón. Los buffer empleados en la cámara y electrodos, según sistema, son los que se señalan en el anexo II, al final de esta tesis. En total se ensayaron 20 sistemas (tabla 5), de los cuales 9 mostraron una buena resolución en todas las poblaciones. Estos 9 sistemas comprenden 16 loci génicos, de

En lo que respecta al tamaño y para reducir el sesgo que pueden introducir las diferencias en el estado de condensación de los cromosomas al momento de fotografiar las placas, los valores para cada par se expresaron como un porcentaje del complemento haploide en cada individuo. Para determinar la posición de centrómero y la morfología de cada par, se determinó el Índice Centromérico ($IC = \text{brazo corto} / \text{longitud total del cromosoma}$) asignándose las morfologías respectivas según la nomenclatura de Levan et al. (1964).

Al igual como se hizo con los datos biométricos, los valores promedio de cada población (de naturaleza cuantitativa) fueron procesados mediante el programa MorphoCode (Schols et al., 2004), transformados a valores discretos y automáticamente exportados en la forma de una matriz NEXUS para el análisis filogenético.

Evidencia Bioquímica

La obtención de marcadores bioquímicos se efectuó mediante electroforesis de proteínas, tanto sobre proteínas totales, como sobre sistemas enzimáticos. El número total de ejemplares utilizados en las corridas electroforéticas, por población y por especie, es el que se señala en la tabla 4. Se utilizó la técnica modificada de Selander et al. (1971) empleando como soporte geles de almidón. Los buffer empleados en la cámara y electrodos, según sistema, son los que se señalan en el anexo II, al final de esta tesis. En total se ensayaron 20 sistemas (tabla 5), de los cuales 9 mostraron una buena resolución en todas las poblaciones. Estos 9 sistemas comprenden 16 loci génicos, de

TABLA 6

| SISTEMA | BUFFERS Y TEJIDOS | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|-------------------|-----|---|---|-----|-----|---|---|-------------|-----|---|---|--------------|-----|-----|-----|------|---|---|-----|-----|-----|---|---|
| | LB/TC | | | | AC | | | | TBE I (8,6) | | | | TBE II (9,0) | | | | T/CB | | | | TCE | | | |
| | M | H | P | E | M | H | P | E | M | H | P | E | M | H | P | E | M | H | P | E | M | H | P | E |
| AAT | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | | | | (-) | (-) | | | | | | | |
| ACOH | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | | | | (-) | (-) | | | | | | | |
| IDH | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | (-) | (+) | | | | | | | | d | d | | | | | |
| MDH | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | | | | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | |
| PGM | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | d | v | | | | d | | (-) | (-) | | | | | | | |
| PGDH | (+) | (+) | | | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | | | (-) | (-) | | | | | | | | |
| SOD | v | (+) | | | (+) | (+) | | | (-) | (+) | | | | | (-) | (+) | | | | | | | | |
| HB | | | | | | | | | | | | | | | (+) | | | | | | | | | |
| EST | (+) | (+) | | | | | | | | | | | | (+) | (+) | | | | | | | | | |
| G3PDH | | | | | | | | | (+) | (+) | | | | | | | | | | | | | | |
| MDHP | | | | | | | | | (-) | (-) | | | | | | | | | | | | | | |
| LDH | (+) | (+) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ADH | (+) | d | | | (-) | (-) | | | (-) | (-) | | | | (+) | (-) | (-) | | | | | | | | |
| CK | | | | | | | | | (-) | (-) | | | | | | | | | | | (-) | (-) | | |
| PEP-E | | | | | | | | | (-) | (-) | | | | (-) | (-) | | | | | | (-) | (-) | | |
| FUMH | (+) | (+) | | | (-) | (-) | | | v | v | | | | | (-) | (-) | | | | v | v | | | |
| GPI | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| GP | | | | | | | | | | | | | | (+) | (+) | (+) | (+) | | | | | | | |
| IDDH | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | v | v | | |
| CAT | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

BUFFERS: LB/TC = Litio-Borato/Tris Citrato; AC = Amino-Citrato; TBE I = Tris Borato-EDTA (8,6) (Markert/Faulhaber); TBE II = Tris Borato-EDTA (9,0); T/CB = Tris Citrato-Borato; TCE = Tris Citrato-EDTA.

TEJIDOS: M = músculo; H = hígado; P = plasma; E = hemolizado

RESULTADOS: (+) = positivo; (-) = negativo; v = variable; d = débil

Tabla 6: Sistemas ensayados en el análisis bioquímico.

RESULTADOS

Evidencia Cromosómica

Cariotipos

Liolaemus darwini:

El cariotipo de esta población se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 34$ constituido por 6 pares de macrocromosomas y 11 pares de microcromosomas (figura 26). Los pares 1, 3, 4, 5 y 6 tienen morfología metacéntrica, el par 2 es submentacéntrico y portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo en ambos homólogos. Entre los microcromosomas, los pares 7 y 8 tienen morfología telocéntrica, los restantes son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. Existe un quiebre agudo de tamaño entre el sector de macro y el sector de microcromosomas.

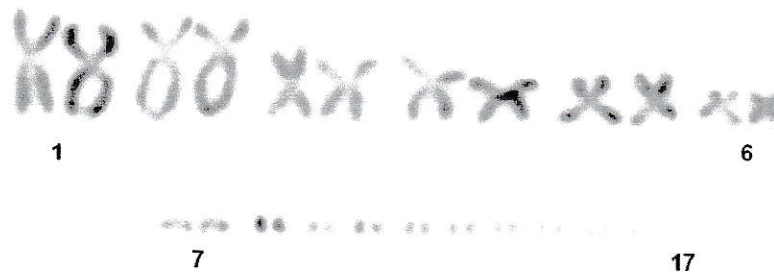


Figura 24: Cariotipo de *Liolaemus darwini*, $2n = 34$ (12, 0, 22)

Liolaemus nitidus:

El cariotipo de esta especie se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 32$ constituido por 6 pares de macrocromosomas y 10 pares de microcromosomas (figura 27). Los pares 1, 3, 4, 5 y 6 tienen morfología metacéntrica, el par 2 es submentacéntrico y portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo en ambos homólogos. Entre los microcromosomas, los pares 7 y 9 tienen morfología metacéntrica. El par 8 es heteromórfico en los machos, estando constituido por un metacéntrico y un telocéntrico de menor tamaño, en las hembras esta constituido por dos metacéntricos de igual tamaño (sistema XY). Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observa un quiebre tan agudo de tamaño entre el sector de macro y el sector de microcromosomas.

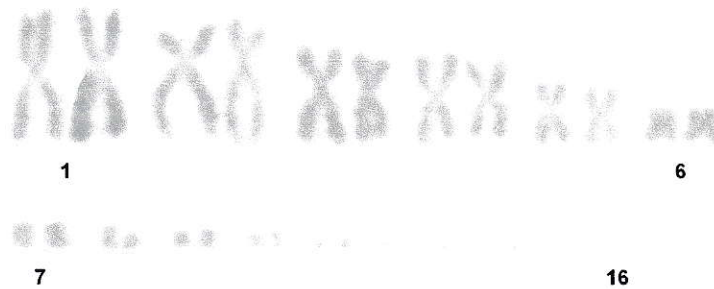


Figura 25: Cariotipo de *Liolaemus nitidus* $2n = 32$ (12, 0, 20)

Liolaemus maldonadae:

En esta población el cariotipo que se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 32$ constituido por 6 pares de macrocromosomas y 10 pares de microcromosomas (figura 28). Los pares 1, 3, 4, 5 y 6 tienen morfología metacéntrica, el par 2 es submentacéntrico y portador de la constricción secundaria en la región telomérica del

brazo largo de ambos homólogos. Entre los microcromosomas, el par 7 tiene morfología metacéntrica. El par 8 es heteromórfico en los machos, estando constituido por un metacéntrico y un telocéntrico de menor tamaño, en las hembras esta constituido por dos metacéntricos de igual tamaño (sistema XY). Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observa un quiebre tan agudo de tamaño entre el sector de macro y el sector de microcromosomas.

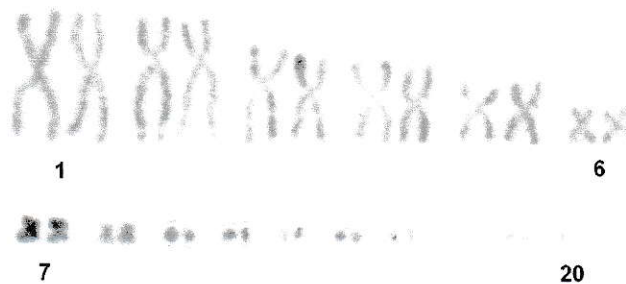


Figura 26: Cariotipo de *Liolaemus maldonadae* $2n = 32 (12, 0, 20)$

Liolaemus bisignatus:

El cariotipo de esta población se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 40$, constituido por 9 pares de macrocromosomas y 11 pares de microcromosomas (figura 29). El par 1 es metacéntrico, el par 2 es submetacéntrico y portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. El par 5 es subtelocéntrico. Los pares 3, 4, 6, 7, 8 y 9 son todos telocéntricos. Entre los microcromosomas, los pares 10, 11 y 12 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. El cambio de tamaño entre los sectores de macro y microcromosomas es gradual, no observándose un quiebre agudo entre ellos.

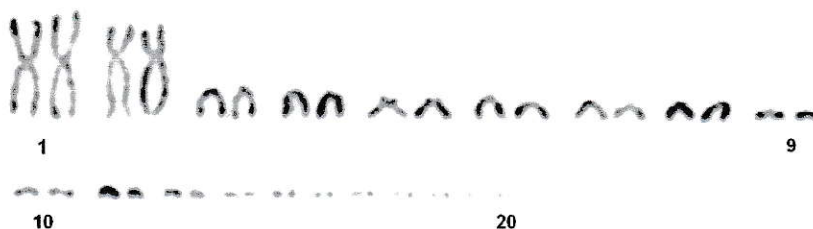


Figura 27: Cariotipo de *Liolaemus bisignatus* $2n = 40$ (6, 12, 22)

Liolaemus cf. kuhlmani:

El cariotipo de esta población se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 40$, constituido por 9 pares de macrocromosomas y 11 pares de microcromosomas (figura 29). El par 1 es metacéntrico, los pares 2 y 5 son submetacéntricos. El par 2 es además portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. Los pares 3, 4, 6, 7, 8 y 9 son todos telocéntricos. Entre los microcromosomas, los pares 10, 11 y 12 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. El cambio de tamaño entre los sectores de macro y microcromosomas es gradual, no observándose un quiebre agudo entre ellos.

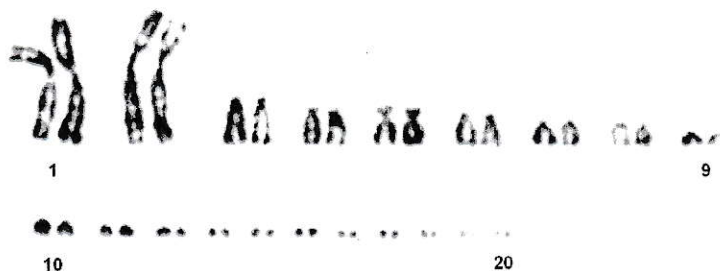


Figura 28: Cariotipo de *Liolaemus kuhlmani* $2n = 40$ (6, 12, 22)

Liolaemus cf. zapallarensis:

El cariotipo de esta población se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 40$, constituido por 9 pares de macrocromosomas y 11 pares de microcromosomas (figura 29). El par 1 es metacéntrico, los pares 2, 5 y 6 son submetacéntricos. El par 2 es además portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. Los pares 3, 4, 7, 8 y 9 son todos telocéntricos. Entre los microcromosomas, los pares 10, 11 y 12 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. El cambio de tamaño entre los sectores de macro y microcromosomas es gradual, no observándose un quiebre agudo entre ellos.

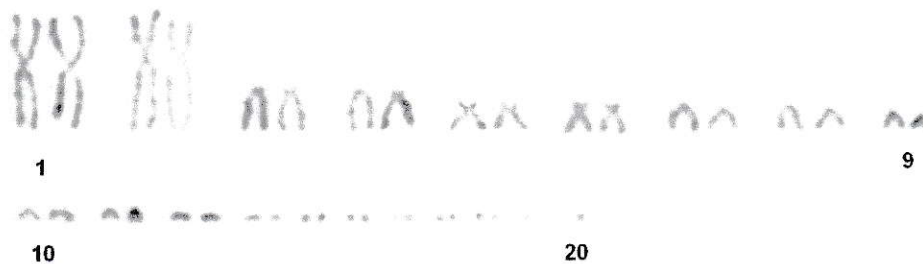


Figura 29: Cariotipo de *Liolaemus zapallarensis* $2n = 40$ (8, 10, 22)

Liolaemus hellmichi:

En esta población el cariotipo posee un número diploide $2n = 38$ constituido por 7 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas (figura 30). Los pares 1, 3 y 5 son submetacéntricos. El par 1 es además portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. Los pares 2, 4 y 6 son

metacéntricos. El par 7 es telocéntrico. Entre los microcromosomas, los pares 8, 9 y 10 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. Se observa un quiebre agudo de tamaño entre el sector de macro y el sector de microcromosomas.



Figura 30: Cariotipo de *Liolaemus hellmichi* $2n = 38$ (12, 2, 24)

Liolaemus cf. platei:

Todas las poblaciones presentaron el mismo cariotipo. Éste especie se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 40$ constituido por 8 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas (Figura 31, más adelante). Los pares 1, 2 y 4 son submetacéntricos. El par 1 es además portador de la constricción secundaria en la región telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. Los pares 3 y 5 son metacéntricos. Los pares 6, 7 y 8 son telocéntricos. Entre los microcromosomas, los pares 9, 10, 11 y 12 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. La transición entre los macro y microcromosomas es gradual no observándose un quiebre agudo de tamaño entre ambos sectores del cariotipo.

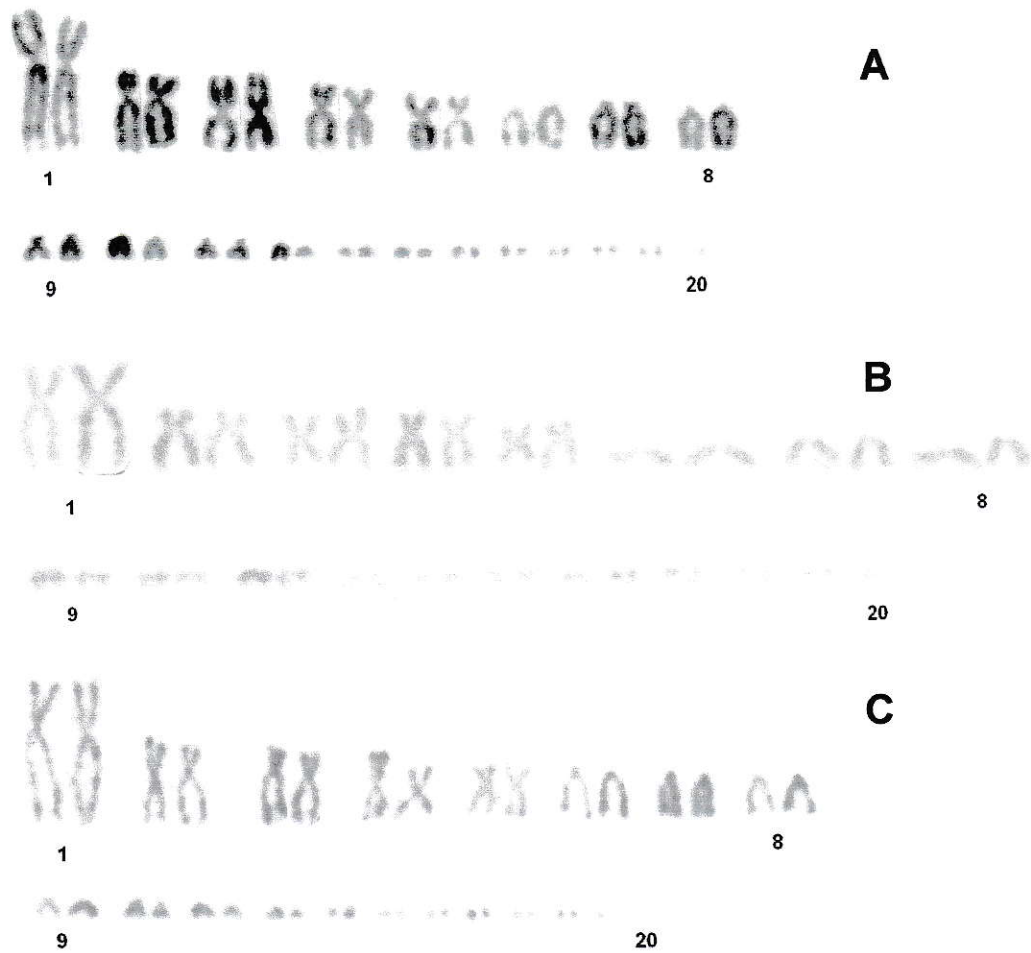


Figura 31: Cariotipo de *Liolaemus cf. platei* $2n = 40$ (10, 6, 24).
 A: Parque Nacional Pan de Azúcar
 B: Totoralillo
 C: Caldera

Liolaemus cf. velosoi:

Las dos poblaciones muestreadas presentaron el mismo cariotipo. En esta especie el cariotipo se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 40$ constituido por 8 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas. Los pares 1, 2 y 4 son submetacéntricos. El par 1 es además portador de la constricción secundaria en la región

telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. Los pares 3 y 5 son metacéntricos. Los pares 6, 7 y 8 son telocéntricos. Entre los microcromosomas, los pares 9, 10, 11 y 12 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes (Figura 32, más adelante). No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. La transición entre los macro y microcromosomas es gradual no observándose un quiebre agudo de tamaño entre ambos sectores.

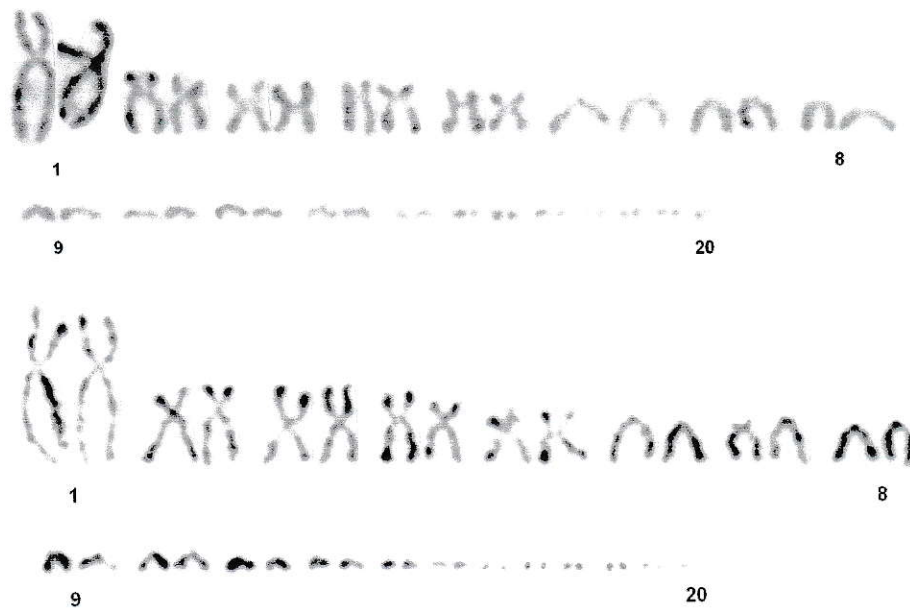


Figura 32: Cariotipo de *Liolaemus cf. velosoi* $2n = 40$ (10, 6, 24).
Arriba: Monte Amargo, al oeste de Copiapó
Abajo: Fundición de Paipote, al este de Copiapó

Liolaemus sp:

Esta población se caracteriza por poseer un número diploide $2n = 40$ constituido por 8 pares de macrocromosomas y 12 pares de microcromosomas (figura 33). Los pares 1 y 2 son submetacéntricos. El par 1 es además portador de la constricción secundaria en la

región telomérica del brazo largo, en ambos homólogos. Los pares 3, 4 y 5 son metacéntricos. Los pares 6, 7 y 8 son telocéntricos. Entre los microcromosomas, los pares 9, 10, 11 y 12 tienen morfología telocéntrica. Los restantes pares de microcromosomas son todos puntiformes. No se observan cromosomas sexuales morfológicamente diferenciados. La transición entre los macro y microcromosomas es gradual no observándose un quiebre agudo de tamaño entre ambos sectores.

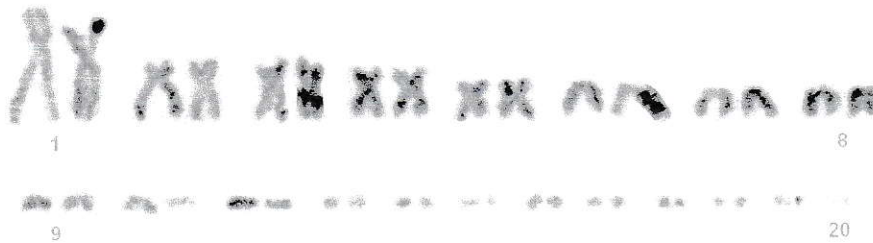


Figura 33: Cariotipo de *Liolaemus sp* $2n = 40$ (10, 6, 24).

Medidas cromosómicas

Los valores obtenidos en las mediciones de elementos del cariotipo se encuentran resumidos en la Tabla 7. Se observa una fuerte variación dentro de la muestra para la mayoría de los pares cromosómicos lo que en cierta medida es esperable dado que en *Liolaemus*, y en el grupo *nigromaculatus* en particular, están incluidos taxa en los que se ha descrito la ocurrencia de diversos mecanismos de reordenamiento, especialmente los de tipo Robertsoniano. Los resultados muestran además, que dicha variabilidad se ordena consistentemente abarcando grupos definidos de taxa, lo que se ve reflejado en la

TABLA 7

| | PAR CROMOSÓMICO | | | | | | | | | |
|------|-----------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| DAR | 0,1964 | 0,200232 | 0,13959 | 0,138786 | 0,115533 | 0,081458 | 0,03663 | 0,014116 | 0,010735 | 0,011699 |
| NIT | 0,1683 | 0,159014 | 0,119423 | 0,114363 | 0,101317 | 0,066154 | 0,056333 | 0,055749 | 0,045479 | 0,028985 |
| MAL | 0,2082 | 0,198548 | 0,150737 | 0,133345 | 0,103427 | 0,063077 | 0,042021 | 0,032595 | 0,010284 | 0,011168 |
| BIS | 0,2322 | 0,211009 | 0,080611 | 0,0688 | 0,071189 | 0,057326 | 0,049909 | 0,05216 | 0,03546 | 0,029675 |
| KUHL | 0,2194 | 0,2224 | 0,08104 | 0,0694 | 0,0678 | 0,06 | 0,05078 | 0,05011 | 0,0372 | 0,03076 |
| ZAP | 0,2188 | 0,2203 | 0,083415 | 0,06854 | 0,06844 | 0,05861 | 0,0519 | 0,0502 | 0,03613 | 0,03101 |
| HELL | 0,2053 | 0,139465 | 0,116595 | 0,117708 | 0,098562 | 0,084132 | 0,063499 | 0,02656 | 0,024565 | 0,017473 |
| PLA1 | 0,2072 | 0,116711 | 0,11281 | 0,09347 | 0,083931 | 0,062792 | 0,07231 | 0,064736 | 0,039634 | 0,034372 |
| PLA2 | 0,1892 | 0,113729 | 0,109239 | 0,102488 | 0,09008 | 0,064287 | 0,061254 | 0,058692 | 0,032026 | 0,029809 |
| PLA3 | 0,2238 | 0,118031 | 0,120181 | 0,095843 | 0,089688 | 0,064585 | 0,061437 | 0,058524 | 0,035787 | 0,028057 |
| PLA4 | 0,1753 | 0,110177 | 0,11133 | 0,094705 | 0,079362 | 0,071441 | 0,057476 | 0,060695 | 0,035919 | 0,028663 |
| VEL1 | 0,2086 | 0,111719 | 0,103277 | 0,101534 | 0,088516 | 0,06801 | 0,069399 | 0,056821 | 0,035963 | 0,02981 |
| VEL2 | 0,2156 | 0,115252 | 0,118924 | 0,102328 | 0,088826 | 0,064782 | 0,071521 | 0,060818 | 0,032014 | 0,031739 |
| L SP | 0,1983 | 0,115227 | 0,113873 | 0,101284 | 0,086265 | 0,072342 | 0,061015 | 0,057043 | 0,032048 | 0,035005 |
| | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
| DAR | 0,010604 | 0,0094 | 0,007241 | 0,007824 | 0,006046 | 0,009651 | 0,004084 | | | |
| NIT | 0,020813 | 0,013891 | 0,012935 | 0,013177 | 0,013421 | 0,010659 | | | | |
| MAL | 0,008894 | 0,009424 | 0,009316 | 0,006249 | 0,007275 | 0,005452 | | | | |
| BIS | 0,025784 | 0,023472 | 0,009055 | 0,010954 | 0,00989 | 0,008345 | 0,006208 | 0,007278 | 0,006374 | 0,004329 |
| KUHL | 0,02402 | 0,0223 | 0,01173 | 0,01202 | 0,0103 | 0,00933 | 0,0068 | 0,00684 | 0,00612 | 0,0051 |
| ZAP | 0,02489 | 0,024008 | 0,01213 | 0,01222 | 0,0112 | 0,01005 | 0,00656 | 0,0066 | 0,00632 | 0,00492 |
| HELL | 0,018064 | 0,015357 | 0,015107 | 0,011591 | 0,01223 | 0,010421 | 0,010234 | 0,006819 | 0,006365 | 0 |
| PLA1 | 0,028974 | 0,020771 | 0,011244 | 0,010041 | 0,008793 | 0,006867 | 0,00692 | 0,007231 | 0,006365 | 0,00483 |
| PLA2 | 0,029677 | 0,020254 | 0,017828 | 0,01617 | 0,013864 | 0,013579 | 0,010154 | 0,011006 | 0,009069 | 0,007636 |
| PLA3 | 0,019904 | 0,015869 | 0,011531 | 0,010269 | 0,00987 | 0,008863 | 0,008064 | 0,007716 | 0,007075 | 0,004919 |
| PLA4 | 0,026177 | 0,020062 | 0,028407 | 0,018999 | 0,015841 | 0,022526 | 0,012974 | 0,011089 | 0,010201 | 0,008615 |
| VEL1 | 0,029701 | 0,026815 | 0,011699 | 0,010245 | 0,010897 | 0,009658 | 0,008442 | 0,007934 | 0,00585 | 0,006259 |
| VEL2 | 0,022544 | 0,018183 | 0,010699 | 0,00984 | 0,007467 | 0,005979 | 0,006562 | 0,00638 | 0,005453 | 0,00511 |
| L SP | 0,026273 | 0,015539 | 0,016146 | 0,012533 | 0,015801 | 0,013154 | 0,010504 | 0,011012 | 0,006653 | 0 |

Tabla 7: Valores obtenidos para el porcentaje del complemento haploide. Los números representan valores promedio de las cuatro mejores placas de cada población.

distribución de los estados de los caracteres cromosómicos en la matriz de datos cromosómicos incorporada al análisis filogenético. Este hecho se ve reflejado en el elevado número de estados asignados a cada carácter por el programa MorphoCode (tabla 8), que en algunos casos casi iguala al número de taxa en estudio (ej. caracteres 74 y 80), lo que podría redundar en un menor aporte de ellos a la resolución en el análisis cladístico.

Los valores correspondientes al IC se encuentran en la tabla 9. Se observa una variación en todos los pares cromosómicos, no obstante en este caso este hecho no afecta su aporte al análisis cladístico posterior dado que ellos fueron utilizados solo para establecer la morfología de cada par, la que a su vez se tradujo en el establecimiento de caracteres presencia-ausencia que son incorporados directamente en la matriz final de caracteres cromosómicos (tabla 11). Esta información, es utilizada además en el análisis de las posibles vías de diferenciación del cariotipo sobre la hipótesis filogenética construida en base a la evidencia total.

Evidencia Bioquímica

De los 20 sistemas ensayados, se resolvieron satisfactoriamente 9 en todas las poblaciones, los que se utilizaron en el análisis posterior. En el anexo 2, se encuentran los zimogramas correspondientes a estas nueve corridas que entregaron finalmente los caracteres para el análisis cladístico. En la tabla 10 se señalan los sistemas, su estructura cuaternaria, las movilidades de cada uno de ellos y el número de animales de cada taxon

TABLA 8

| N° CARÁCTER | DESCRIPCIÓN | ESTADOS |
|-------------|---|---|
| CAR 74 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 1 | < 0 B K @ A 8 H 3 E = |
| CAR 75 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 2 | H = K 7 2 1 0 |
| CAR 76 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 3 | G @ K 0 > < : 8 = |
| CAR 77 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 4 | K B I 0 C 9 = : |
| CAR 78 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 5 | K C D 0 A 7 < : 5 8 |

TABLA 8

| | | |
|--------|--|---|
| CAR 79 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 6 | I |
| | | 8 |
| | | 5 |
| | | 0 |
| | | K |
| | | 6 |
| | | 7 |
| | | > |
| | | : |
| | | @ |
| CAR 80 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 7 | 0 |
| | | @ |
| | | 4 |
| | | 9 |
| | | E |
| | | K |
| | | C |
| | | C |
| | | A |
| | | I |
| CAR 81 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 8 | J |
| | | 0 |
| | | G |
| | | 9 |
| | | E |
| | | 6 |
| | | K |
| | | H |
| | | I |
| | | J |
| CAR 82 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 9 | 0 |
| | | K |
| | | D |
| | | : |
| | | G |
| | | A |
| CAR 83 | Porcentaje del complemento haploide representado por el par cromosómico 10 | 1 |
| | | E |
| | | 0 |
| | | 7 |
| | | J |
| | | F |
| | | D |
| | | H |
| K | | |
| CAR 84 | Macro cromosomas Telocentricos ausentes | 0 |
| | Macro cromosomas Telocentricos presentes | 1 |
| CAR 85 | 2n mayor que 36 ausente | 0 |
| | 2n mayor que 36 presente | 1 |

TABLA 8

| | | |
|--------|--|---|
| CAR 86 | 2n menor que 36 ausente | 0 |
| | 2n menor que 36 presente | 1 |
| CAR 87 | Cromosomas sexuales ausentes | 0 |
| | Cromosomas sexuales presentes | 1 |
| CAR 88 | Morfología del par 7 telocéntrica | 0 |
| | Morfología del par 7 metacéntrica | 1 |
| CAR 89 | N° de pares de microcromosomas = 12 | 0 |
| | N° de pares de microcromosomas = 11 | 1 |
| | N° de pares de microcromosomas = 10 | 2 |
| CAR 90 | Sin macrocromosomas telocéntricos | 0 |
| | Con un par de macrocromosomas telocéntrico | 1 |
| | Con tres pares de macrocromosomas telocéntricos | 2 |
| | Con cinco pares de macrocromosomas telocéntricos | 3 |
| | Con siete o más pares de macrocromosomas telocéntricos | 4 |
| CAR 91 | Primer par de macrocromosomas metacéntrico presente | 0 |
| | Primer par de macrocromosomas metacéntrico ausente | 1 |
| CAR 92 | Tercer par de macrocromosomas metacéntrico presente | 0 |
| | Tercer par de macrocromosomas metacéntrico ausente | 1 |
| CAR 93 | Cuarto par de macrocromosomas metacéntrico presente | 0 |
| | Cuarto par de macrocromosomas metacéntrico ausente | 1 |
| CAR 94 | Sexto par de macrocromosomas metacéntrico presente | 0 |
| | Sexto par de macrocromosomas metacéntrico ausente | 1 |

Tabla 8: Caracteres cromosómicos y estados considerados en el análisis filogenético. En la columna derecha, estados definidos por MorphoCode.

TABLA 9

| | PAR CROMOSÓMICO | | | | | | | | | |
|------|-----------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| DAR | 0,4560 | 0,335196 | 0,488433 | 0,482465 | 0,465308 | 0,435439 | 0,018906 | 0 | 0 | 0 |
| NIT | 0,4342 | 0,37334 | 0,41189 | 0,470758 | 0,45846 | 0,474718 | 0,47451 | 0,377451 | 0,387488 | 0,393992 |
| MAL | 0,4668 | 0,345506 | 0,425087 | 0,4861 | 0,466514 | 0,471318 | 0,482735 | 0,454513 | 0 | 0 |
| BIS | 0,4597 | 0,345566 | 0,116956 | 0,030573 | 0,250808 | 0,013843 | 0,033454 | 0,020561 | 0,047377 | 0,012245 |
| KUHL | 0,4306 | 0,35536 | 0,1092 | 0,0442 | 0,2766 | 0,02498 | 0,03023 | 0,03813 | 0,0399 | 0 |
| ZAP | 0,4755 | 0,35142 | 0,12384 | 0,0492 | 0,28354 | 0,24806 | 0,0386 | 0 | 0,03277 | 0,0027 |
| HELL | 0,3615 | 0,484084 | 0,475502 | 0,346122 | 0,364467 | 0,402899 | 0,039799 | 0 | 0,011766 | 0,050862 |
| PLA1 | 0,3527 | 0,339796 | 0,482449 | 0,393472 | 0,405111 | 0,025348 | 0,150927 | 0,065631 | 0,263491 | 0,007434 |
| PLA2 | 0,3701 | 0,350007 | 0,447869 | 0,394881 | 0,430875 | 0,007345 | 0,007798 | 0,008633 | 0,02428 | 0,020994 |
| PLA3 | 0,3555 | 0,363994 | 0,476559 | 0,415044 | 0,415019 | 0,008446 | 0,010769 | 0,00985 | 0,025741 | 0,028576 |
| PLA4 | 0,3635 | 0,381621 | 0,437968 | 0,407112 | 0,426201 | 0,110455 | 0,014856 | 0,007905 | 0,005441 | 0,025524 |
| VEL1 | 0,3657 | 0,361566 | 0,474943 | 0,352186 | 0,394304 | 0,026649 | 0,142213 | 0,01065 | 0,042935 | 0,009611 |
| VEL2 | 0,3673 | 0,318908 | 0,481452 | 0,372591 | 0,410041 | 0,014649 | 0,20056 | 0,022 | 0,050791 | 0,03105 |
| L SP | 0,3602 | 0,32346 | 0,434958 | 0,431848 | 0,422363 | 0,017193 | 0,03119 | 0,022791 | 0,02282 | 0,046298 |
| | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
| DAR | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| NIT | 0,078424 | 0,075514 | 0,048353 | 0,068316 | 0,078926 | 0,103506 | | | | |
| MAL | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| BIS | 0,034211 | 0,105357 | 0 | 0,132586 | 0,109541 | 0,082046 | 0,212347 | 0,200554 | 0,091064 | 0,127785 |
| KUHL | 0,0034 | 0 | 0 | 0,0024 | 0,0563 | 0,07768 | 0,0187 | 0,0988 | 0 | 0,0997 |
| ZAP | 0,0215 | 0 | 0 | 0,0384 | 0 | 0 | 0,01667 | 0,07342 | 0,00217 | 0,1045 |
| HELL | 0,450114 | 0,451978 | 0,491235 | 0,444907 | 0,42512 | 0,35716 | 0,493357 | 0,452438 | 0,379074 | 0 |
| PLA1 | 0,172219 | 0,038914 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,028889 | 0 | 0 |
| PLA2 | 0,017642 | 0,031191 | 0,035136 | 0,032922 | 0,032708 | 0,019895 | 0,05635 | 0,104748 | 0,085494 | 0,079303 |
| PLA3 | 0,036669 | 0,076967 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,112499 | 0 | 0 |
| PLA4 | 0,036098 | 0,053047 | 0,442183 | 0,452693 | 0,032747 | 0,416532 | 0,044894 | 0,043303 | 0,053286 | 0,093406 |
| VEL1 | 0,049524 | 0,051804 | 0,046789 | 0,032653 | 0,117343 | 0 | 0,126604 | 0,194213 | 0,014419 | 0,004841 |
| VEL2 | 0,036241 | 0,031924 | 0,070395 | 0,083052 | 0,059642 | 0,058258 | 0 | 0,092304 | 0 | 0,127518 |
| L SP | 0,039002 | 0,063068 | 0,065981 | 0,05804 | 0,140323 | 0,009092 | 0,136357 | 0,103522 | 0,009662 | 0 |

Tabla 9 : Valores obtenidos para el índice centromérico (IC). Los números representan valores promedio de las cuatro mejores placas de cada población.

TABLA 10

| SISTEMA | ESTRUCTURA | ALELO | MIGRACIÓN | NUMERO DE INDIVIDUOS PORTADORES | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------------------------|-------------|-----------|---------------------------------|-----|-----|-----|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|
| | | | | DAR | NIT | MAL | BIS | KUHL | ZAP | HELL | PLA1 | PLA2 | PLA3 | PLA4 | VEL1 | VEL2 | L SP |
| ACOH | MONÓMERO | a | 27,8 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | b | 25,7 | 7 | 4 | 3 | 0 | 1 | 1 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 5 | 6 | 8 |
| | | c | 24,3 | 0 | 0 | 1 | 4 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 4 | 1 |
| ADH | DÍMERO | a | 27,6 | 8 | 4 | 4 | 4 | 2 | 1 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| EST | MONÓMERO O DÍMERO | a y b | 20,5 | 8 | 3 | 4 | 4 | s/r | s/r | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | | 17,9 | 3 | 4 | 4 | 4 | s/r | s/r | 6 | 5 | 3 | 2 | 1 | 0 | 4 | 8 |
| | | | 15,5 | 3 | 0 | 0 | 1 | s/r | s/r | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | | a | 9,0 | 0 | 0 | 0 | 0 | s/r | s/r | 6 | 5 | 8 | 2 | 7 | 7 | 6 | 7 |
| | | a | 5,0 | 8 | 4 | 4 | 4 | s/r | s/r | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| G3PDH | DÍMERO | a | 15,5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| | | b | 13,0 | 8 | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| HB | TETRÁMERO (2 UNID/2LOCUS) | a | 13,0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | b | 10,8 | 8 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 6 | 6 | 8 |
| | | c | 7,5 | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 0 |
| | | a | 3,2 | 8 | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 7 | 8 | 8 | 4 | 8 | 5 | 8 | 8 |
| LDH | TETRÁMERO (COMB/2LOCUS) | a, b, c y d | 37,2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | 29,7 | 7 | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | | 23,0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | 22,2 | 8 | 4 | 4 | 3 | 2 | 2 | 8 | 8 | 8 | 3 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | | 15,0 | 8 | 4 | 1 | 4 | 3 | 2 | 7 | 8 | 7 | 0 | 6 | 6 | 8 | 6 |
| | | | 6,3 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | | 5,7 | 3 | 4 | 0 | 3 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 4 | 8 | 5 |
| | | | 2,5 | 0 | 0 | 3 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 5 | 3 |
| MDH | DÍMERO | a | 11,6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| | | b | 8,6 | 8 | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 6 | 4 | 8 | 7 | 8 | 8 |
| | | a | 4,4 | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 2 | 5 | 0 | 5 | 0 | 8 | 0 | 4 | 7 |
| | | a | 0,9 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | b | -1,7 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | c | -3,7 | 0 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | d | -5,2 | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | a | -14,5 | 8 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| PPT | DIVERSOS PRODUCTOS | a | 26,5 | 8 | 4 | 4 | 4 | 1 | 2 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | a | 17,2 | 8 | 0 | 1 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 6 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | b | 16,5 | 0 | 4 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | a | 5,0 | 8 | 3 | 4 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 8 | 4 | 7 | 8 | 8 | 8 |
| SOD PIm | DÍMERO | a | 31,9 | 8 | 0 | 1 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 8 | 4 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| | | b | | 0 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| SOD Hem | TETRÁMERO | a | 9,5 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 8 | 7 | 4 | 8 | 6 | 7 | 8 |
| | | b | 6,9 | 3 | 0 | 0 | 4 | 2 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 |
| | | a | 3,0 | 8 | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 8 | 8 | 7 | 4 | 7 | 6 | 8 | 8 |
| | | a | -3,0 | 8 | 3 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | a | -9,0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Tabla 10: Movilidad de los sistemas corridos y número de ejemplares de cada taxón donde hubo expresión.

en los cuales se expresaron. En conjunto, estos 9 sistemas expresaron 36 electromorfos entre todas las poblaciones, los que son mostrados junto a las frecuencias génicas, el porcentaje de loci polimórficos (P) y la heterocigosidad poblacional promedio (HL) en la tabla 11.

En relación al porcentaje de loci polimórficos, el valor más alto lo muestra *L darwini* (31%) en tanto que el más bajo es compartido por *L helmichi*, *L platei3*, *L platei 4* y *L sp*, con un 6,06 %. Las restantes especies exhiben valores intermedios que se encuentran por debajo de los que se ha observado previamente en reptiles y otros vertebrados (Powell, 1975, Navarro, 1983).

Respecto de la heterocigosidad, los valores obtenidos en el conjunto de la muestra varían considerablemente, entre 0,067 (*L velosoi 2*) y 0,0037 (*L sp*). En algunos casos, estos valores corresponden a lo que se podría esperar de acuerdo al grado de aislamiento y el tamaño poblacional de los diferentes taxa (ej. *L hellmichi* y *L sp*). Al igual que en el caso del porcentaje de loci polimórficos P, los resultados generales caen dentro del rango citado antes para Reptiles y Vertebrados en general.

En relación a los caracteres bioquímicos que fueron incorporados al análisis cladístico (datos presencia-ausencia), éstos se muestran con sus respectivos estados en la tabla 12.

TABLA 11

| SISTEMA | ESTRUCTURA | NUMERO DE ELECTROMORFOS | ALELO | MIGRACIÓN | FRECUENCIAS ALElicas | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------------------------|-------------------------|--------------------|-----------|----------------------|--------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | DAR | NIT | MAL | BIS | KUHL | ZAP | HELL | PLA1 | PLA2 | PLA3 | PLA4 | VEL1 | VEL2 | L SP | |
| ACOH | MONÓMERO | 3 | a | 27,8 | 0,188 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| | | | b | 25,7 | 0,813 | 1,000 | 0,750 | 0,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 0,500 | 0,625 | 0,938 |
| | | | c | 24,3 | 0,000 | 0,000 | 0,250 | 1,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,500 | 0,375 |
| ADH | DÍMERO | 1 | a | 27,6 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |
| EST | MONÓMERO O DÍMERO | 1 | a y b | 20,5 | 0,571 | 0,429 | 0,500 | 0,000 | s/r | s/r | 0,727 | 0,000 | 0,727 | 0,667 | 0,875 | 1,000 | 0,667 | 0,471 | |
| | | | | 17,9 | 0,214 | 0,571 | 0,500 | 0,750 | s/r | s/r | 0,273 | 0,556 | 0,273 | 0,333 | 0,125 | 0,000 | 0,333 | 0,471 | |
| | | | | 15,5 | 0,214 | 0,324 | 0,333 | 0,250 | s/r | s/r | 0,248 | 0,444 | 0,000 | 0,000 | 0,123 | 0,000 | 0,444 | 0,059 | |
| | | | | 9,0 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | |
| | | | | 5,0 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | |
| G3PDH | DÍMERO | 2 | a | 15,5 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,063 | 0,000 | |
| | | | b | 13,0 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 0,938 | 1,000 | |
| HB | TETRÁMERO (2 UNID/2LOCUS) | 3 | a | 13,0 | 0,063 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,625 | 0,625 | 1,000 |
| | | | b | 10,8 | 0,938 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | 0,333 | 0,471 | |
| | | | c | 7,5 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,375 | 0,375 | 0,000 |
| | | 1 | a | 3,2 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | |
| LDH | TETRÁMERO (COMB/2LOCUS) | 4 | a, b, c y d | 37,2 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| | | | | 29,7 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | |
| | | | | 23,6 | 0,000 | 0,250 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | |
| | | | | 22,2 | 1,000 | 0,750 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | |
| | | 15,0 | | 1,000 | 1,000 | 0,250 | 1,000 | s/r | s/r | 0,875 | 1,000 | 0,875 | 0,000 | 0,750 | 0,750 | 1,000 | 0,750 | | |
| | | 6,3 | | 0,000 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | |
| | | 5,7 | | 0,375 | 1,000 | 0,000 | 0,750 | s/r | s/r | 0,000 | 0,250 | 0,000 | 0,250 | 0,000 | 0,500 | 1,000 | 0,625 | | |
| | | 2,5 | | 0,000 | 0,000 | 0,750 | 0,250 | s/r | s/r | 0,000 | 0,750 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,625 | 0,625 | 0,375 | | |
| MDH | DÍMERO | 2 | a | 11,6 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,125 | 0,000 | 0,000 | |
| | | | b | 8,6 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 0,875 | 1,000 | 1,000 | |
| | | 4 | a | 4,4 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 1,000 | 1,000 | |
| | | | b | -0,9 | 0,125 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | |
| | | | c | -1,7 | 0,875 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | |
| | | | d | -3,7 | 0,000 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | | |
| | | 1 | a | -5,2 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | | |
| | | PPT | DIVERSOS PRODUCTOS | 1 | a | -14,5 | 1,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| a | 26,5 | | | | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | | | |
| b | 17,2 | | | | 1,000 | 0,000 | 0,125 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | | | |
| a | 16,5 | | | | 0,000 | 1,000 | 0,875 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | | |
| SOD Pim | DÍMERO | 2 | a | 5,0 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | | | |
| | | | b | 31,9 | 1,000 | 0,000 | 0,125 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | | | |
| SOD Hem | TETRÁMERO | 2 | a | 29,2 | 0,000 | 1,000 | 0,875 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | | |
| | | | b | 9,5 | 0,625 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 0,875 | 1,000 | 1,000 | 0,750 | | | |
| | | 1 | a | 6,9 | 0,375 | 0,000 | 0,000 | 1,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,125 | 0,000 | 0,000 | 0,250 | | | |
| | | | a | 3,0 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | s/r | s/r | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | | | |
| | | | a | -3,0 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | | |
| 1 | a | -9,0 | 1,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | s/r | s/r | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | | | | | |
| 36 | | | | | P → | 0,3125 | 0,125 | 0,25 | 0,125 | s/r | s/r | 0,0625 | 0,125 | 0,125 | 0,0625 | 0,0625 | 0,25 | 0,3125 | 0,0625 |
| HL → | | | | | HL → | 0,0347 | 0,0270 | 0,0410 | 0,0234 | s/r | s/r | 0,0124 | 0,0271 | 0,0192 | 0,0139 | 0,0068 | 0,0488 | 0,0676 | 0,0037 |

Tabla 11: Frecuencias génicas y variabilidad genética intrapoblacional (P y HL) en las poblaciones estudiadas. En el caso de KUHL Y ZAP no se calcularon las frecuencias dado que se contó con información de sólo dos ejemplares de cada una.

TABLA 12

| CARÁCTER | CODIGO | ESTADOS | | | | | | | | | | | | | |
|----------|-----------|---------|-----|-----|-----|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|-----|
| | | DAR | NIT | MAL | BIS | KUHL | ZAP | HELL | PLA1 | PLA2 | PLA3 | PLA4 | VEL1 | VEL2 | LSP |
| 49 | ACOH 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 50 | ACOH 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 51 | ACOH 3 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | |
| 52 | EST 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | s/r | s/r | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 53 | G3PDH 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| 54 | HB 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 55 | HB 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 56 | HB 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | |
| 57 | LDH 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 58 | LDH 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 59 | MDH 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| 60 | MDH 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| 61 | MDH 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 62 | MDH 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 63 | MDH 6 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 64 | MDH 7 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 65 | MDH 8 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 66 | PPT 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 67 | PPT 3 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 68 | SOD Plm 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 69 | SOD Plm 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 70 | SOD Hem 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 71 | SOD Hem 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| 72 | SOD Hem 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 73 | SOD Hem 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

Tabla 12: Caracteres bioquímicos incorporados al análisis cladístico y estados de los mismos en las distintas poblaciones.

0 = ausente

1 = presente

Análisis Cladístico

- Compatibilidad de caracteres:

El test de compatibilidad de caracteres (ILD) sobre pares de matrices y sobre la matriz total para los 15 taxa arrojó valores dispares (Tabla 13). Solo el par Cromosomas-Electroforesis aparece homogéneo y altamente compatible. Las restantes combinaciones de datos muestran valores levemente mayores que lo esperado por azar de modo que son solo parcialmente homogéneos.

TABLA 13

| ILD | NREPS | NCHAR | P |
|-------------------|--------------|--------------|----------|
| MORF-ELECT | 100 | 73 | = 0,020 |
| MORF-CROM | 100 | 69 | = 0.020 |
| CROM-ELECT | 100 | 46 | = 0,320 |
| TOTAL | 100 | 94 | = 0,021 |

Tabla 13: Valores obtenidos para el test de compatibilidad de caracteres. Considera 100 réplicas para el análisis estadístico de cada combinación de caracteres.

Cunningham (1997), exploró la relación entre incongruencia de caracteres y precisión en la resolución de hipótesis filogenéticas y a partir de sus resultados señala que con valores de $P \geq 0,01$ combinar datos puede ser aún ventajoso en términos de incrementar la calidad de la hipótesis y que sólo con valores de $P \leq 0,01$ la pérdida de precisión comienza a hacer aconsejable realizar análisis parciales sobre las distintas particiones de datos. Considerando que los valores obtenidos en el caso de los pares Morfología-Electroforesis, Morfología-Cromosomas y Matriz Total, duplican este valor crítico pero al mismo tiempo se encuentran por debajo del valor de significancia normalmente utilizado (5%), se realizó en primer término un análisis parcial sobre cada partición. El objetivo es evaluar la existencia de topologías comunes entre las hipótesis resultantes a partir de los distintos tipos de evidencia y, eventualmente, identificar grupos problema que muestren una variación importante en cuanto a la posición en que se insertan sobre diferentes hipótesis.

- Análisis Parciales

Caracteres Morfológicos

El análisis filogenético sobre evidencia morfológica (Merística + Biometría) arrojó un total de 18 árboles más parsimoniosos. Todos ellos con 344 pasos, un índice de consistencia de $CI = 0.8459$, un índice de homoplasias de $HI = 0.1541$ y un índice reescalado de $RC = 0.5853$. En la figura 33 se muestran los árboles 16 y 18.

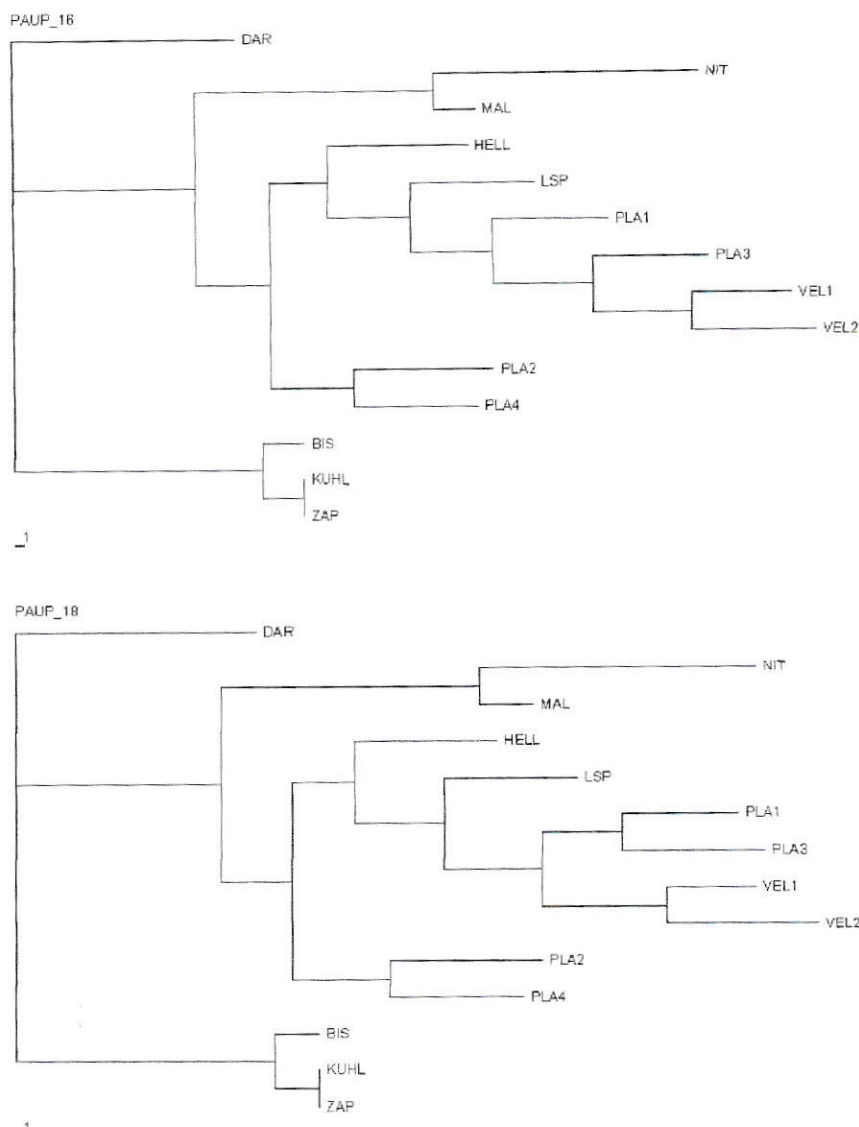


Figura 34: Dos de las hipótesis resultantes del análisis parcial sobre evidencia morfológica.

Caracteres Cromosómicos

El análisis filogenético sobre evidencia cromosómica (Cariotipos + Medidas cromosómicas) arrojó un total de 22 árboles más parsimoniosos. Todos ellos con 327 pasos, un índice de consistencia de $CI = 0.8563$, un índice de homoplasias de $HI =$

0.1437 y un índice reescalado de RC = 0.6109. En la figura 34 se muestran los árboles 12 y 15.

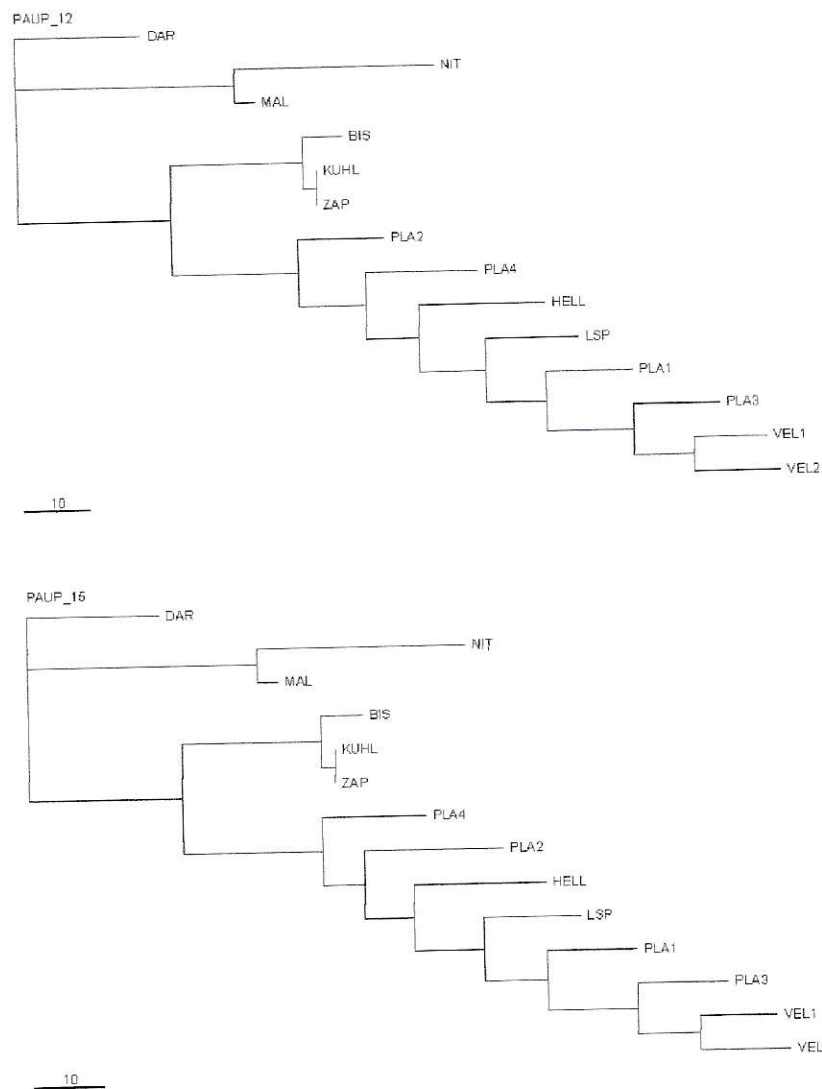


Figura 35: Dos de las hipótesis resultantes del análisis parcial sobre evidencia cromosómica.

Caracteres Bioquímicos o Electroforéticos

El análisis filogenético sobre evidencia bioquímica arrojó un total de 12 árboles más parsimoniosos. Todos ellos con 50 pasos, un índice de consistencia de CI = 0.7800,

un índice de homoplasias de $HI = 0.2200$ y un índice reescalado de $RC = 0.6641$. En la figura 35 se muestran los árboles 2 y 5.

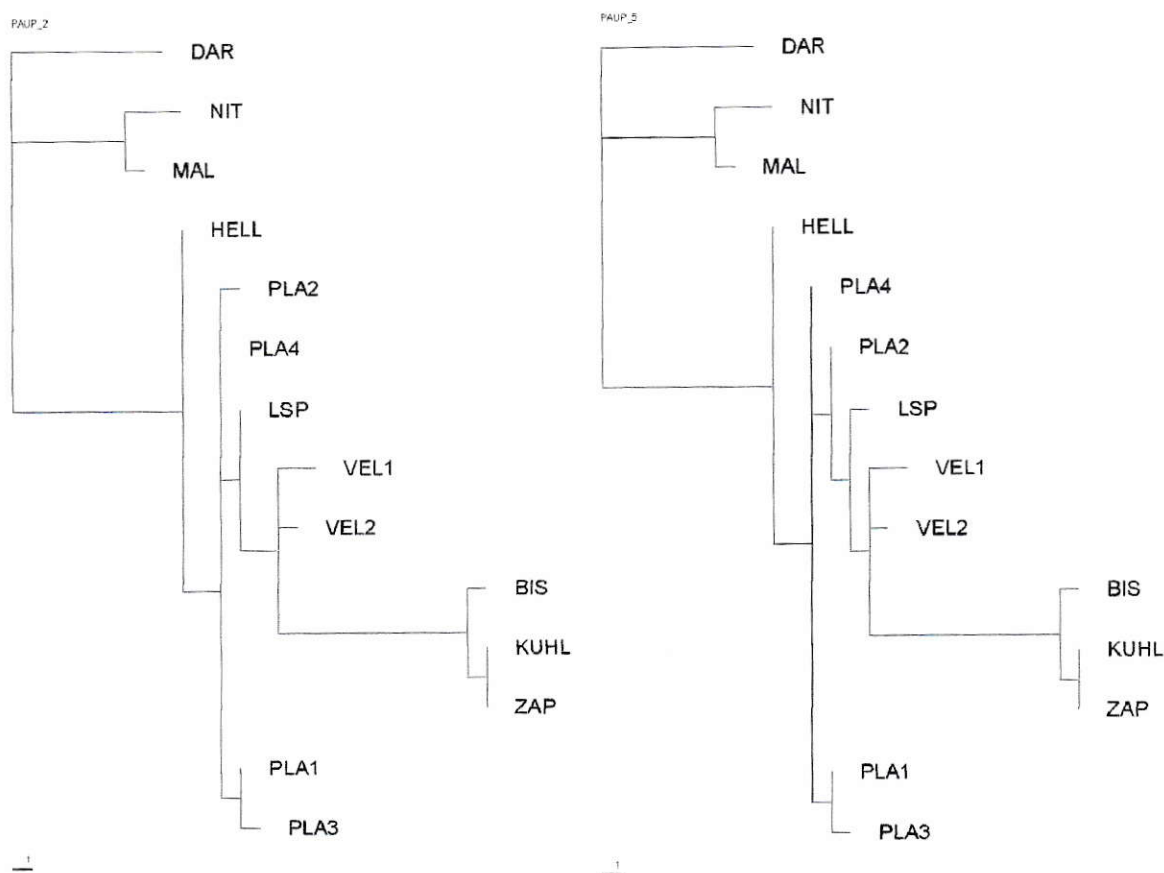


Figura 36: Dos de las hipótesis resultantes del análisis parcial sobre evidencia bioquímica.

El análisis de las hipótesis resultantes con los tres tipos de evidencia por separado muestra topologías con elementos comunes a todas ellas. Sólo el clado que agrupa a las especies del *nigromaculatus sensu stricto* aparece como un conjunto problemático que se inserta en posiciones muy distintas de acuerdo al tipo de evidencia utilizada. El modo

en que se resuelven las relaciones entre todas las restantes especies muestra gran estabilidad, observándose sólo pequeñas variaciones a nivel de taxa terminales.

Evidencia Total

El análisis cladístico del conjunto de las poblaciones realizado sobre evidencia total contempló 94 caracteres, de los cuales 48 corresponden a caracteres de la morfología externa, incluidos 32 biométricos y 16 merísticos, 25 a caracteres bioquímicos y 21 a caracteres de evidencia cromosómica. De este total, 86 caracteres resultaron ser informativos y 7 no informativos bajo el criterio de parsimonia. Los resultados de la estimación de frecuencias de árboles, realizada sobre un set de 500.000 árboles posibles a partir de un muestreo aleatorio (RANDTREES), muestran que la matriz de datos no es aleatoria con respecto a la historia evolutiva del grupo estudiado (figura 34), lo que revela que las topologías obtenidas estarían fuertemente determinadas por la evolución del mismo (mean=568.646406 sd=18.703475 g1=-0.985412 g2=1.046002).

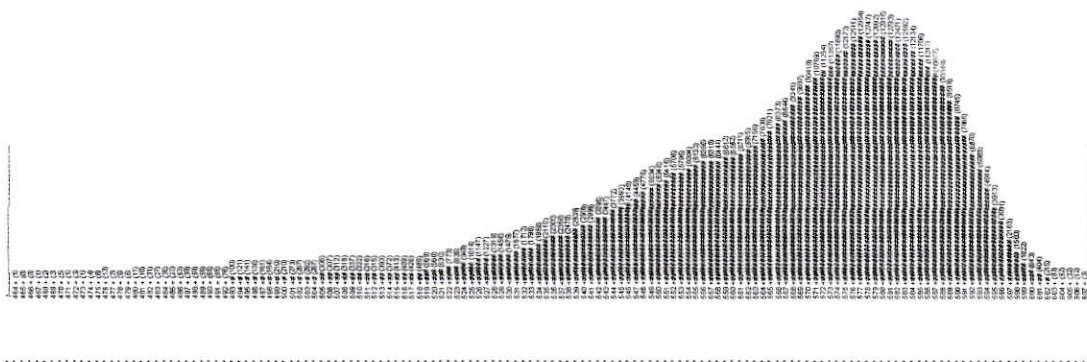


Figura 37: Distribución de frecuencias en el largo de los árboles sobre 500.000 árboles posibles. Se observa una fuerte inclinación de la curva hacia la derecha.

El análisis cladístico basado en una búsqueda heurística arrojó 2 árboles más parsimoniosos los que son descritos en la figura 35. El hecho de que el número de árboles retenidos sea tan bajo, revelaría que los distintos set de caracteres incorporados en la matriz de evidencia total muestran congruencia en cuanto a como reflejan la historia del grupo. Ambos árboles comprenden 449 pasos y poseen un índice de consistencia IC = 0,8530, un índice de retención de RI = 0,7167 y un índice reescalado RC = 0,6114, lo que revelaría la presencia de un cierto número de homoplasias en la matriz, las que ocuparían posiciones cercanas a los nodos terminales (autapomorfias).

Relaciones en el Grupo Interno

En los dos árboles obtenidos, las relaciones entre las especies del grupo interno se resolvieron de un modo similar observándose solo leves diferencias en sectores localizados. El grupo interno es monofilético y queda definido en el nodo 25, al cual se asocian 24 sinapomorfias (14 morfológicas, 1 bioquímicas y 9 cromosómicas). Se reconocen dentro de el dos clados distintos, uno correspondiente a las especies “grandes” del grupo *nigromaculatus* (*L. bisignatus* + *L. cf. kuhlmani* + *L. cf. zapallarensis*) el que se estructura sobre el nodo 17 y al cual se asocian 28 sinapomorfias (17 morfológicas, 5 bioquímicas y 6 cromosómicas) y otro correspondiente a las especies del grupo *platei* (*L. hellmichi* + *L. cf. platei1* + *L. cf. platei2* + *L. cf. platei3* + *L. cf. platei4* + *L. cf. velosoi1* + *L. cf. velosoi2* + *L. sp.*), el que se estructura sobre el nodo 24 y al cual se asocian 26 sinapomorfias (17 morfológicas, 2 bioquímicas y 7 cromosómicas).

Dentro del primer clado, *L. bisignatus* aparece como el grupo hermano de *L. cf. kuhlmani* + *L. cf. zapallarensis* las que se asocian sobre el nodo 16, que se ve sustentado por 3 sinapomorfias (2 morfológicas y 1 bioquímica). En el segundo clado se observan diferencia entre las topologías obtenidas. En el nodo 24 *L. cf. platei2* aparece en ambas como el grupo hermano de las restantes especies con las que comparte 25 sinapomorfias (16 morfológicas, 2 bioquímicas y 7 cromosómicas). En el nodo 23, se observan dos soluciones distintas para el grupo que forman estas últimas. En el árbol 1, el nodo 23 muestra a *L. cf. platei4* como el grupo hermano de las restantes especies con las cuales comparte 12 sinapomorfias (10 morfológicas, 1 bioquímica y 1 cromosómica). Dentro del clado que forman estas últimas, sobre el nodo 22 *L. hellmichi* aparece como el grupo hermano de las demás con las que comparte 9 sinapomorfias (8 morfológicas y 1 cromosómica). En el nodo 21, al cual se asocian 10 sinapomorfias (todas correspondientes a caracteres morfológicos), *L. sp.* es el grupo hermano del clado que forman *L. cf. platei1* + *L. cf. platei3* + *L. cf. velosoi1* + *L. cf. velosoi2*. En el nodo 20 *L. cf. platei1* es el grupo hermano de las restantes con las que comparte 11 sinapomorfias (9 morfológicas, 1 bioquímica y 1 cromosómica). En el nodo 19 *L. cf. platei3* aparece como el grupo hermano de *L. cf. velosoi1* + *L. cf. velosoi2*, con las que comparte 16 sinapomorfias (13 morfológicas y 3 cromosómicas). Finalmente, estas últimas poblaciones forman un clado sobre el nodo 18 por compartir 15 sinapomorfias (9 morfológicas, 3 bioquímicas y 3 cromosómicas).

En el árbol 2, el nodo 23 muestra al clado que forman *L. cf. platei4* + *L. hellmichi* como el grupo hermano de las restantes especies con las que comparte 10 sinapomorfias (8 morfológicas, 1 bioquímica y 1 cromosómica). En el nodo 22, *L. sp.* aparece como el

FIGURA 38

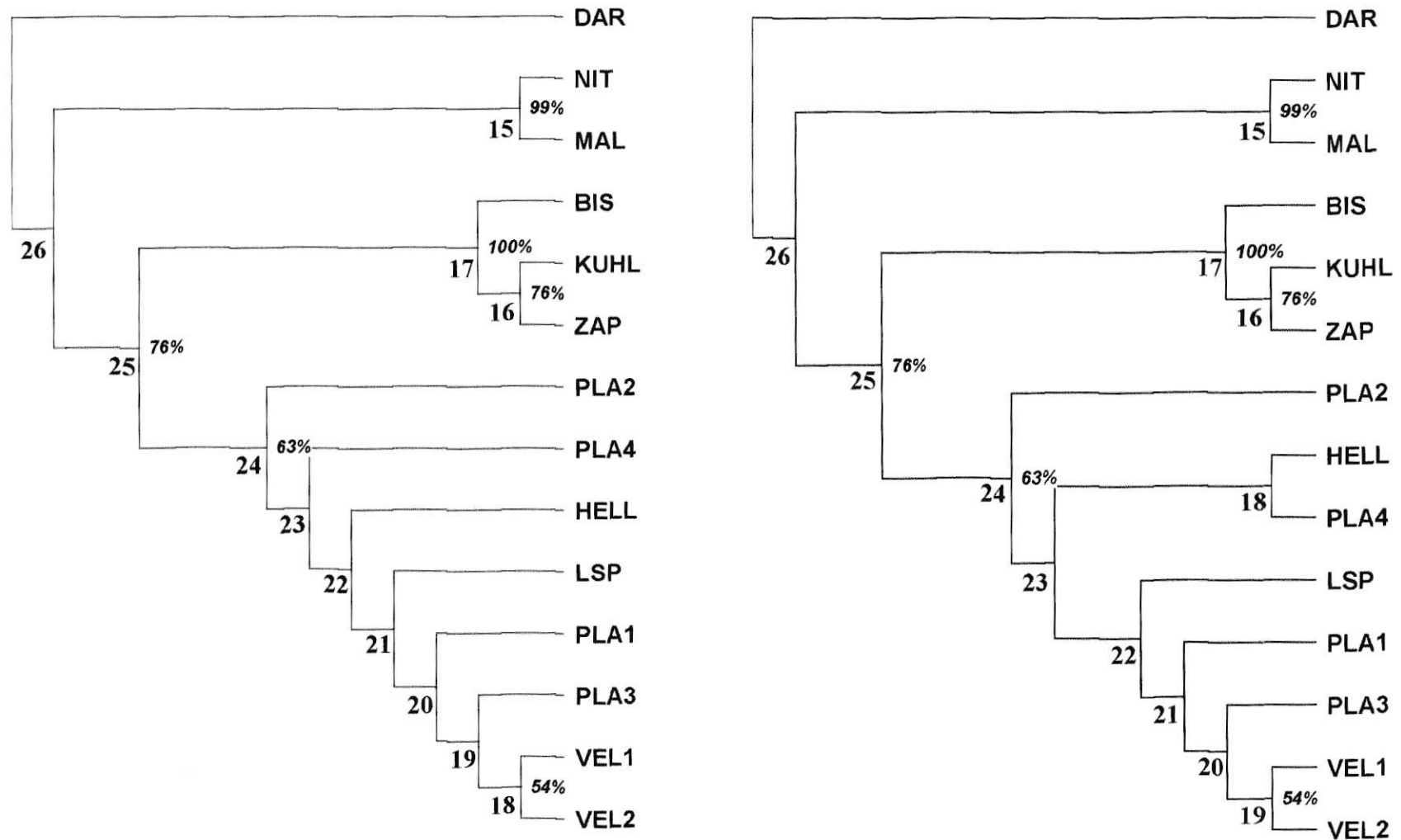


Figura 38: Los dos árboles recuperados en el análisis filogenético sobre evidencia total. Ambos presentan en sus topologías sectores semejantes y demuestran la condición polifilética del grupo *nigromaculatus*. Se observa también la diferencia en el modo en que interpretan la relación entre *L. hellmichi* y *L. cf. platei 4* dentro del grupo *platei*.

grupo hermano del clado que forman *L. cf. platei1* + *L. cf. platei3* + *L. cf. velosoi1* + *L. cf. velosoi2* con las cuales comparte 14 sinapomorfias (13 morfológicas y 1 cromosómica). En el nodo 21, al que se asocian 11 sinapomorfias (9 morfológicas, 1 bioquímica y 1 cromosómica) *L. cf. platei1* aparece como el grupo hermano de las demás. En el nodo 20, *L. cf. platei3* es el grupo hermano de *L. cf. velosoi1* y *L. cf. velosoi2* con las que comparte 16 sinapomorfias (13 morfológicas y 3 cromosómicas). Finalmente, estas últimas forman un clado sobre el nodo 19 por compartir 15 sinapomorfias (9 morfológicas, 3 bioquímicas y 3 cromosómicas).

En la figura 36, se muestra el árbol de consenso estricto y los valores del bootstrap para las principales asociaciones que surgen del análisis. Para el clado correspondiente al grupo interno, el bootstrap arroja un valor de 76%. El grupo monofilético formado por las especies grandes (*L. bisignatus* + (*L. cf. kuhlmani* + *L. cf. zapallarensis*)) se ve fuertemente sustentado por un valor de bootstrap de 100% y dentro de éste, el clado formado por (*L. cf. kuhlmani* + *L. cf. zapallarensis*) muestra un valor de 76%.

El sector correspondiente al grupo *platei* (nodo 24) aparece no resuelto y corresponde a una politomía entre *L. hellmichi*, *L. cf. platei2* y el clado formado por las demás especies (*L. cf. platei1* + *L. cf. platei3* + *L. cf. velosoi1* + *L. cf. velosoi2* + *L. sp.*). Las relaciones de ancestro entre estas últimas aparecen resueltas, aunque con valores de bootstrap más bien bajos, excepto para el clado *L. cf. velosoi1* + *L. cf. velosoi2*, que se ve sustentado por un 54%.

FIGURA 39

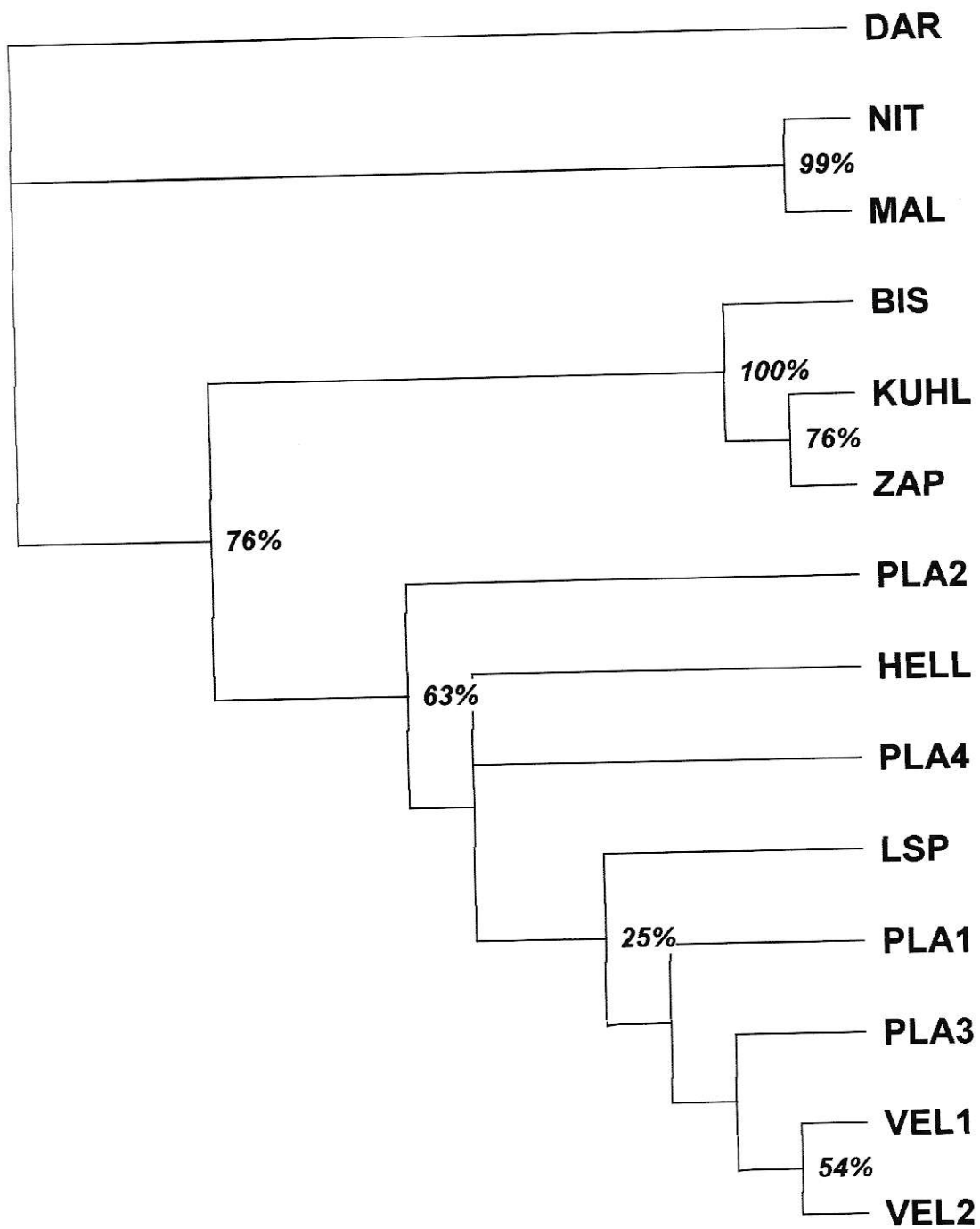


Figura 39: Árbol de Consenso para el análisis de evidencia total.

Relaciones con el Grupo Externo

Las relaciones con el grupo externo se definen del mismo modo en ambos árboles (figura 35). Sobre el nodo 26, el grupo interno forma un clado débilmente sustentado con el primer grupo externo ($\leq 5\%$ bootstrap), *L. nitidus* + *L. maldonadae* (*Liolaemus sensu stricto*) con los que comparte 18 sinapomorfias (8 morfológicas, 6 bioquímicas y 4 cromosómicas). En el nodo 15, las dos especies correspondientes a *Liolaemus sensu stricto* forman un clado fuertemente sustentado por un valor de bootstrap de 99% y al cual se asocian 32 sinapomorfias (24 morfológicas, 2 bioquímicas y 6 cromosómicas).

DISCUSIÓN

Selección de hipótesis

El hecho de que el número de árboles retenidos sea tan bajo, revelaría que los distintos tipos de evidencia incorporados en la matriz muestran gran consistencia en cuanto a la forma en que resuelven la historia evolutiva del grupo. Por otro lado, la desviación significativa que muestra la distribución de frecuencias de los árboles posibles, entrega un primer indicio acerca del papel importante que jugaría dicha historia en la determinación de las topologías obtenidas. En otras palabras, los datos contendrían una fuerte señal filogenética (Hillis & Huelsenbeck (1992).

En su mayor parte, las dos hipótesis que surgen del análisis filogenético reproducen una historia común, tanto para las relaciones en el grupo interno, como para las relaciones con el grupo externo. Sin embargo, hay elementos del análisis que inducen a preferir la topología reflejada en el árbol 1 por sobre la del árbol 2. En primer lugar, dentro de la muestra de poblaciones estudiadas, *L. hellmichi* y *L. cf. platei* representan los extremos distribucionales, estando todas las restantes poblaciones comprendidas en el espacio geográfico entre ambas (aproximadamente 810 km norte - sur). Dentro del denominado grupo *platei* y de acuerdo a los resultados obtenidos, si bien habría un número mayor de entidades específicas que las que se desprenden de los antecedentes previos, todas ellas forman un clado monofilético que presenta un sustento

estadístico relativamente bueno (63% bootstrap), de modo que una posible relación más estrecha entre ambas, respecto de las poblaciones intermedias en el clado definido por el nodo 24, parece difícil de sostener. También es importante considerar que *L. hellmichi* exhibe un fuerte aislamiento geográfico respecto de todos los demás *Liolaemus*, probablemente asociado al proceso de desertificación que afectó al norte del territorio a partir del Plioceno tardío (Muizón y Devries, 1985; Solbrig, 1976) de modo que hoy se encuentra restringido sólo a la cumbre de Cerro Moreno en un ambiente con mayor cobertura y sujeto al fenómeno de neblinas costeras (figura 37). Esta especie no fue detectada en ninguna de las tres prospecciones que se realizaron en los contrafuertes costeros que se encuentran frente a la Península de Mejillones.



Figura 40: Vista de la cumbre de Cerro Moreno en que se aprecia la presencia de una masa de neblinas costeras. Esta condición es semipermanente, determinando que en la cima exista un paisaje muy distinto del que predomina en el resto de la Península de Mejillones.

Desde el punto de vista morfológico, *Liolaemus hellmichi* muestra algunas diferencias respecto de las demás especies del grupo interno. Es la única especie en que la escama rostral se encuentra separada de la nasal por la presencia de unas prolongaciones internas del primer par de cantales, lo que determina que por su cara posterior aquella haga contacto con seis o menos escamas y no con las ocho características de las restantes especies del grupo *platei*, lo que es relevante puesto que según Pincheira-Donoso y Nuñez (2005), este es uno de los caracteres diagnósticos del grupo *platei* dentro del clado que define al grupo *nigromaculatus*. Desde el punto de vista cariotípico, *L. hellmichi* es única no solo entre las especies del grupo *nigromaculatus*, sino entre todos los Liolaeminae, por su número diploide y fórmula cromosómica. De este modo, resulta adecuado asumir una postura más conservadora respecto a la posible existencia de relaciones evolutivas más estrechas para esta especie en el contexto del grupo interno. En consecuencia, en el análisis que sigue, el texto se centra en el árbol 1, como el que mejor refleja la historia evolutiva del grupo estudiado. De igual modo, en adelante el conjunto de especies incluidas en el nodo 25 será referido como “grupo *nigromaculatus*”, el conjunto de especies incluidas en el nodo 17 será referido como “grupo *nigromaculatus sensu stricto*” y el conjunto de especies comprendidas en el nodo 24 será referido como “grupo *platei*”

Monofiletismo del grupo *nigromaculatus*

Los resultados obtenidos en el análisis filogenético para el grupo *nigromaculatus* revelan que este sería un conjunto monofilético de taxa, cuya condición se ve sustentada

por un valor de bootstrap de 76% y por compartir 24 sinapomorfias (14 morfológicas, 1 bioquímicas y 9 cromosómicas). Lo anterior refuerza interpretaciones previas respecto del mismo (Ortiz, 1981; Pincheira-Donoso y Nuñez, 2005).

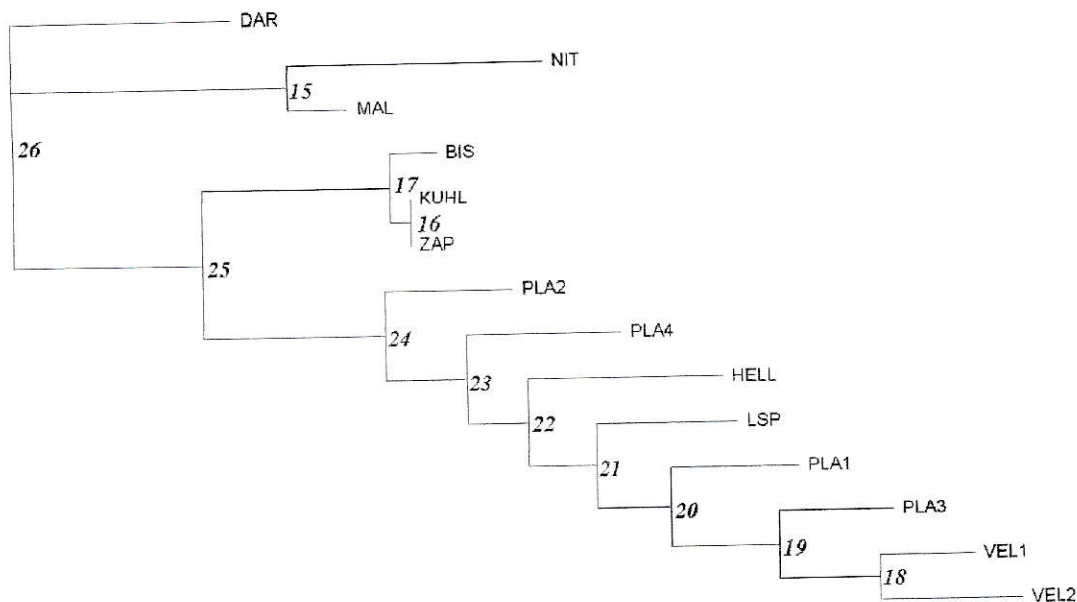
Muller y Hellmich (1933) reconocieron a este como un conjunto de razas estrechamente relacionadas y destacaron la gran afinidad morfológica de las especies que lo integran. Hellmich (1951), en base a un análisis que considera la autecología de este conjunto de especies confirma las fuertes afinidades que existirían entre ellas señalándolas como una consecuencia del establecimiento de un patrón ecotípico común en los ambientes áridos del norte de Chile. Donoso-Barros (1966) reconoció en el ocho subespecies entre las que se incluyen *L.n. nigromaculatus*, *L.n. bisignatus*, *L.n. atacamensis*, *L.n. copiapensis*, *L.n. kuhlmani*, *L.n. zapallarensis*, *L.n. sieversi* y *L.n. ateri*, situación que fue modificada por Ortiz (1981) quien junto con elevar algunos de estos taxa a nivel específico, incorporó también en el grupo a *L. platei* (Werner 1898), *L. velosoi* (Ortiz 1987) y *L. silvai* (Ortiz 1989). Este último autor es el primero que manifiesta la posible existencia de dos grupos distintos dentro del complejo *nigromaculatus*.

Un hecho curioso es que a pesar de estar presente en las partes altas del Cerro Moreno, al norte de Antofagasta ocupando el extremo norte de la distribución costera del género y a pesar de presentar una evidente similitud morfológica con las anteriores, *L. hellmichi* (Donoso-Barros 1974), haya sido inexplicable y recurrentemente excluida de los análisis sobre los *Liolaemus* de las zonas costeras del norte del país. Recientemente Pincheira-Donoso y Nuñez (2005) incorporaron a esta especie en un análisis morfológico junto a otros taxa del grupo *nigromaculatus* y señalaron su mayor

afinidad con *L. platei* y *L. velosoi* estableciendo con ellas una agrupación informal que denominan grupo *platei*, que coincide con lo que aquí se ha reconocido como tal en base a rasgos del cariotipo. Estos autores definen como caracteres propios de este grupo: i) rostral y nasal en contacto directo, ii) ausencia absoluta de peine palpebral, iii) margen anterior de la abertura auditiva sin escamas sobresalientes y iv) ausencia de mancha negra antehumeral. Los resultados de esta tesis confirman estas conclusiones, no obstante se observan problemas con algunos caracteres, lo que sugiere la necesidad de profundizar en el estudio de este grupo de taxa a futuro. La descripción de los 13 ejemplares de *L. hellmichi* que estuvieron disponibles para esta tesis, no coincide con lo señalado por Pincheira-Donoso y Núñez respecto del carácter 33 (número de escamas en contacto con la escama rostral) lo que es relevante puesto que éste es señalado como un carácter diagnóstico del grupo *platei* dentro del clado que define al grupo *nigromaculatus*.

En la figura 40, se muestra el filograma correspondiente al árbol 1 donde se expresan las distancias entre los distintos clados y taxa terminales. Lo relevante en el es:

- i) En el caso del clado correspondiente al grupo *nigromaculatus sensu stricto*, la mínima distancia que se observa entre *L. zapallarensis* y *L. kuhlmani* lo que esta de acuerdo con el estatus subespecífico de ambas y lo referido por Pincheira-Donoso y Nuñez en cuanto a la incapacidad de distinguir las en la parte norte de su distribución, hecho que los llevó a plantear la sinonimia entre ambas.



10

Tree number 2 (rooted using default outgroup)
Branch lengths and linkages for tree #2 (unrooted)

| Node | Connected to node | Assigned branch length | Minimum possible length | Maximum possible length |
|-----------|-------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|
| DAR (1) | 26 | 33 | 20 | 53 |
| 15 | 26 | 41 | 7 | 45 |
| NIT (2) | 15 | 38 | 12 | 43 |
| MAL (3) | 15 | 9 | 4 | 35 |
| 25 | 26 | 28 | 10 | 37 |
| 17 | 25 | 28 | 16 | 50 |
| BIS (4) | 17 | 7 | 6 | 9 |
| 16 | 17 | 3 | 1 | 4 |
| KUHL (5) | 16 | 0 | 0 | 0 |
| ZAP (6) | 16 | 0 | 0 | 0 |
| 24 | 25 | 27 | 5 | 40 |
| 23 | 24 | 12 | 3 | 22 |
| 22 | 23 | 9 | 1 | 19 |
| HELL (7) | 22 | 29 | 19 | 33 |
| 21 | 22 | 10 | 4 | 20 |
| 20 | 21 | 11 | 5 | 18 |
| PLA1 (8) | 20 | 19 | 17 | 31 |
| 19 | 20 | 16 | 2 | 18 |
| PLA3 (10) | 19 | 17 | 11 | 27 |
| 18 | 19 | 15 | 6 | 21 |
| VEL1 (12) | 18 | 14 | 7 | 23 |
| VEL2 (13) | 18 | 21 | 12 | 28 |
| LSP (14) | 21 | 21 | 14 | 28 |
| PLA4 (11) | 23 | 23 | 13 | 29 |
| PLA2 (9) | 24 | 19 | 9 | 29 |
| Sum | | | 450 | |

Figura 41: Filograma correspondiente a la hipótesis 1, seleccionada como la que refleja mejor la historia del grupo de especies estudiadas.

- ii) En relación a este mismo clado, la gran distancia desde el nodo basal (nodo 25) hasta el nodo que le da origen (nodo 17), que contrasta con las distancias internas mínimas del cluster, lo que revelaría una separación antigua de este conjunto de taxa respecto del ancestro común con el grupo *platei* y una tendencia a la conservación del set de caracteres posterior a dicho evento.
- iii) La pequeña distancia que se observa entre los nodos internos del clado correspondiente a las especies del grupo *platei* lo que sugiere que la divergencia entre ellos podría ser reciente o estar siendo retardada por el hecho de enfrentar ambientes relativamente constantes a lo largo de su distribución.
- iv) También dentro del grupo *platei* y relacionado con lo anterior, la gran distancia que existe en casi todas las agrupaciones desde los últimos nodos a los taxa terminales, lo que revelaría que parte importante de la variabilidad observada en la mayoría de los taxa tendría que ver con procesos de adaptación más recientes y posteriores el evento de especiación que les dio origen.

Información cromosómica

La información cromosómica presentada en esta tesis permite, en ciertos casos, corroborar los antecedentes previos respecto al cariotipo de algunas de las especies estudiadas, en otros difiere de lo señalado en trabajos anteriores y en cuatro de las poblaciones corresponde a información nueva.

En el caso de *L. maldonadae*, *L. cf. kuhlmanni*, *L. cf. zapallarensis* y de *L. cf. platei* de Caldera (*L. cf. platei*3), los cariotipos obtenidos en cuanto a número y características morfológicas de los sectores de macro y microcromosomas, y de cada par cromosómico, permiten corroborar la información previa disponible. En el caso de *L. nitidus* ($2n = 32$, ejemplares de Farellones, Río clarillo y Tiltil) los resultados obtenidos no concuerdan, en cuanto a número diploide, con el $2n = 34$ reportado por Lamborot (1979), ni con el $2n = 30$ señalado en Cuadro 1 de Pincheira-Donoso y Núñez (2005) (no se cita la fuente). En el caso de esta especie, es importante mencionar que, además de los datos reportados en esta tesis, se dispone de información sobre otras 4 localidades (Cerros de Chena en la Región Metropolitana, Los Molles, IV Región, La Herradura IV Región y Limarí, IV Región) habiéndose encontrado siempre el mismo cariotipo, información que ha sido incorporada en un artículo que esta en preparación. En el caso de *L. bisignatus*, *L. hellmichi*, *L. cf. velosoi1*, *L. cf. velosoi2* y *Liolaemus sp.*, los cariotipos señalados en esta tesis corresponden al primer reporte en relación a ellas. Respecto de los cariotipos de *L. cf. platei2*, *L. cf. platei4* y *L. darwini* de Mendoza, éstos corresponden a nuevas localidades de especies cuyo cariotipo ya ha sido descrito. En el caso de las dos poblaciones atribuibles a *L. platei*, la información obtenida en esta tesis se ajusta a nuestros datos previos en otras poblaciones (Navarro y col. (1981), confirmando el número diploide y la estabilidad en la morfología cromosómica sobre un rango latitudinal de aproximadamente 530 km que incluye tanto poblaciones de la costa como del interior, pero no se ajusta al $2n = 42$ señalado por Bertolotto y col. (1996; no se cita la fuente). Un aspecto interesante de la evidencia cromosómica en particular es que, a este nivel, el cambio entre dos situaciones extremas suele estar restringido a unos pocos

estados intermedios cuya secuencia puede ser inferida con bastante seguridad, especialmente bajo el principio de parsimonia. En Iguania, hoy existe un buen nivel de información disponible acerca de los principales mecanismos de cambio cromosómico que estarían implicados en el origen de la variabilidad observada (Gorman et al. 1967; Gorman 1973, Bickham and Baker 1979, Sites and Moritz, 1987); lo mismo que en *Liolaeminae* (Lambrot 1981, 1993, 1998, Iturra y col. 1994). Por otro lado, hay propuestas y revisiones previas respecto a la posible condición ancestral del cariotipo en los principales grupos de reptiles (Paull et al. 1976, King 1981, 1985).

La figura 39, correspondiente a un análisis acerca de las posibles vías de diferenciación del cariotipo en *Liolaemus* presentado en XXVII Reunión anual de la Sociedad de Genética de Chile en 1994, muestra una hipótesis de cambio bajo el principio de parsimonia. La dinámica del cambio cromosómico define dos líneas de derivación que se corresponden con:

Línea 1 (izquierda): la ocurrencia de cambios a nivel del sector de macrocromosomas, con conservación del sector de microcromosomas, y que implica fisiones céntricas e inversiones pericéntricas produciendo un aumento en el número diploide y el NF (grupo *nigromaculatus sensu lato*). Las especies que dan cuenta de esta secuencia de cambios se restringen a las regiones costera e interior del norte de Chile.

Línea 2 (derecha): la ocurrencia de cambios a nivel del sector de microcromosomas, con conservación general del sector de macrocromosomas, y que implica fusiones céntricas y, probablemente, inversiones, produciendo una reducción en el número diploide. Comprende especies cis y transandinas con una fuerte separación en los $2n$ asociada a la

presencia de la cordillera de Los Andes (*Eulaemus* $2n = 34$ y *Liolaemus* sensu stricto $2n = 32$). En esta línea de derivación se observa la aparición de cromosomas sexuales.

FIGURA 42

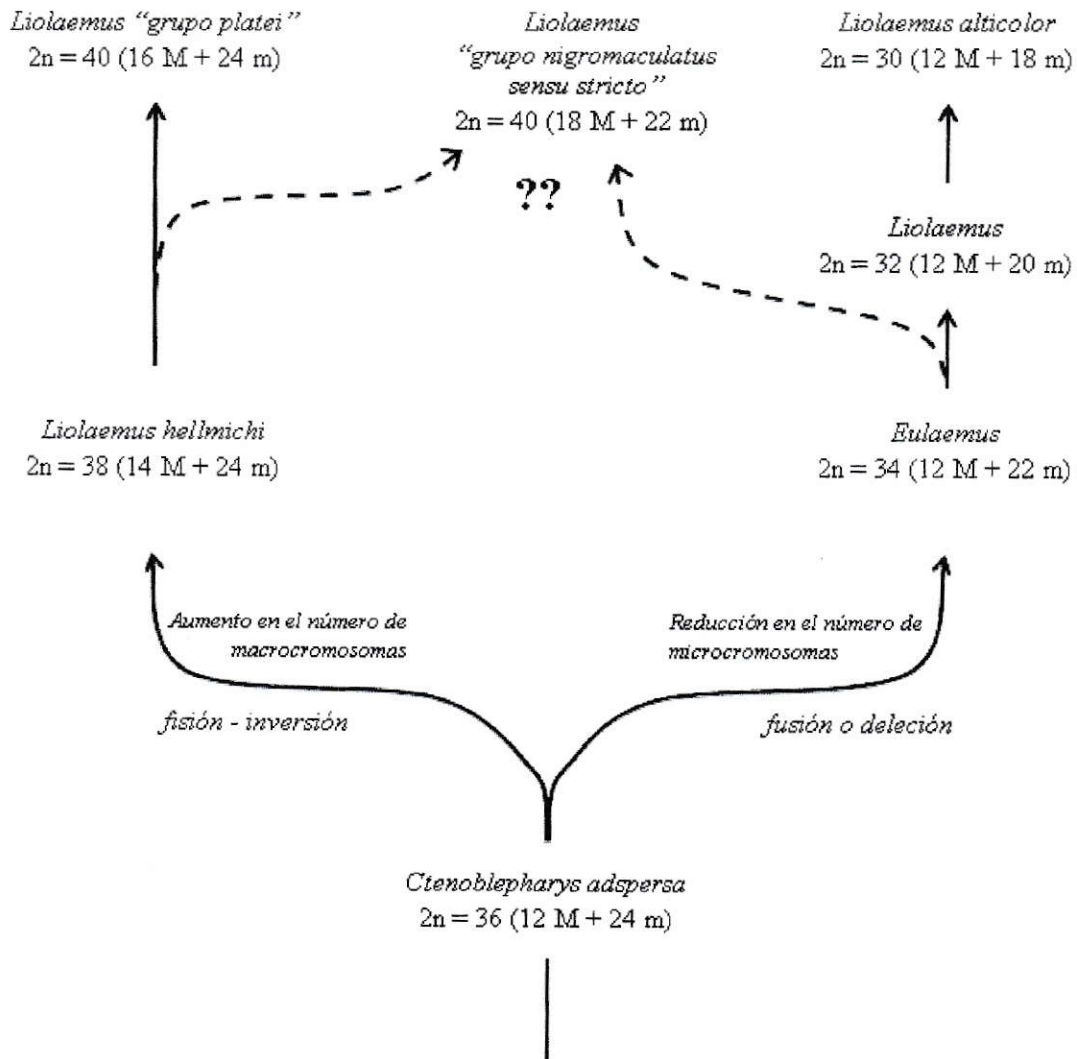


Figura 42: Hipótesis acerca de las posibles vías de diferenciación cromosómica en Liolaeminae a partir de un cariotipo ancestral $2n = 36$. Las líneas puntuadas muestran los posibles orígenes para el cariotipo de las especies del grupo *nigromaculatus sensu stricto* (presentada en la XXVII reunión anual de la Sociedad de Genética de Chile1, 1994).

En el lado izquierdo del cuadro (Línea 1), la derivación del cariotipo de las especies del grupo *platei* es directa e implica sólo reordenamientos del tipo Robertsoniano. Desde el $2n = 36$ ancestral se requiere solo 1 fisión céntrica afectando al par 1 de macrocromosomas para dar cuenta del cariotipo de *L. hellmichi*. Una fisión adicional afectando al par 3 de macrocromosomas permite dar cuenta del cariotipo de *L. platei*, *L. velosoi* y *Liolaemus sp.* Es interesante notar aquí la continuidad geográfica y ecológica, asociada a ambientes áridos, que existe entre *C. adspersus* en el sur del Perú y el grupo *platei* en el norte de Chile. La derivación del cariotipo correspondiente a las especies del grupo *nigromaculatus sensu stricto* resulta más compleja pues requiere un mayor número de reordenamientos y resulta difícil de precisar solo con las metodologías empleadas en nuestro análisis del año 1994.

La hipótesis filogenética generada en el presente estudio no sólo es consistente con aquel primer análisis, sino que además permite avanzar en la resolución del problema acerca del origen del cariotipo de este último grupo de especies favoreciendo un origen en el contexto del stock costero en el norte de Chile (línea punteada izquierda)

Es altamente probable que el establecimiento de un cariotipo tan derivado como el que se encuentra en las especies del grupo *nigromaculatus sensu stricto* requiera restricciones severas al flujo génico entre las poblaciones implicadas y el transcurso de periodos de tiempo evolutivo mayores. En tal sentido es interesante resaltar en el filograma de la figura 38:

- i) la clara separación que establece la hipótesis filogenética dentro de *nigromaculatus sensu lato* con dos grupos monofiléticos, arraigados en ancestros diferentes (nodos 17 y 24),

- ii) la longitud claramente mayor de los internodos que conectan al ancestro común del Grupo Interno (nodo 25) con los ancestros de los grupos *platei* (nodo 24) y *nigromaculatus sensu stricto* (nodo 17) respecto de la longitud de los mismos dentro de cada clado derivado, que revela mayores distancias de separación.

Por otro lado, si se asume que la presencia de sistemas cromosómicos de determinación del sexo ha sido considerada como un estado avanzado de diferenciación del cariotipo (Hedin et al, 1990, Ohno, 1987), la ausencia de heterocromosomas en el grupo *nigromaculatus* (también faltan en *C adspersa*) y el hecho de que desde el primer reporte sobre cromosomas sexuales en *Liolaemus* (Espejo, 1988), se haya ido detectando consistentemente su presencia en un amplio grupo de especies, sugiere una separación temprana dentro de *Liolaemus sunsu lato*.

Interpretación taxonómica de los resultados

Los resultados obtenidos en la presente tesis, muestran que la diversidad específica del grupo *nigromaculatus* esta subestimada. Específicamente en el grupo *platei* las poblaciones del extremo sur de la distribución, aparecen como entidades distintas y asociadas a ambientes con características diferentes a las de Pan de Azúcar y Caldera. Especialmente la población del Valle del Encanto, se encuentra en un ambiente con mayor cobertura y disponibilidad permanente de agua, similar en su fisonomía al

que predomina en la cumbre de Morro Moreno, donde se encuentra *L. hellmichi*. La descripción de estas nuevas entidades se abordará con posterioridad.

Del mismo modo, ocurre con otras poblaciones atribuibles a *L. platei* que fueron observadas en sectores interiores de Copiapó y Vallenar, las que no fueron incorporadas en el presente trabajo dado el escaso número de individuos capturados.

En el caso de *L. velosoi*, se confirma su estatus como buena una especie, altamente polimórfica.

En el caso del grupo *nigromaculatus sensu stricto* los resultados de esta tesis confirman lo señalado por Pincheira-Donoso y Núñez (2005) en cuanto a la fuerte afinidad entre *L. zapallarensis* y *L. kuhlmani*, justificándose su sinonimia bajo el nombre de esta última. Del mismo modo se refuerza la diferenciación establecida entre las especies del norte, adaptadas a ambientes desérticos y de dunas (*L. bisignatus*) respecto de la más grandes que se distribuyen en el sur, asociadas a ambientes de matorral y, en algunos casos, bosque esclerófilo (Cerro Santa Inés, en Pichidangui), justificándose su mantención en entidades específicas distintas.

CONCLUSIONES

1. Se confirma la condición monofilética del grupo *nigromaculatus* (100% bootstrap) el que a su vez se encontraría constituido por dos clados, el grupo *nigromaculatus sensu stricto* y el grupo *platei*, ambos sustentados por valores altos de bootstrap y por compartir una cantidad importante de sinapomorfias correspondientes a los tres tipos de evidencias.
2. Las relaciones evolutivas de las especies agrupadas en el grupo *nigromaculatus sensu stricto* no son posibles de aclarar a partir de los resultados obtenidos.
3. La diversidad de especies dentro de este conjunto de taxa esta subestimada, lo que determina a la necesidad de describir nuevas especies.
4. Los resultados justifican la inclusión de *L. hellmichi* en el grupo *platei*, no obstante se requiere el uso de caracteres más resolutivos para precisar sus relaciones de ancestro con las restantes especies del grupo.
5. En el grupo *platei* se observa una mayor afinidad entre poblaciones de acuerdo a la cercanía geográfica, lo que tendría que ver con la fragmentación que generan los ambientes desérticos sobre su rango distribucional.
6. Los resultados confirman a *L. velosoi* como una entidad separada de *L. platei*, la que tendría un carácter polimórfico.

7. La separación de las especies del grupo *nigromaculatus sensu stricto* se habría producido tempranamente en la evolución del género, lo que permitiría explicar la mayor diferenciación genética de sus especies constituyentes.

BIBLIOGRAFIA

Cei, J. M. 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 IV. 527 p.

Colihueque, N. 1991. Tesis presentada para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas, Escuela de Medicina Universidad de Chile, 105 pp.

Bertolotto C E, Rodríguez M T, Skuk G y Yassuda Y Y (1996). Comparative cytogenetic análisis with differential staining in three species of Liolaemus (Squamata-Tropiduridae). Hereditas, 125: 257-264.

Bickham J W y R J Baker (1979). Canalization model of chromosomal evolution. En Models and methodologies in evolutionary theory. J H Schwartz y H G Rollings Eds. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 13, pp 70-84.

Cunningham CW, 1997. Can tree incongruence test predict when data should be combined?. Mol.Biol.Evol. 14: 733-740.

Donoso-Barros, R., 1966. Reptiles de Chile. Ed. Univ. de Chile, Santiago. 458 p.

Donoso-Barros, 1974. "Nuevos reptiles y anfibios de Chile". Bol. Soc. Biol. Concepción 48: 217-229.

Espejo P. 1989. Estudio de la variabilidad morfológica, cromosómica y bioquímica en dos especies de lagartos del género *Liolaemus* (Squamata-Iguanidae). Tesis presentada para optar al grado de Licenciado en Educación en Ciencias, Facultad de Ciencias Universidad de Santiago. 103 pp.

Espinoza, R. y Lobo, F. 2005. Evolution of viviparity in *Liolaemus* Lizards. Acta Zoológica Lilloana 49 (2: 65-87)

Farris (1989). "The Retention Index and Homoplasy Excess". Systematic Zoology, Vol. 38, N° 4(Dec): 406-407.

Farris, J. S. (1982). Outgroups and parsimony. Syst. Zool. 31: 228-334.

Felsenstein, J. y Kishino, H. 1993. Is there something wrong with the bootstrap on phylogenies? A reply to Hillis and Bull. Syst.Biol. 42: 193-200.

Espinoza, N D. y J R Formas, 1976. "Karyological pattern of two chilean lizard species of the genus *Liolaemus* (Sauria-Iguanidae). Experientia 32(3): 299-301.

Hillis D y C. Moritz, 1990. An overview of applications of molecular systematics. Chapter 12, in *Molecular Systematics*, D. Hillis y C Moritz (Eds). Sinauer, 1990, pp 502-515.

Hillis, D. M. 1991. Discriminating between phylogenetic signal y random noise in DNA sequences, pp.278-294. In M.M. Miyamoto y J. Cracraft (eds.), *Phylogenetics Análisis of DNA Sequences*. Oxford University Press, New York.

Hillis, D. M. y J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Syst Biol.* 42: 182-192.

Hillis, D. M. y J.P. Huelsenbeck. 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. *J. Heredity*, 83: 189- 195.

Hubby, J. L. y Lewontin, R. C. 1966. A molecular approach to the study of genio heterozygosity in natural population I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54:577-594.

Iturra P, A. Veloso, P. Espejo y J. Navarro (1994). Karyotypic and meiotic evidences for a robertsonian chromosome polymorphism in the lizard *Liolaemus fuscus* (Tropiduridae). *Rev. Brasileira de Genética* : 17(2) : 171-174.

Fuentes, E. y Jaksic, F. 1979. "Lizards and Rodents: an explanation for their relative species diversity in Chile". Arch. Biol. Med. Exper. 12:179-190.

Funk, V A and D R Brooks. 1990. "Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology". Smithsonian Institution Press, Contributions to Botany, No. 73. 101 pp.

Gajardo, R. 1995. "La vegetación natural de Chile: Clasificación y distribución geográfica". Ed. Universitaria. 105pp.

Hartley A J y G Chong, 2002. Late Pliocene age for the Atacama Desert: Implications for the desertification of western South America. Geology 30(1): 43-46.

Hartley S E y M T Horne (1985). "Cytogenetic techniques in fish genetics". Journal of fish Biology 26 (5), 575-582.

Hellmich, W. 1951. On Ecotypic and autotypic characters, genus *Liolaemus* (Iguanidae). Evolution 5: 359-369.

Hellmich, W. 1952. Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. Inv. Zool. Chil. 1: 7-15.

Kluge, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7-25.

King M (1981). Chromosome change and speciation in lizards. En *Evolution and speciation*. W R Atchley y D Woodruff eds. Cambridge Univ. Press, London. pp 262-285.

King M (1985). The Canalization Model of Chromosomal Evolution: A Critique. *Systematic Zoology*, 34: 69-75.

Kluge, A. G., y J. S. Farris (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18:1-32.

Lambrot, M.; Espinoza, A. y Alvarez, E (1979). Karyotypic variation in chilean lizard of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Experiencia*, 35:593-594.

Lambrot M, (1981). Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile (Iguanidae). *Genome* 32: 393-403.

Lambrot M, (1993). Chromosomal evolution and speciation in some chilean lizards. *Evolución Biológica* 7: 133-151.

Lambrot M, (1998). A new derived and highly polymorphic chromosomal race of *Liolaemus monticola* (Iguanidae) from the Norte Chico of Chile. *Chromosome Research* 6: 247-254.

Latorre C, Betancourt J L, Rylander K A & J Quade. 2002. Vegetation invasions into absolute desert: a 45.000 yr rodent midden record from the Calama-Salar de Atacama basins, northern Chile (lat 22°-24 S). *GSA Bulletin* 114 (3): 349-366

Laurent, R. F. 1983. Contribución a la estructura taxonómica del género *Liolaemus* (Iguanidae). *Bol. Asoc. Herp. Argentina*. 1(3): 15-18.

Laurent, R. F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus*, Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología, Asoc. Herp. Argentina*. 1(6): 1-37.

Laurent, R. F. 1992. On some overlooked species of the genus *Liolaemus*, Wiegmann (Reptilia-Tropiduridae) from Peru. *Brevoria* (494): 1-33.

Levan, A.; Fredga, K.; Sandberg, A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosome. *Hereditas*, 52: 201-220.

Lewontin, R.C. y Hubby, J. L. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations II. Amount of variation and degree of

heterozygosity in natural population of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54:595-609.

Lobo, F., 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo chilensis (Iguania-Liolaemidae-Liolaemus): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoológica Lilloana* 49(1): 65-87.

Marquet P, 1989. Paleobiogeography of South American cricetid rodents: a critique to Caviedes & Iriarte. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 193-197.

Miyamoto, M. M. 1985. Consensus cladograms and general classification. *Cladistics*. 1: 186-189.

Muizón C y De Vries T, 1985. Geology and paleontology of the late Cenozoic marine deposits in the Sacao area (Perú). *Geol. Rundschau* 74: 547-563.

Schols P., D'hondt C., Geuten K. Merckx V., Janssens S. and Smets E. (2004). MorphoCode: coding quantitative data for phylogenetic analysis. *Phyloinformatics* 4: 1-4.

Müller, L. y W. Hellmich. 1933. Beitrage zur Kenntuis der Herpetofauna Chiles. VII. Der Rassenkreis des *Liolaemus nigromaculatus*. *Zool. Anz.* 103 (5-6):128-142.

Murphy R W; Sites J W; Buth D G y Haufler C H. 1990. Proteins I: Isozyme electrophoresis. En Molecular Systematics, Ed. D. Hillis and C. Moritz. Sinauer Associates Inc. Publishers; Sunderland, Massachusetts, USA.

Navarro, J. 1983. Estudio de la diversidad morfológica, cromosómica y bioquímica en cinco poblaciones de *Liolaemus* (Squamata – Iguanidae). Tesis de grado Magister en Ciencias Biológicas, Mención Genética, 114 p.

Navarro, J.; Sallaverry, M.; Veloso, A.; Valencia, J. 1981. Diversidad cromosómica en lagartos (Sauria – Iguanidae). I. Avances citotaxonomicos, perspectivas de estudios evolutivos en Iguanidae.. Medio-ambiente 5 (1-2): 28-38.

Nei, M. 1971. Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. Am. Nat. 105(345): 385-397.

Núñez, H. y J. Yañez. 1983. *Abas* y *Velosaura* nuevos géneros de lagartos Iguanidae y proposiciones sistemáticas respecto de los géneros aliados (Reptilia: Squamata). Bol. Mus. Hist. Nat. Chile, 40: 97-105.

Núñez H. y F. Jaksic, 1992. Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 43: 63-91.

Ortiz, J. C. 1981. Révision taxinomique et biologie des *Liolaemus* du groupe nigromaculatus (Squamata-Iguanidae). Thèse és Sciences, Université Paris VII. 438 p.

Ortiz J C. 1984. Primer estudio del polimorfismo genético en algunas especies de *Liolaemus* (Squamata-Iguanidae) de Chile. Actas II Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados. Cáceres, España: 47-58.

Ortiz J C, 1987. Une nouvelle espèce de *Liolaemus* (Sauria-Iguanidae) du Chili. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 4°, sér., 9, Section A, n° 1 : 265-270.

Ortiz J C, 1989. Description de *Liolaemus silvai*, sp. nov. (Sauria-Iguanidae) du Norte chico du Chili. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 4°, sér., 11, Section A, n° 1 : 247-252.

Paull D., Williams E E. y Hall W, (1976). Lizards Karyotypes from Galapagos Islands: chromosomes in phylogeny and evolution. *Breviora* 441: 1-31

Pereyra E A. 1991. Sistemática y relaciones evolutivas de las especies de *Phymaturus*, Gravenhorst, 1838 (Sauria-Liolaeminae). Tesis de Magíster, Universidad de Chile. 142 pág.

Peters J A y R. Donoso-Barros. 1986. Catalogue of the Neotropical Squamata, Part II Lizards and Amphisbaenians. Reprint by P E Vanzolini, Smithsonian Institution Press, Washington DC.

Pincheira-Donoso D. y H Núñez, 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus*, Wiegmann, 1834 (Iguania-Tropiduridae-Liolaeminae) taxonomía, sistemática y evolución. Publicación ocasional N° 59, Museo Nacional de Historia Natural, Chile.

Powell, J. R. 1975. Protein variation in natural populations of animals. In: Evolutionary Biology. Vol. 8. Eds. T. Dobzhansky; H.K. Hecht; W.C. Steere; pp. 79-119. Plenum Press, New York.

Rundel P W, M O Palma, B Money, H A Gulmon y Ehleringer J R. 1996. The phylogeography and ecology of the coastal Atacama and peruvian deserts. *Aliso*, v 13: 1-49.

Schulte J A, Macey J R., Larson A y Papenfuss T J. 1998. Molecular tests of phylogenetic taxonomies: A general procedure and example using four subfamilies of Iguanidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10: 367-376.

Schultte J A, Macey J R, Espinoza R E y 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.

Selander R K, Smith M H, S Y Yang, Johnson W E y J R Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Stud. Genet. VI. Univ. Texas Publ. 7103: 49-90.

Sites J W y C Moritz (1987). Chromosomal evolution and speciation revisited. Systematic Zoology 36(2): 153-174.

Solbrig, O. T. 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. Pp. 7-49. In D. W. Goodall (ed.), Evolution of desert biota. Univ. Texas Press, Austin.

Swofford D L. 1990. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, versión 4,0b. Illinois, Natl. Hist. Surv., Champaign, Illinois.

Thompson, M V., B Palma, J T Knowles and N M Holbrook (2003). The lomas farmations of the peruvian desert. Revista Chilena de Historia Natural 76: 235-254.

Valencia, J.; Veloso, A. 1981. Zoogeografía de los saurios de Chile. Propositiones para un esquema ecológico de distribución. Medio-ambiente, 5 (1-2): 5-14.

Veloso, A.; Navarro, J. 1988. Lista Sistemática y Distribución Geográfica de Anfibios y Reptiles de Chile. Boll. mus. Reg. Sci. nat.. Torino vol. 6; pag. 481-539.

Young-Downey, A. 1998. Phylogenetic studies in *Liolaemus* (Sauria-Tropiduridae): an interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. PhD Thesis, University of Miami. 84 pp.