
CITOGENÉTICA DE LOS LAGARTOS DEL GÉNERO *LIOLAEMUS* (IGUANIA: LIOLAEMIDAE) DE AMÉRICA DEL SUR

DELIA AIASSA¹, RICARDO MARTORI¹ & NORA GORLA²

¹ Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, CP 5800, Río Cuarto.

² CONICET.

d a i a s s a @ e x a . u n r c . e d u . a r

R E S U M E N. — Los lagartos del género *Liolaemus* se distribuyen desde las altas cordilleras de Perú y Bolivia en el norte hasta el extremo austral de América del Sur. Se analizan los cariotipos descritos para las 55 especies de *Liolaemus* con análisis citogenético reportado, que están incluidos en la clasificación de Etheridge (1995), como grupos *chiliensis*, *signifer*, *montanus*, *boulengeri* y *wiegmanni*. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) analizar y comparar la composición citogenética de las mismas, (2) revalorizar la participación de la citogenética en la resolución de confusiones taxonómicas dentro del género, (3) obtener caracteres citogenéticos para análisis filogenéticos, (4) plantear inferencias sobre su evolución cromosómica y pautas apropiadas para el trabajo citogenético en el género. La configuración cromosómica diploide varía desde $2n=28$ para *L. uspallatensis* a $2n=44$ para *L. monticola monticola*, comúnmente formada por 6 pares de macrocromosomas de morfología metacéntrica o submetacéntrica y 16 a 32 microcromosomas. El estudio de las figuras meióticas en especies con microcromosomas es aconsejable porque permite definir con mayor certeza el número diploide. La revisión de las publicaciones pone de manifiesto que las bandas C no son informativas para este género. Se analizan ejemplos sobre los aportes de la caracterización citogenética de las especies a la diagnosis, como el «complejo *darwini*», especies del grupo *chiliensis* y casos de simpatria. Se propone para el género *Liolaemus*, una serie de doce caracteres citogenéticos para ser incorporados a futuros estudios filogenéticos. En el grupo *boulengeri* el aumento de microcromosomas por fisiones céntricas sería la principal característica en la evolución cromosómica del grupo. Se advierte que el conocimiento acabado de cada especie y las relaciones entre las especies del género no es sencillo y sólo será posible con el trabajo interdisciplinario de taxónomos, genetistas y sistemáticos.

Palabras clave: *Liolaemus*, citogenética, filogenia, evolución, cariotipo.

A B S T R A C T. — The genus *Liolaemus* is distributed from Peru and Bolivia mountains to the austral zone in South America. It were reviewed the karyotypes reported for the genera, 55 species which belonged to the groups *chiliensis*, *signifer*, *montanus*, *boulengeri* and *wiegmanni* classified by Etheridge (1995). The objective of the present work was to analyzed and compared the cytogenetic characteristics, valued the importance of the chromosomal studies to resolve the taxonomic dilemmas, to obtain cytogenetic characters for phylogenetic studies, inferences on chromosomal evolution and to propose suggestions for the cytogenetic work in the group. The diploid numbers are comprised from $2n=28$ in *L. uspallatensis* to $2n=44$ for *L. monticola monticola*, commonly constituted by 6 pairs of metacentric or submetacentric macrochromosomes and 16 to 32 microchromosomes. The meiotic analysis is firmly suggested in these species having microchromosomes to define with certainty the diploid number.

The review of the publications shows that C Band is not informative for the genera. It has been analyzed examples to demonstrate the usefulness of the cytogenetic characterization to the diagnosis, like «*darwini* complex», species of the *chiliensis* group and cases of sympatry. It is proposed for the genera twelve cytogenetic characters for phylogenetic studies. In the *boulengeri* group the main chromosomal change in the evolution seems to be an increasing number of microchromosomes through centric fissions. The complete knowledge of each species and the relations between them is not simple and it will only be possible with the interdisciplinary work of taxonomists, genetists and systematics.

Key words: *Liolaemus*, cytogenetics, phylogeny, evolution, karyotype.

INTRODUCCIÓN

El género *Liolaemus* fue descrito por el herpetólogo alemán F. A. Wiegmann en 1834 (Frost y Etheridge, 1989), y desde entonces el conocimiento de estos lagartos ha estado principalmente relacionado con caracteres morfológicos que describen variaciones en la osteología, la escamación, la coloración y la historia de vida. La sistemática de este género se encuentra sujeta a profundas re-examinaciones siendo la clasificación de Etheridge (1995) el primer ordenamiento de las especies basado en un criterio cladista. Este autor reconoce la existencia de un grupo que incluye a las especies *L. archeforus* y *L. kingii* y los grupos *nitidus* y *signifer*. Dentro de estos dos últimos ubica a otros grupos de especies como: grupo *chiliensis* y *lineomaculatus* para el grupo *nitidus* y los grupos *montanus* y *boulengeri* para el grupo *signifer*. A su vez dentro del grupo *boulengeri* reconoce otro grupo: el grupo *wiegmanni*.

El área de distribución de *Liolaemus* se extiende desde las altas cordilleras de Perú y Bolivia en el norte, a Tierra del Fuego en el sur; desde las playas del océano Pacífico en el oeste, hasta las playas del océano Atlántico en el este, y ocupan un gran rango latitudinal (14°30'-52°30'S) y altitudinal (0-5.000 m).

A pesar de los numerosos estudios realizados en lagartos y otros reptiles, los conocimientos sobre la composición y evolución de su genoma son escasos (Olmo *et al.*, 2002). Para el género *Liolaemus* la primera descripción cromosómica fue la realizada en 1967 por Gorman *et al.*, que usando coloración convencional describe el cariotipo $2n=34$ para *L. lutzae*. Nueve años después Espinoza y Formas (1976) informan los cariotipos de los lagartos chilenos *L. pictus* y *L. cyanogaster*. Desde entonces y hasta la fecha se informaron los cariotipos de 55 especies del género. Un compendio de las referencias bibliográficas

que incluyen información citogenética de especies del género *Liolaemus* fue realizado por Morando y Ávila (1999 a), quienes concluyen que este conocimiento es aún muy escaso y con gran parte de información disponible sin referencias adecuadas que permitan la realización de estudios sistemáticos.

La bibliografía sobre citogenética de *Liolaemus* muestra un predominio de informes descriptivos, queda el desafío de formular hipótesis que aporten al análisis e interpretación de los cambios a lo largo del tiempo cuya dirección, magnitud, número y momento en que ocurren es preciso establecer.

Los objetivos de este trabajo son revisar todas las especies de *Liolaemus* con cariotipo descrito, analizar y comparar la composición citogenética de las mismas, revalorizar la participación de la citogenética en la resolución de confusiones taxonómicas dentro del género, obtener caracteres citogenéticos, plantear inferencias sobre su evolución cromosómica y pautas apropiadas para el trabajo citogenético en el género.

MATERIALES Y MÉTODOS

De los aproximadamente 83 taxones clasificados morfológicamente en el grupo *chiliensis* solamente 31 han sido estudiados desde el punto de vista citogenético que corresponden a: *L. alticolor* (Navarro *et al.*, 1981), *L. altissimus* y *L. punctatissimus* (Lamborot, 1993), *L. capillitas* (Navarro Barón, 1991), *L. cristiani* (Navarro y Nuñez, 1992), *L. chiliensis* (Lamborot y Alvarez Sarret, 1989; Lamborot, 1991, 1993), *L. elongatus* (Quatrini *et al.*, 1997), *L. cyanogaster*, *L. pictus* (Espinoza y Formas, 1976), *L. fitzgeraldi* (Aiassa *et al.*, 1998b), *L. fuscus* (Lamborot *et al.*, 1979; Iturra *et al.*, 1994), *L. gravenhorstii* (Lamborot *et al.*, 1979; Lamborot, 1993; Navarro *et al.*, 1981), *L. hernanni* (Sallaberry *et al.*, 1982), *L. kuhlmanni* (Lamborot *et al.*, 1979), *L. lemniscatus*

(Lamborot *et al.*, 1979; Navarro *et al.*, 1981), *L. leopardinus* (Navarro *et al.*, 1981; Lamborot 1993), *L. maldonadae* (Nuñez *et al.*, 1991), *L. m. monticola*, *L. m. chillanensis* y *L. m. villaricensis* (Lamborot *et al.*, 1979, 1981; Lamborot, 1993), *L. multiformis* (Navarro *et al.*, 1981; Lamborot, 1993), *L. nigromaculatus*, *L. nigroviridis* (Lamborot *et al.*, 1979; Lamborot, 1993), *L. nitidus*, *L. platei curicense* (Lamborot y Álvarez Sarret, 1989), *L. platei platei*, *L. pseudo-lemniscatus* (Lamborot y Álvarez Sarret, 1989), *L. saxatilis* (Aiassa *et al.*, 1998a), *L. schoroederi* (Navarro *et al.*, 1981), *L. t. tenuis* y *L. zapallarensis* (Lamborot *et al.*, 1979).

De los tres taxones que conforman el grupo *signifer* solamente *Liolaemus pseudoanomalus* ha sido estudiado citogenéticamente (Morando y Ávila, 1999 b). Del grupo *montanus* se reconocen más de treinta taxones y sólo seis tienen el cariotipo descripto: *L. andinus*, *L. dorgbignyi*, *L. multicolor* (Navarro Barón, 1991), *L. rosenmanni*, *L. vallecurensis* (Nuñez y Navarro, 1992) y *L. ruibali* (Nuñez y Navarro, 1992; Aiassa *et al.*, 2002 b).

El grupo *boulengeri* está conformado por aproximadamente veinte especies y 12 de las mismas tienen el cariotipo descripto: *L. boulengeri* (Bunge *et al.*, 2000), *L. cuyanus* (Navarro Barón, 1991; Aiassa *et al.*, 2000 b), *L. chacoensis* (Hernando, 1996; Aiassa *et al.*, 2001 b), *L. darwini* (Navarro Barón, 1991; Aiassa *et al.*, 1999), *L. irregularis*, *L. ornatus* (Navarro Barón, 1991); *L. koslowskyi* (Aiassa *et al.*, 2001 a), *L. riojanus* (Aiassa *et al.*, 2000 a), *L. rothi* (Bunge y Quatrini, 1996), *L. quilmes* (Aiassa *et al.*, 2001 b), *L. uspallatensis* (Aiassa *et al.*, 2002 a) y *L. ruibali* (Aiassa *et al.*, 2002 b).

Aproximadamente 10 especies forman el grupo *wiegmanni* y las siguientes presentan el cariotipo reportado: *L. lutzae* (Viña Bertolotto *et al.*, 1996), *L. occipitalis* (Viña Bertolotto *et al.*, 1996; Veronese y Verrastro, 1996), *L. salinico-*

la, *L. scapularis* (Navarro Barón, 1991), *L. wiegmanni* (Navarro Barón, 1991; Hernando, 1992; Veronese y Verrastro, 1996; Viña Bertolotto *et al.*, 1996, Aiassa *et al.*, 1997).

Para cada especie se extrajo el número diploide (2n), la morfología de los macrocromosomas y de los tres primeros pares de microcromosomas y la presencia de pares sexuales heteromórficos. También se analizó el tipo de material utilizado (directo o cultivo), la coloración aplicada (convencional o bandeos) y los estudios meióticos. La terminología usada para la morfología cromosómica es la convencional: metacéntrica (M), submetacéntrica (SM), acrocéntrica (A), telocéntrica (T) y puntiforme (P) según reportan los autores. Cuando se informa M-SM y A-T la morfología es sin precisión, metacéntrica o submetacéntrica, acrocéntrica o telocéntrica respectivamente.

La variación cromosómica de las especies se utilizó como aporte a la resolución de problemas taxonómicos en el «complejo darwini», el grupo *chiliensis*, y en especies simpátridas.

El número y la morfología cromosómica se utilizó para establecer caracteres citogenéticos y sus diferentes condiciones o estados.

El cladograma del grupo *boulengeri* propuesto por Etheridge (2000) se analizó conjuntamente con los cariotipos disponibles de las especies de este grupo y se utilizó esta información para proponer una hipótesis de evolución cromosómica. Se comienza por el nodo basal y se infieren los principales eventos cariotípicos que podrían haber ocurrido durante la evolución de este grupo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Tabla 1 se presenta la recopilación de los cariotipos descriptos para las 55 especies de *Liolaemus* con análisis citogenético informado, que pertenecen a los grupos clasificados por Etheridge

(1995) como *chiliensis*, *signifer*, *montanus*, *boulengeri* y *wiegmanni*. No existen análisis citogenéticos realizados en las especies de los otros grupos propuestos por este autor.

Variación cromosómica en el género

***Liolaemus*.** — La constitución cromosómica presente comúnmente en este género es de 6 pares de macrocromosomas de morfología metacéntrica o submetacéntrica y 16 a 32 microcromosomas de morfología reportada generalmente como puntiforme excepto la morfología de los tres primeros pares (#7, #8 y #9) que, si bien no se especifica en todos los trabajos, en gran parte de ellos se hace referencia a la misma como metacéntrica o submetacéntrica y acrocéntrica o telocéntrica. Esta imprecisión en la morfología de los tres primeros pares de los microcromosomas (M-SM, A-T) es probable que se deba al tamaño pequeño de los mismos y que debido al poder de resolución del microscopio óptico no sea posible establecer la presencia o ausencia de un brazo corto para precisar si es acrocéntrico o telocéntrico. Los restantes microcromosomas son indicados como puntiformes y ordenados de a pares. En general la morfología puntiforme para los cromosomas de aves y reptiles se adopta cuando no es posible distinguir la presencia de brazos cromosómicos. Desde nuestra perspectiva es incorrecto el ordenamiento de a pares en los cromosomas puntiformes porque las diferencias de tamaños entre los mismos es generalmente imperceptible y por lo tanto la ubicación de a pares es arbitraria.

Las especies del género *Liolaemus* presentan una considerable diversidad cariotípica interespecífica. La configuración cromosómica diploide varía desde $2n=28$ para *L. uspallatensis* (Aiassa *et al.*, 2002 a) a $2n=44$ para *L. monticola monticola* (Lamborot *et al.*, 1981; Paull, *et al.*, 1976; Lamborot, 1993). El resto de los $2n$ reportados son $2n=30$, $2n=32$, $2n=34$, $2n=36$, $2n=40$ y $2n=42$.

Con relación al número cromosómico Lamborot y Alvarez Sarret (1989) realizan una clasificación en dos grupos de especies: especies con cariotipo conservado, con números cromosómicos hasta $2n=36$ y otro grupo de especies con incremento en el número cromosómico ($2n=38$ a $2n=44$). Según esta clasificación el último grupo lo conforman sólo seis de las 55 especies de *Liolaemus* expuestas, que presentan 7 a 12 pares de macrocromosomas con morfología metacéntrica y acrocéntrica: *L. kuhlmanni*, *L. monticola monticola*, *L. nigromaculatus*, *L. pseudolemniscatus*, *L. zapallarensis* y *L. platei platei* (Tabla 1).

El criterio utilizado por Lamborot y Alvarez Sarret (1989) para realizar la mencionada clasificación se basa en los principios de la escuela evolutiva y considera el cariotipo primitivo en iguánidos como $2n=36$ (Gorman, 1973, Paull *et al.*, 1976). Por lo tanto los grupos de especies están representados por aquellas que retienen relativamente ese cariotipo primitivo $2n=36$ y las especies que han aumentado su número cromosómico (Lamborot, 1993).

En las restantes 49 especies de *Liolaemus* analizadas está presente el patrón básico de 6 pares de macrocromosomas metacéntricos y submetacéntricos, tres pares de microcromosomas grandes (par #7, #8 y #9) y el resto puntiformes sin diferenciación de los cromosomas sexuales.

Del total de estudios cromosómicos realizados en especies del género *Liolaemus*, 54 descripciones están realizadas a partir de preparaciones directas de médula, testículo, bazo e intestino; y sólo un estudio está realizado en cultivo de fibroblastos (*L. lutzae*, Viña Bertolotto *et al.*, 1996).

La gran mayoría de los cariotipos de *Liolaemus* (89%) está realizado con coloración convencional de Giemsa, restando sólo seis especies donde están aplicadas técnicas de bandas cromosómicas. En *L. lutzae* se han obtenido bandas C, R y NOR; en *L. occipitalis* y *L. wiegmanni*

bandas C y NOR (Viña Bertolotto *et al.*, 1996); y en *L. cuyanus*, *L. riojanus* y *L. chacoensis* bandas C (Aiassa *et al.*, 2000 a, b y 2001 b).

Esta desproporción de estudios cromosómicos con bandas en *Liolaemus* frente a una amplia mayoría con coloración convencional ha inducido quizás en algunos citogenetistas a realizar mediciones cromosómicas para la búsqueda de mayor información: en *L. cyanogaster* y *L. pictus* (Espinoza y Formas, 1976); *L. chiliensis*, *L. lemniscatus*, *L. platei curicense*, *L. nitidus*, *L. platei platei*, *L. nigromaculatus*, *L. monticola* (Lamborot y Álvarez Sarret, 1989; Lamborot, 1991, 1993), *L. hernani* (Salaberry *et al.*, 1982), *L. chacoensis*, *L. cuyanus*, *L. darwini*, *L. fitzgeraldi*, *L. koslowskyi*, *L. quilmes*, *L. riojanus*, *L. saxatilis*, *L. uspallatensis* y *L. wiegmanni* (Aiassa, 2004). Estas mediciones son generalmente efectuadas sobre microfotografías y precisan la longitud relativa de cada cromosoma, la relación entre los brazos cromosómicos (r) y el índice centromérico (i).

Este patrón básico de macrocromosomas presente en el género *Liolaemus* también se observa en otras especies de iguánidos (Gorman *et al.*, 1967; Hall, 1973; Lamborot y Díaz, 1987). La variación en los cariotipos con el patrón básico de 6 macrocromosomas está dada por los pares #3, #4, #5 y #6, y por el número y morfología de los microcromosomas (Tabla 1). El 23% de los estudios no tienen reportada la morfología de los pares #7, #8 y #9 de microcromosomas, lo cual es un obstáculo en el momento de comparar las especies. En nuestra experiencia estos tres pares de cromosomas son muy informativos en la variación cromosómica entre las especies de este género. La morfología de los tres primeros pares de microcromosomas también fue usado para la diagnosis específica en otros iguánidos.

Para algunas especies del género: *Liolaemus m. monticola*, *L. chacoensis*, *L. darwini* y *L. wiegmanni* no coinciden

los $2n$ reportados por los diferentes autores (Tabla 1) y la especie *L. rothi* es por el mismo autor informada imprecisamente como $2n = 32$ ó 34 . Esta observación de números diploides diferentes para una misma especie podría sugerir que se trataría de especies diferentes por lo tanto estos especímenes estudiados citogenéticamente, requerirían una revisión de los caracteres morfológicos y anatómicos utilizados en la determinación específica, para descartar posibles identificaciones erróneas.

El estudio de cromosomas meióticos a partir de testículo, está realizado en sólo doce especies de *Liolaemus*: *L. lemniscatus*, *L. nigromaculatus*, *L. nitidus*, *L. platei curicense*, *L. platei platei* (Lamborot y Álvarez-Sarret, 1989); *L. monticola* (Lamborot, 1993); *L. fuscus* (Iturra *et al.*, 1994); *L. wiegmanni*, *L. occipitalis* (Viña Bertolotto *et al.*, 1996) y *L. cuyanus*, *L. riojanus*, *L. koslowskyi* (Aiassa *et al.*, 2000 a, b y 2001 a), con descripción del número de bivalentes y algunos con el análisis de las figuras típicas en diacinesis. El estudio de las figuras meióticas aporta a la caracterización cromosómica y sugiere tamaños cromosómicos. En especies con microcromosomas, es importante el análisis de estas figuras para definir con certeza el número diploide, ya que en esta fase de la meiosis los microcromosomas se diferencian claramente por su tamaño a la observación microscópica y su número se precisa fácilmente.

En las especies de *Liolaemus* con cariotipo descrito, solamente cuatro han mostrado cromosomas sexuales diferenciados. Iturra *et al.* (1994) reportan la presencia del par sexual en *L. fuscus*. Los autores describen el par sexual heteromórfico en machos (XY), con el cromosoma X metacéntrico y el cromosoma Y telocéntrico. Dos años más tarde Viña Bertolotto *et al.* (1996) reportan para especies capturadas en Brasil, un mecanismo cromosómico de determinación sexual XX/XY en tres especies: *L. wiegmanni*, *L. occipitalis* y *L. lutzae*. Los

TAXÓN	2n	MACROCROMOSOMAS						MICROCROMOSOMAS				Referencias
		Morfología de los pares #						Morfología de los pares #				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	otros	
Grupo chiliensis												
<i>L. alticolor</i>	30	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro <i>et al.</i> , 81.
<i>L. altissimus</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot, 93.
<i>L. capillitas</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91.
<i>L. cristiani</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	No reportada			Navarro y Nuñez, 92.
<i>L. chiliensis</i>	32 3n= 48	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	A-T	M-SM	A-T	P	Lambrot <i>et al.</i> , 89. Lambrot, 91, 93.
<i>L. elongatus</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	T	P	P	Quatrini <i>et al.</i> , 97.
<i>L. cyanogaster</i>	34	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Espinoza y Formas, 76.
<i>L. fitzgeraldi</i>	30	M	SM	M	M	M	M	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 98b.
<i>L. fuscus</i>	32	M	SM	M	M	M	M	M	sexual	M	P	Lambrot <i>et al.</i> , 79. Iturra <i>et al.</i> , 94.
<i>L. gravenhorstii</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot <i>et al.</i> , 79, Lambrot, 93. Navarro <i>et al.</i> , 81.
<i>L. hernanni</i>	32	M	SM	M	M	M	M	M	M	P	P	Sallaberry <i>et al.</i> , 82.
<i>L. kuhlmanni</i>	40	M	M	Par #3 al 10 A				A	A	A	P	Lambrot <i>et al.</i> , 79, Lambrot, 93.
<i>L. lemniscatus</i>	34	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	A-T	P	Lambrot <i>et al.</i> , 79. Navarro <i>et al.</i> , 81.
<i>L. leopardinus</i>	30	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Navarro <i>et al.</i> , 81. Lambrot, 93
<i>L. maldonadae</i>	32 *	M	SM	M	M	M	M	M	No reportada			Nuñez <i>et al.</i> , 91.
<i>L. m. monticola</i>	34	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot <i>et al.</i> , 79; 81, Lambrot, 93.
	38	M	M	M	M	M	M	Pares #6 y 7 A				
	40	M	M	M	M	Par #5 al 8: A			No reportada			
	44	Pares # 1 al 12: A						No reportada				
<i>L. m. chillanensis</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot <i>et al.</i> , 79; 81, Lambrot, 93.
<i>L. m. villaricensis</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot <i>et al.</i> , 79; 81, Lambrot, 93.
<i>L. multiformes</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Navarro <i>et al.</i> , 81. Lambrot, 93
<i>L. nigromaculatus</i>	40	M	M	Pares # 3 al 10: A				A	A	A	P	Lambrot <i>et al.</i> , 79, Lambrot, 93.
<i>L. nigroviridis</i>	34	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot <i>et al.</i> , 79, Lambrot, 93.
<i>L. nitidus</i>	32	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	P	Lambrot y Alvarez-Sarret 89.
<i>L. pictus</i>	34	M	M	M	M	M	M	No reportada				Espinoza y Formas, 76.
<i>L. platei curcense</i>	34	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	A-T	A-T	A-T	P	Lambrot y Alvarez-Sarret 89.
<i>L. platei platei</i>	42	SM	M-SM	M-SM	M-SM	M-SM	Par#6 al 12 A-T	A-T	A-T	A-T	P	Lambrot y Alvarez-Sarret, 89.
<i>L. pseudolemniscatus</i>	44	Pares #1 al 12: A						No reportada				Lambrot y Alvarez-Sarret, 89.
<i>L. saxatilis</i>	32	M	SM	M	M	M	SM	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 98a.
<i>L. schroederi</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Navarro <i>et al.</i> , 81.
<i>L. t. tenuis</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot <i>et al.</i> , 79.
<i>L. t. punctatissimus</i>	32	M	SM	M	M	M	M	No reportada				Lambrot, 93.
<i>L. zapallarensis</i>	40	M	M	Pares #3 al 10: A-T				A	A	A	P	Lambrot <i>et al.</i> , 79.
Grupo signifer												
<i>L. pseudoanomalus</i>	34	11 Macrocromosomas M-SM y uno T						No reportada				Morando y Avila, 99b.
Grupo montanus												
<i>L. andinus</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. dorqbgnyi</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. multicolor</i>	34	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. rosenmanni</i>	34	M	SM	M	M	M	M	T	No reportada			Nuñez y Navarro, 92
<i>L. ruibali</i>	34 *	M	SM	M	M	M	M	T	No reportada			Nuñez y Navarro, 92
	32	M	SM	M	M	M	M	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 02b
<i>L. vallecurensis</i>	34	M	SM	M	M	M	M	T	No reportada			Nuñez y Navarro, 92

Tabla 1. Especies del género *Liolaemus* con cariotipo descrito.

Grupo bouleengeri												
<i>L. bouleengeri</i>	34	M	SM	M	M	M	M	A	No reportada			Bunge <i>et al.</i> , 00
<i>L. cuyanus</i>	34	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91.
		M	SM	SM	M	M	M	A-T	P	P	P	Aiassa <i>et al.</i> , 00b
<i>L. chacoensis</i>	34	No reportada										Hernando, 96
	32	M	SM	M	M	M	M	M-SM	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 01b
<i>L. darwini</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
	34	M	SM	M	M	M	M	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 99
<i>L. irregularis</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. koslowskyi</i>	36	M	SM	M	M	M	SM	A-T	M-SM	A-T	P	Aiassa <i>et al.</i> , 01a
<i>L. ornatus</i>	34	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. riojanus</i>	32	M	SM	M	M	M	M	A-T	P	P	P	Aiassa <i>et al.</i> , 00a
<i>L. rothi</i>	32 ó 34	M	SM-M	SM-M	SM-M	SM-M	SM-M	T	No reportada			Bunge y Quatrini, 96
<i>L. ruibali</i>	32	M	SM	M	M	M	M	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 02b
<i>L. quilmes</i>	32	M	SM	M	M	M	M	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 01b
<i>L. uspallatensis</i>	28	M	SM	M	M	M	M	M-SM	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 02a
Grupo wiegmanni												
<i>L. lutzae</i>	34 *	M	SM	M	M	M	M	A	No reportada			Viña Bertolotto <i>et al.</i> , 96
<i>L. occipitalis</i>	34 *	M	SM	M	SM	SM	M	A	No reportada			Viña Bertolotto <i>et al.</i> , 96 Veronesse y Verrastro, 96
<i>L. salinicola</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. scapularis</i>	32	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
<i>L. wiegmanni</i>	34 *	M	SM	M	M	M	M	T	P	P	P	Navarro Barón, 91
		No reportada										Hernando, 92
		No reportada										Veronese y Verrastro, 96
		No reportada										Viña Bertolotto <i>et al.</i> , 96
	32	M	SM	M	M	M	M	A	No reportada			Viña Bertolotto <i>et al.</i> , 96
		M	SM	M	M	M	M	A-T	M-SM	M-SM	P	Aiassa <i>et al.</i> , 97

* reportan par sexual. Determinación del sexo XX/XY. M: metacéntrico; SM: submetacéntrico; A: acrocéntrico; T: telocéntrico; P: puntiformes

Tabla 1 (cont.).

autores informan que el cromosoma Y es un microcromosoma con apariencia de punto y el cromosoma X es posiblemente un microcromosoma largo morfológicamente indistinguible de alguno de los otros microcromosomas, además observan un microbivalente heteromórfico en algunas células meióticas, representando el par sexual XY. En las cuatro especies reportadas el par heteromórfico corresponde al par #8 de los microcromosomas. No se han observado cromosomas sexuales en *L. wiegmanni*, capturados en Argentina (Hernando, 1992; Aiassa *et al.*, 1997). En contraposición a estas cuatro especies, en la gran mayoría de los *Liolaemus* estudiados no se han descrito cromosomas sexuales heteromórficos. Posiblemente el tamaño pequeño de los microcromosomas hace difícil esta detección (Clark y Walk, 1996).

Una sola especie, *L. pseudoanomalus* (Morando y Avila, 1999 b), presenta heteromorfismo en los macrocromosomas, reportándose un par M-SM/ T. Por lo tanto en esta especie de *Liolaemus* el

sexo podría estar determinado por un par de macrocromosomas, interrogante que debería ser resuelto a través del análisis de bivalentes.

Para este género solamente una especie (*L. chiliensis*) ha sido reportada como triploide $3n=48$.

La presencia de heterocromatina ha sido estudiada en *L. cuyanus* (Aiassa *et al.*, 2000 b), *L. riojanus* (Aiassa *et al.*, 2000 a), *L. chacoensis* (Hernando, 1996), *L. occipitalis*, *L. lutzae* y *L. wiegmanni* (Viña Bertolotto *et al.*, 1996). La heterocromatina constitutiva se presenta en posición centromérica en todos los macrocromosomas de las especies mencionadas. En *L. cuyanus* y *L. riojanus* se observó en la región centromérica del primer par de microcromosomas. No se observaron bandas C en el resto de los microcromosomas, es probable que el límite de resolución del microscopio óptico no permita definirla. El patrón de bandas C de los macrocromosomas en los *Liolaemus* analizados es diferente al encontrado en otros géneros de reptiles.

En los géneros *Gehyra* y *Heteronotia* (lagartos) y en *Philodryas* (serpientes) algunos pares cromosómicos presentan un alto polimorfismo en los patrones de banda C y han permitido la determinación de un par correspondiente al sistema de determinación sexual ZW. El sexo heterogamético presenta el par sexual ZW isomórfico con el cromosoma W totalmente positivo a la banda C (Moreno *et al.*, 1987; Moritz, 1990). En las especies de *Liolaemus* donde se reporta el mecanismo de determinación sexual XY que corresponde al segundo par de microcromosomas (#8) la banda C no pone de manifiesto diferencias entre los microcromosomas X e Y.

De acuerdo a lo expuesto en la literatura existente la banda C no es significativamente informativa para este género y no se constituye en un carácter que permita la identificación de las especies, como así tampoco, del par sexual. Las bandas G-R son las que aportarían información precisa para ser usadas como elemento de apoyo a la diagnosis, al establecimiento de relaciones filogenéticas y a la búsqueda de mecanismos de evolución cromosómica. Infortunadamente no existen antecedentes sobre bandas G en *Liolaemus*. Una explicación de la ausencia de esta banda según Schmid *et al.* (1990) sería la homogeneidad en la composición de pares de bases del ADN en la mayoría de los reptiles, que no está compartimentalizada en bandas ricas en AT o CG como en otros vertebrados. Esta opinión no condice con el reporte de Bandas R de Viña Bertolotto *et al.* (1996) para *L. lutzae*. Si se considera que en *L. lutzae* las células en división son obtenidas a partir de cultivos de fibroblastos y que es el único en el género que está realizada con este material, la ausencia de bandeos G-R en *Liolaemus* podría estar relacionada con la calidad de los cromosomas en los preparados, siempre superior cuando es obtenida a partir de cultivos celulares en comparación con el material directo. Por lo tanto se hace necesaria la ampliación del nivel de análisis con relación a

las técnicas de preparación cromosómica en *Liolaemus* para confirmar la presunción de que las metafases obtenidas a partir del cultivo de células favorecen las técnicas de bandas.

Aportes de la citogenética al conocimiento de las especies del género *Liolaemus* y sus relaciones.

— En los últimos años, el estudio del cariotipo de las especies de *Liolaemus* ha sido incorporado como un elemento de apoyo a la diagnosis, al establecimiento de sus relaciones filogenéticas y en la búsqueda de mecanismos de cambios evolutivos que operen en el proceso de especiación.

Se analizan los siguientes ejemplos sobre los aportes de la caracterización citogenética de las especies a la diagnosis: el «complejo *darwini*», algunas de las especies del grupo *chiliensis* y especies simpátridas.

Liolaemus darwini inicialmente fue considerada como una de las especies de más amplia distribución del sur y oeste de nuestro país, con importantes variaciones geográficas en el patrón de coloración, a lo largo de su distribución latitudinal (Ceí, 1986). Sin embargo, un estudio detallado de sus poblaciones, permitió distinguir que se trataba de varias entidades diferentes. De las trece especies que conforman el «complejo *darwini*» (Etheridge, 2001), seis tienen el cariotipo reportado: *L. koslowskyi* ($2n=36$), *L. ornatus* ($2n=34$), *L. quilmes* ($2n=32$), *L. darwini* ($2n=34$), *L. irregularis* ($2n=32$) y *L. uspallatensis* ($2n=28$). El $2n$ varía entre 28 y 34 y las diferencias que se presentan corresponden a la morfología de los macrocromosomas y al número de microcromosomas y morfología de los tres primeros pares.

En las especies del complejo que presentan $2n=34$ (*L. ornatus* y *L. darwini*) la morfología de microcromosomas permite la diferenciación entre sí. *L. ornatus* presenta el primer par de microcromosomas A o T y los segundos y terceros pares de microcromosomas son de morfología puntiforme, mientras que en

L. darwini son todos M o SM. En las especies con $2n=32$ (*L. irregularis* y *L. quilmes*) la morfología de microcromosomas también permite la diferenciación entre sí. *L. irregularis* presenta el primer par de microcromosomas T y los segundos y terceros pares de microcromosomas son de morfología puntiforme, mientras que en *L. quilmes* son M o SM (Tabla 1). Por lo tanto la citogenética es parte del estudio detallado que permite definir lo que en principio se creía que era una sola especie y que en realidad es un «complejo» de especies.

Otro grupo de la clasificación propuesta por Etheridge (1995) con numerosas especies estudiadas cromosómicamente es el grupo *chiliensis*. En los informes cromosómicos se observa que hay especies con diferentes $2n$ reportados. Los mismos autores reportan dos números cromosómicos para *L. chiliensis* $2n=32$ (Lamborot *et al.*, 1989) y $3n=48$ (Lamborot, 1991 y 1993), algo semejante ocurre para *Liolaemus m. monticola* con $2n$ diferentes ($2n=34$ y $2n=44$) informados por Lamborot *et al.*, (1979, 1981 y 1993). Obviamente $2n$ diferentes pertenecerían a especies diferentes. Estos especímenes estudiados citogenéticamente requieren una revisión de los caracteres morfológicos y anatómicos utilizados en la identificación de las especies.

Como el número de especies analizadas citogenéticamente, incluidas dentro del grupo *chiliensis* es reducido y el nivel cariológico usado, coloración de Giemsa, presenta limitaciones, sería necesario y útil completar la caracterización cromosómica de las especies del grupo para poder contribuir desde la citogenética a mejorar la identificación de las especies e intentar la elaboración de hipótesis filogenéticas integrando los caracteres citogenéticos a los otros morfológicos tradicionalmente utilizados.

Un caso de simpatria para ser analizado desde la citogenética está representado por *L. uspallatensis* con *L. ruibali*. Ambas especies son abundantes en zonas de precordillera (2.000-2.500 m) compar-

tiendo su área de distribución. Estas especies son de tamaño mediano de hasta 65 mm de largo, con variación individual y hembras difícilmente distinguibles entre sí. Ambas especies difieren en el número y morfología cromosómica y es posible distinguirlas citogenéticamente. El cariotipo de *L. uspallatensis* es $2n=28$ y el de *L. ruibali* es $2n=32$. En la confusión entre taxones simpátridos como *L. uspallatensis* y *L. ruibali*, el cariotipo aporta en forma concluyente a la diagnosis efectuada sobre la base de caracteres morfológicos externos.

Por otra parte la citogenética puede aportar a los estudios filogenéticos a través de la determinación de caracteres. Un carácter es cualquier atributo o propiedad heredable que posee variación y define grupos o taxones y que es congruente con otras características o caracteres similares, la elección de caracteres es la base sobre la cual se asienta el resto de las etapas de los análisis filogenéticos. El establecer caracteres citogenéticos puede constituir un aporte de nuevos caracteres morfológicos a los convencionalmente utilizados en las hipótesis filogenéticas. Existen algunos problemas para reconstruir la filogenia cromosómica que han sido resueltos en otros géneros de lagartos (*Sceloporus*) usando los caracteres citogenéticos conjuntamente con otros caracteres como son la morfología externa y los caracteres moleculares (Wiens y Reeder, 1997). Se propone para el género *Liolaemus*, una serie de doce caracteres citogenéticos que podrían ser usados en futuros análisis filogenéticos del género. Se indican las diferentes condiciones o estados de éstos y entre paréntesis la codificación que representan estas condiciones. La variación cromosómica fue tratada como caracteres multiestado:

— Carácter 1. Número de macrocromosomas: (0) doce; (1) dieciocho; (2) veinte; (3) veinticuatro.

— Carácter 2. Número de microcromosomas: (0) dieciséis; (1) dieciocho; (2) veinte; (3) veintidós; (4) veinticuatro.

- Carácter 3. Par 1 de macrocromosomas: (0) M; (1) SM; (2) A.
- Carácter 4. Par 2 de macrocromosomas: (0) M; (1) SM; (2) A.
- Carácter 5. Par 3 de macrocromosomas: (0) M; (1) SM; (2) A.
- Carácter 6. Par 4 de macrocromosomas: (0) M; (1) SM; (2) A.
- Carácter 7. Par 5 de macrocromosomas: (0) M; (1) SM; (2) A.
- Carácter 8. Par 6 de macrocromosomas: (0) M; (1) SM; (2) A.
- Carácter 9. Par 1 de microcromosomas: (0) M o SM; (1) A o T.
- Carácter 10. Par 2 de microcromosomas: (0) M o SM; (1) A o T, (2) P.
- Carácter 11. Par 3 de microcromosomas: (0) M o SM; (1) A o T, (2) P.
- Carácter 12. Cromosomas sexuales: (0) X e Y indistinguibles; (1) heteromórficos, distinguibles por el tamaño y/o por la forma (1).

La evidencia de que los cambios cromosómicos puede jugar un rol importante en la evolución y en la especiación ha sido de mostrada para los primates (Baker, *et al.*, 1987; Ponsá *et al.*, 1995) y puede también ser aplicada a los reptiles (Sites y Moritz, 1987; King, 1993; Britton-Davidian, 2001). Los dos problemas principales que presenta el estudio de la evolución cromosómica de un grupo de organismos es dilucidar el rol que juegan los rearrreglos cromosómicos en los procesos evolutivos y además el reconocimiento de los mecanismos que controlan estos rearrreglos (Paull *et al.*, 1976).

Se analizaron los cariotipos del grupo *boulengeri* en relación con el cladograma de Etheridge (2000) y se observa que las especies comparten un cariotipo básico de seis macrocromosomas metacéntricos y submetacéntricos y el resto microcromosomas, los cromosomas sexuales no se distinguen. *L. uspallatensis* es la especie basal del cladograma y la que presenta el menor número cromosómico: $2n=28$. El resto de las especies presenta números diploides mayores principalmente $2n=32$ y $2n=34$. Consi-

derando estas observaciones, probablemente los rearrreglos cromosómicos más importantes en la evolución de este grupo serían las fisiones céntricas que producen el aumento del número cromosómico hasta lograr los complementos diploides del resto de las especies. Los pares #1 y #2 son los únicos constantes en tamaño y morfología mientras que los pares #3 al #6 podrían considerarse como los pares de macrocromosomas más susceptibles a rearrreglos involucrados en la evolución cromosómica de las especies de *Liolaemus* que presentan un patrón básico de seis pares de macrocromosomas. Con relación al par #6 ésta apreciación también ha sido presumida por Lambrot (1993) en los trabajos realizados en algunas subespecies de *L. monticola*. Este autor acepta la hipótesis de un cariotipo ancestral $2n=36$ sugerido por Gorman (1973) sobre la base de la escuela evolucionista y explica la variación intragenérica de 25 taxa del grupo *chiliensis* por fusión de microcromosomas acrocéntricos o por fisión e inversiones pericéntricas de macrocromosomas metacéntricos. Sin embargo estas hipótesis de evolución cromosómica para *Liolaemus* que sugieren mecanismos Robertsonianos a partir de una condición de primitividad carecen de propuestas sobre la dirección posible del cambio cromosómico. La hipótesis que proponemos para el grupo *boulengeri* contrasta con la anterior porque se basa en la escuela filogenética que excluye posturas *a priori* y reconstruye la historia evolutiva a partir de sinapomorfías. Desde este punto de vista en el grupo *boulengeri* del género *Liolaemus*, el aumento de cromosomas con el rearrreglo cromosómico de fisiones céntricas sería la principal característica en la evolución cromosómica del grupo.

Como se advierte, el conocimiento acabado de cada especie y las relaciones entre las especies del género no es sencillo y sólo será posible con el trabajo interdisciplinario de taxónomos, genetistas y sistemáticos.

LITERATURA CITADA

- AIASSA, D. E. 2004. Diversidad cromosómica en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania, Liolaemidae). Tesis de doctorado, Fac. de Cs. Exactas, Físico-Químicas y Naturales. UNRC
- AIASSA, D.; N. GORLA & R. MARTORI. 1997. Cariotipo de *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropicuridae). Resúmenes III Congreso Argentino de Herpetología pág. 1.
- AIASSA, D.; N. GORLA; L. ÁVILA & R. MARTORI. 1998 a. Cariotipo de *Liolaemus saxatilis* (Squamata: Tropicuridae): definición y comparación con otros taxones del grupo *chiliensis*. *Rev. Esp. Herp.* 12: 63-67.
- AIASSA, D.; N. GORLA; L. ÁVILA & R. MARTORI. 1998 b. Citogenética de *Liolaemus* (grupo *chiliensis*) con recopilación de los cariotipos reportados y definición de *Liolaemus fitzgeraldi*. Resúmenes XIII Reunión de Comunicaciones Herpetológicas de la Asociación Herpetológica Argentina pág. 2.
- AIASSA, D.; N. GORLA; L. ÁVILA & R. MARTORI. 1999. Cariotipo de *Liolaemus darwini* (Squamata: Tropicuridae). *FACENA* 15: 137-144. Argentina.
- AIASSA, D.; N. GORLA & R. MARTORI. 2000 a. Aportes de la citogenética a la biodiversidad de lagartos del género *Liolaemus*. IX Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados. Buenos Aires. Argentina pág. 73.
- AIASSA, D.; N. GORLA & R. MARTORI. 2000 b. Comparación cromosómica en dos especies de *Liolaemus* con igual número diploide. Resúmenes XV Reunión de comunicaciones Herpetológicas de la Asociación Herpetológica Argentina pág. 8.
- AIASSA, D.; N. GORLA; L. ÁVILA & R. MARTORI. 2001 a. Cariotipo de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993. Nuevo número cromosómico para el género. *Rev. Esp. Herp.* 15: 37-43.
- AIASSA, D.; N. GORLA & R. MARTORI. 2001 b. Análisis citogenético de dos especies de *Liolaemus* (*L. quilmes* y *L. chacoensis*) del grupo *boulengeri*. Resúmenes IV Congreso Argentino de Herpetología pág. 25.
- AIASSA, D.; N. GORLA; L. ÁVILA & R. MARTORI. 2002 a. Karyotype of *Liolaemus uspallatensis* Macola and Castro, 1982 (Reptilia: Squamata: Tropicuridae): The smallest chromosome number of the genus and its comparison with other congeneric species. *Amphibia-Reptilia* 23(3): 353-358.
- AIASSA, D.; N. GORLA; B. BOSCH & R. MARTORI. 2002 b. Caracterización cariotípica de *Liolaemus ruibali*. Resúmenes XVI Reunión de Comunicaciones Herpetológicas de la Asociación Herpetológica Argentina pág. 4.
- BAKER R.; M. QUMSIYEH & C. HOOD. 1987. Role of chromosomal banding patterns in understanding mammalian evolution. En: Current Mammalogy Vol 1 Chapter 2. Ed. Hugh H. Ganeways
- BRITTON-DAVIDIAN, J. 2001. How do chromosomal changes fit in? *J. Evol. Biol.* 14: 872–873.
- BUNGE, M.; N. CHRISTIE & R. QUATRINI. 2000. Comparación de los cariotipos de *L. rothi* y *L. boulengeri* (Iguania: Tropicuridae). Resúmenes XV Reunión de comunicaciones Herpetológicas de la Asociación Herpetológica Argentina, pág. 10.
- BUNGE, M. & R. QUATRINI. 1996. Cariotipo de *Liolaemus rothi* (Squamata: Tropicuridae) del noroeste patagónico. Resúmenes XII Reunión de Comunicaciones Herpetológicas de la Asociación Herpetológica Argentina pág. 12.
- CLARK, M. & W. WALL. 1996. Chromosomes the Complex Code. Chapman & May. Londres.

- CEI, J. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monogr. IV Mus. Reg. Sci. Nat. Torino.
- ESPINOZA, N. & J. FORMAS. 1976. Karyotypic pattern of two Chilean lizard species of genus *Liolaemus* (Sauria: Iguanidae). *Experientia* 32: 299-301.
- ETHERIDGE, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adpersa* Tschudi, 1845, and de Taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Amer. Mus. Novitates* 3142: 1-34.
- ETHERIDGE, R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae) and history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetol. Monographs* 14: 293-352.
- ETHERIDGE, R. 2001. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae) from Mendoza Province, Argentina. *Cuad. herpetol.* 15 (1): 3-15
- FROST, D.; R. ETHERIDGE; D. JANIES & T. TITUS. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *Am. Mus. Novitates* 3343: 1-38
- FROST, D. & R. ETHERIDGE. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanians lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.* 81: 1-65.
- GORMAN, G. 1973. The chromosomes of Reptilia a cytotaxonomic interpretation. *En* A.B: CHIARELLI & CAMPANNA (Ed.), *Cytotaxonomic and Vertebrate Evolution*: 349-417. Academic Press. New York, New York.
- GORMAN, G., L. ATKINS, T. HOLZINGER. 1967. New karyotypic data on 15 genera of lizards in the family Iguanidae, with a discussion of taxonomic and cytological implications. *Cytogenetics* 6: 286-299.
- HALL, W. 1970. Three probable cases of partenogenesis in lizards (Agamidae, Chamaeleontidae, Gekkonidae). *Experientia* 26: 1271-1273.
- HALL, W. 1973. Comparative population cytogenetics, speciation and evolution of the crevice using species of *Sceloporus* (Sauria: Iguanidae). Dissertation, Harvard University, Cambridge.
- HERNANDO, A. 1992. Estudios cromosómicos en una población de *Liolaemus wiegmanni* de la provincia de Corrientes. Resúmenes II Congreso Argentino de Herpetología pág. 35.
- HERNANDO, A. 1996. Cariotipo y patrón de bandas de *Liolaemus chacoensis* Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Herpetología pág. 41.
- ITURRA, P.; A. VELOSO; P. ESPEJO & J. NAVARRO. 1994. Karyotypic and meiotic evidence for robertsonian chromosome polymorphism in the lizard *Liolaemus fuscus* (Tropiduridae, Sauria). *Rev. Brasil. Genet.* 17(2): 171-174.
- KING, M. 1993. *Species Evolution. The Role of Chromosome Change.* Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- LAMBOROT, M. 1991. Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by riverine barriers in the Andean Range. *Copeia* 4: 1044-1059.
- LAMBOROT, M. 1993. Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. *ASIBE*: 133-151.
- LAMBOROT, M.; A. ESPINOZA & E. ÁLVAREZ. 1979. Karyotypic variation characterization of three Chilean lizard of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Experientia* 35: 593-594.
- LAMBOROT, M. & E. ÁLVAREZ SARRET. 1989. Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile. *Genome* 32: 393-403.
- LAMBOROT, M.; E. ÁLVAREZ; I. CAMPOS &

- A. ESPINOZA. 1981. Karyotypic variation characterization of three Chilean subspecies of *Liolaemus monticola*. *J. Hered.* 72: 328-334.
- LAMBOROT, M. & N. DÍAZ. 1987. A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *J. Herpetol.* 21(1): 29-37.
- MORANDO, M. & L. ÁVILA. 1999 a. Citogenética de *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae: Liolaeminae): revisión crítica del conocimiento actual. *Rev. Mus. Nac. Hist. Nat. Montevideo, Uruguay* (50): 81.
- MORANDO, M. & L. ÁVILA. 1999 b. Estructura cromosómica singular de *Liolaemus pseudoanomalus* Cei, 1981 (Tropicuridae: Liolaeminae). *Rev. Mus. Nac. Hist. Nat. Montevideo, Uruguay* (50): 87.
- MORENO, R.; J. NAVARRO; P. ITURRA & M. VELOSO. 1987. The karyotype of *Philodryas chamissonis* (Colubridae). Identification of nucleolar organizer region (NOR) and sex chromosomes by banding methods. *Rev. Bras. Genet.* 10(3): 497-506.
- MORITZ, C. 1990. Patterns and processes of sex chromosome evolution in Gekkonid lizards (Sauria: Reptilia): 205-220. *En: E. OLMO (Ed.). Cytogenetics of Amphibians and Reptiles.* Birkäuser. Basel.
- NAVARRO BARÓN, J. 1991. Cariotipo de trece especies de lagartijas del noroeste argentino de los grupos *Liolaemus*, *Eulaemus* y *Ortholaemus*. *Acta zool. lilloana* 41: 225-230.
- NAVARRO J.; M. SALLABERRY; A. VELOSO & J. VALENCIA. 1981. Diversidad cromosómica en lagartos (Squamata: Sauria). I Avances citotaxonómicos. Perspectiva de estudios evolutivos en Iguanidae. *Medio Ambiente* 5: 28-38.
- NAVARRO, J.; H. NÚÑEZ. 1992. Acerca de la ausencia de poros prelocales en *Liolaemus cristiani*, nominación del alotipo y cariotipo de la especie. *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat.* 323: 35-38.
- NÚÑEZ, H.; J. NAVARRO & J. LOYOLA. 1991. *Liolaemus maldonadae* y *Liolaemus cristiani*, dos especies nuevas de lagartijas para Chile (Reptilia, Squamata). *Bol. Mus. Hist. Nat. Chile* 42: 79-88.
- NÚÑEZ, H. & J. NAVARRO. 1992. *Liolaemus rosenmanni*, una nueva especie chilena de lagartija relacionada al grupo *ruibali*. *Bol. Mus. Hist. Nat. Chile* 43: 55-62.
- OLMO, E.; T. CAPRIGLIONE & G. ODIERNA. 2002. Different genomic evolutionary rates in the various reptile lineages. *Gene* 295: 317-321.
- PAULL, D.; E WILLIAMS & W. HALL. 1976. Lizard karyotypes from Galapagos Islands: chromosomes in phylogeny and evolution. *Breviora* 441: 1-31.
- PIGOZZI, M. & A. SOLARI. 2000. Los cromosomas sexuales y la evolución de las aves. *Ciencia Hoy* 10: 42-50.
- PONSÁ, M.; M. GARCÍA; A. BORELL; F. GARCÍA; J. EGOZCUE; M. GOROSTIAGA; A. DELPRAT & M. MUDRY. 1995. Heterochromatin and cytogenetic polymorphisms in *Cebus apella* (Cebidae, Platyrrhini). *Am. J. Primatol.* 37: 325-331.
- QUATRINI, R.; M. BUNGE & A. ALBINO. 1997. Cariotipo de *Liolaemus elongatus* (Sauria: Tropicuridae) del Noroeste Patagónico. Resúmenes III Congreso Argentino de Herpetología: 75.
- SALLABERRY, M.; H. NÚÑEZ & J. YÁÑEZ. 1982. *Liolaemus hernani* nueva especie de Iguanidae de la zona central de Chile. *Bol. Mus. Hist. Nat. Chile* 39: 93-99.
- SCHMID, M.; C. STEINLEIN; I. NANDA & J. EPPLEN. 1990. Chromosome banding in amphibia: 21-45. *En: E. OLMO (Ed.). Cytogenetics of Amphibians and Reptiles.* Birkäuser. Basel.
- SITES J. JR. & C. MORITZ. 1987. Chromosomal evolution and speciation re-

- visited. *Syst. Zool.* 36 (1987): 153-174.
- VERONESE L. & L. VERRASTRO. 1996. Análisis citogenético de *Liolaemus occipitalis* y *Liolaemus wiegmani*. Libro de Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Herpetología: P208.
- VIÑA BERTOLOTTO, C.; M. RODRÍGUES; G. SKUK & Y. YONENAGA YASSUDA. 1996. Comparative cytogenetic analysis with differential staining in three species of *Liolaemus* (Squamata, Tropicuridae). *Hereditas* 125: 257-264.
- WIENS, J. & T. REEDER. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetol. Monographs* 11: 1-101.