



LOS GECKOS DE CHILE (SCLEROGLOSSA, GEKKONIDAE, GEKKONINAE). PARTE II. BIOGEOGRAFÍA Y CAMBIOS ONTOGENÉTICOS EN EL PATRÓN DE COLORACIÓN DE *PHYLLODACTYLUS GERRHOPYGUS*. PUEDE LA EVIDENCIA SOSTENER LA PRESENCIA DE *PHYLLODACTYLUS INAEQUALIS* EN CHILE?

GECKOS OF CHILE (SCLEROGLOSSA, GEKKONIDAE, GEKKONINAE). PART II. BIOGEOGRAPHY AND ONTOGENETIC SHIFTS IN THE COLOUR PATTERN OF *PHYLLODACTYLUS GERRHOPYGUS*. CAN THE EVIDENCE SUPPORT THE PRESENCE OF *PHYLLODACTYLUS INAEQUALIS* IN CHILE?

DANIEL PINCHEIRA-DONOSO

Centre for Ecology and Conservation, University of Exeter, Cornwall Campus, Penryn, TR10 9EZ, Cornwall, United Kingdom; E-mail: D.PincheiraDonoso@exeter.ac.uk

RESUMEN

La investigación sobre los geckos chilenos permanece considerablemente ignorada. Escasos estudios se han concentrado en análisis específicos de las poblaciones conocidas. Como consecuencia, diversos aspectos fundamentales de la estructura biológica de este grupo siguen siendo un misterio. De hecho, a pesar del escaso número de taxa reportados en Chile, es aún difícil definir la diversidad de especies presentes en este territorio. El género *Phyllodactylus*, restringido a los desiertos del norte, ha sido comúnmente reconocido sobre la base de tres especies: *P. gerrhopygus*, *P. heterurus* y *P. inaequalis*. Sin embargo, diferentes estudios tienden a formular opiniones divergentes sobre el estatus de

los taxa. En esta contribución se analizan aquellas poblaciones identificadas como *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis*, las que estarían caracterizadas por diferentes patrones de coloración y por distintas áreas de distribución. Contrariamente, mis resultados sugieren que ambos taxa constituyen una única especie de amplia dispersión biogeográfica. Las diferencias de coloración se explican como consecuencia de cambios ontogenéticos. Por lo tanto, se concluye que la presencia de *P. inaequalis* en Chile ha estado basada en individuos juveniles de *P. gerrhopygus*.

Palabras clave: Biogeografía, ontogenia, *Phyllodactylus gerrhopygus*, *Phyllodactylus inaequalis*, Gekkonidae, Chile, Perú.

SUMMARY

Research on Chilean gekkonid lizards remains largely ignored. Only a few studies have focused in the specific analysis of the known populations. As a consequence, several fundamental aspects of the biological structure of this group are still a mystery. Indeed, in spite of the scarce number of taxa reported in Chile, it is hard to draw on more detailed conclusions about the species diversity in this territory. The genus *Phyllodactylus*, restricted to the northern deserts, has commonly been recognized on the basis of three species: *P. gerrhopygus*, *P. heterurus* and *P. inaequalis*. Nonetheless, different studies often claim divergent opinions about the status of these taxa. In the present contribution, I analyze those populations identified as *P. gerrhopygus* and *P. inaequalis*, which would be characterized by different colour patterns and distributions. However, my results suggest that both taxa represent only one wide-spread species. The contrasting observed colour patterns can be explained as a consequence of ontogenetic shifts. Therefore, I conclude that the presence of *P. inaequalis* in Chile has been based on juvenile individuals of *P. gerrhopygus*.

Key words: Biogeography, ontogeny, *Phyllodactylus gerrhopygus*, *Phyllodactylus inaequalis*, Gekkonidae, Chile, Peru.

INTRODUCCIÓN

La historia geoclimática de Chile ha determinado el surgimiento de múltiples modificaciones ecosistémicas desde finales del Terciario (Simpson-Vuilleumier,

1971; Cei, 1986). Como consecuencia, diversos linajes de organismos especialmente poiquilotermos, como los reptiles, parecen haber experimentado activos procesos de cladogénesis principalmente a partir del Pleistoceno (Núñez *et al.*, 2004; Pincheira-Donoso y Núñez, 2003). En el caso de los saurios, el desarrollo de tales crisis climáticas habría condicionado el establecimiento de complejas comunidades caracterizadas por interesantes esquemas filogeográficos. Por ejemplo, mientras los géneros *Liolaemus* y *Microlophus* aparecen como grupos esencialmente aislados el uno del otro, con escasos puntos de coexistencia, otros linajes como *Phrynosaura* y los geckónidos se observan formando puentes de continuidad filogenética entre áreas de alto contraste biológico, como el altiplano y los desiertos costeros (Donoso-Barros, 1966; Núñez *et al.*, 2003; Pincheira-Donoso, 2005; Pincheira-Donoso y Núñez, 2005). Debido a la todavía escasa información filogenética, diversas hipótesis han intentado explicar la relación de las poblaciones mediante esquemas fenotípicos, citogenéticos y biogeográficos. En este contexto, el conocimiento de los geckónidos es particularmente deficiente, lo que ha dificultado su comprensión a pesar del bajo número de especies conocidas. En el caso del género *Phyllodactylus*, de amplia distribución en los desiertos del norte de Chile, diversos autores han determinado la existencia de sólo tres taxa, *P. gerrhopygus*, *P. heterurus* y *P. inaequalis* (Donoso-Barros, 1970; Veloso y Navarro, 1988; Pincheira-Donoso, 2006). Sin embargo, durante las últimas cuatro décadas, sólo escasos estudios se han concentrado en el análisis detallado de estos reptiles, lo que

dificulta la elaboración de conclusiones más definitivas acerca de su diversidad y biogeografía (Pincheira-Donoso, 2006).

Las contribuciones de Donoso-Barros (1966, 1970) han resultado de particular interés para el entendimiento de la estructura biológica de este linaje, estableciendo conclusiones consideradas como esenciales para el desarrollo posterior de otros estudios. En un trabajo clásico, Donoso-Barros (1970) señaló que *P. inaequalis* es un sinónimo de *P. lepidopygus*, mientras que el *P. inaequalis* referido anteriormente para Chile por este mismo autor (Donoso-Barros, 1966) quedaba a la espera de un estudio definitivo. Pese a ello, Veloso y Navarro (1988) nuevamente incluyeron a *P. inaequalis* en la herpetología chilena. Posteriormente Capetillo *et al.* (1992) estudiaron los límites distribucionales, fenotípicos y citogenéticos entre *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis*. Sin embargo, poco después, Núñez y Jaksic (1992) consideraron que la forma reconocida por Capetillo *et al.* (1992) como *P. inaequalis* merecía un análisis adicional, identificando a tal especie como *Phyllodactylus* sp, a la espera de un estudio más detallado.

El análisis de numerosas muestras de *Phyllodactylus* procedentes del sur de Perú, y de las áreas costeras, y de valles y desiertos interiores de las regiones Primera y Segunda de Chile, permiten dudar de los criterios de Capetillo *et al.* (1992) y Veloso y Navarro (1988). Esto sugiere suponer que las formas reconocidas como *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis* constituyen una única especie de amplia distribución.

MATERIAL Y MÉTODO

Se estudiaron diversas poblaciones procedentes de Chile y Perú (ver apéndice), cuyas características morfológicas, cromáticas y distribucionales permiten reconocer las formas *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis* identificadas por Donoso-Barros (1966), Veloso y Navarro (1988) y Capetillo *et al.* (1992). Los análisis comparativos están desarrollados sobre tres tipos de caracteres: (i) coloración: variabilidad de los patrones en diferentes etapas del desarrollo ontogénico; (ii) morfométricas: se analizaron las variables longitud hocico-cloaca (desde el extremo del escudo rostral hasta el margen anterior de la cloaca), y las variables derivadas longitud axila-ingle/longitud hocico-cloaca, y longitud extremidad posterior/longitud hocico-cloaca, de modo de cuantificar potenciales diferencias entre las poblaciones identificadas como *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis*, ya sea en base a su distribución o a sus patrones de coloración (ver introducción; también Capetillo *et al.*, 1992); y (iii) distribución geográfica: las variables (i) y (ii) fueron analizadas bajo un contexto biogeográfico, de modo de establecer si las diferentes morfologías descritas como diagnósticas de ambas especies tienen correlación con diferentes áreas de distribución (ver Capetillo *et al.*, 1992), o si aparecen superpuestas. Todas las variables continuas fueron previamente transformadas a valores de logaritmo natural (ln) con el objetivo de reducir los efectos de la heterocedasticidad (Field, 2006). Test posteriores de Shapiro-Wilk y Kolmogorov-Smirnov permitieron establecer la distribución normal de los valores estudiados (en todos los casos se obtu-

vieron valores de $P > 0.05$). El contraste estadístico de las muestras se desarrolló por medio de análisis de varianza de una vía con efecto aleatorio (ANOVA). La totalidad de las mediciones morfológicas fueron obtenidas con nonio de precisión 0.01 mm.

El material estudiado se encuentra depositado en la Colección Herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHN), Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina, Universidad de Chile (DBCUGH), Museo de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción (MZUC) y en la Colección Herpetológica del autor, D. Pincheira-Donoso (CHDPD).

RESULTADOS

Análisis de Fenotipos

El análisis de variables morfométricas no permite establecer diferencias entre las poblaciones estudiadas. La longitud hocico-cloaca no muestra diferencias significativas entre las poblaciones procedentes de distintas localidades en Chile y Perú (ANOVA, $F_{2,34} = 0.996$, $P = 0.381$; test de Games-Howell a posteriori, rango de $P = 0.382-0.905$). Además, las formas identificadas como *inaequalis* y *gerrhopygus* no mostraron diferencias significativas en las variables longitud axila-ingle/longitud hocico-cloaca (ANOVA, $F_{2,33} = 0.621$, $P = 0.544$; test de Games-Howell a posteriori, rango de $P = 0.432-0.915$) ni longitud extremidad posterior/longitud hocico-cloaca (ANOVA, $F_{2,35} = 1.657$, $P = 0.206$; test de Games-Howell a posteriori, rango de $P = 0.106-0.748$).

Por otra parte, no es posible establecer límites claros entre los patrones de coloración que identifican a ambas taxa. En todas las poblaciones la coloración varía continuamente bajo los efectos de los cambios ontogenéticos. En general, la coloración exhibe una tendencia a presentar barras café oscuras o café rosáceas de distribución transversal sobre el dorso, con los extremos bifurcados, determinando una disposición en forma de “>-<” especialmente en los ejemplares más jóvenes (31-36 mm longitud hocico-cloaca; Figure 1a, c). Este colorido comienza a tornarse cada vez más difuso en los animales de edad media y en los adultos (46-52 mm longitud hocico-cloaca), que llegan a mostrar un diseño dorsal formado por aisladas e irregularmente dispuestas punteaduras café oscuras o café rosáceas (Figure 1b, d, f). Estas manchas pueden estar evidentemente interrumpidas sobre el campo vertebral o muy conglomeradas, formando una conspicua línea vertebral normalmente entrecortada (Figure 1d). Formas perfectamente intermedias completan el gradiente de variabilidad, habiendo algunos ejemplares con punteaduras dispuestas ordenadamente formando barras transversas muy difusas, con extremos bifurcados, y otros especímenes que conglomeran dichas punteaduras, igualmente distribuidas en barras transversas de extremos bifurcados, aunque más definidas (Figure 1d, e). Es posible advertir igualmente, aunque con menos frecuencia, ejemplares adultos con el patrón de barras transversas bastante definido (“inaeualoide”), como en los infantiles y juveniles tempranos, habiendo igualmente animales en estos estados iniciales de maduración que exhiben el patrón

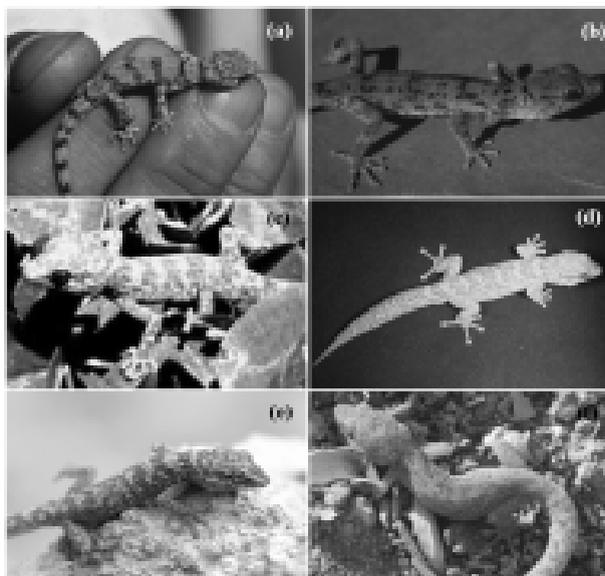


Figura 1. Variación en el patrón de coloración de *Phyllodactylus gerrhopygus* procedentes de diferentes localidades entre el sur de Perú y el norte de Chile. (a) Juveniles procedente de Iquique (Primera Región de Chile) mostrando el típico patrón “inaequaloide”, (b) Adulto procedente de Tacna (Perú) mostrando el típico patrón “gerrhopygus”, (c) Juvenil “inaequaloide” procedente de Calama (Segunda Región de Chile), (d) Adulto procedente de Calama, mostrando patrón intermedio entre *inaequalis* y *gerrhopygus*, (e) Subadulto procedente de Pampa del Tamarugal (Segunda Región de Chile) con patrón intermedio, y (f) Adulto procedente de Hornitos (norte de Antofagasta, Segunda Región de Chile), con típico patrón “gerrhopygus”

Figure 1. Variation in the colour pattern of *Phyllodactylus gerrhopygus* from different localities between Southern Peru and Northern Chile. (a) Juvenile from Iquique (First Region of Chile) showing the “inaequaloid” pattern, (b) Adult from Tacna (Peru) showing the common “gerrhopygus” pattern, (c) Juvenile “inaequaloid” from Calama (Second Region of Chile), (d) Adult from Calama, showing intermediate pattern between *inaequalis* and *gerrhopygus*, (e) Subadult from Pampa del Tamarugal (Second Region of Chile) with intermediate pattern, and (f) Adult from Hornitos (north of Antofagasta, Second Region of Chile), with the common “gerrhopygus” pattern

dorsal predominante en los adultos, definido por fina punteadura de distribución irregular, sin barras transversas aparentes.

Material estudiado. Chile: (MNHN) 0577, Antofagasta, Segunda Región, febrero 1, 1981; (MNHN) 0662, 0663, Antofagasta, Segunda Región, octubre 1, 1980; (MNHN) 0664, Antofagasta, Segunda Región, septiembre 17, 1980; (MNHN) 0665, Antofagasta, Segunda

Región, agosto 1, 1980; (MNHN) 0666, Antofagasta, Segunda Región, julio 1, 1980; (MNHN) 0667, 0669-0675, 0677, 0679-0680, Antofagasta, Segunda Región, enero 1, 1980; (MNHN) 0668, 0676, 0678, Antofagasta, Segunda Región, diciembre 1, 1980; (MNHN) 1755, 1756, sin localidad precisa, sin fecha; (MNHN) 2857, entre el Valle de Lluta y el Valle de Azapa, Primera Región, agosto 9, 1997; (MNHN) 3166-3172, Hornitos, Segun-

da Región, marzo 16, 1999; (MZUC) 23559, Pampa del Tamarugal, Primera Región, enero 11, 1996; (MZUC) 25326-25333, Playa Corazon, Guanero, Arica, Primera Región, julio 18, 1999; (MZUC) 12307, Paposo, Segunda Región, julio 13, 1964; (MZUC) 19015, Calama, Segunda Región, septiembre 12, 1986; (MZUC) 25321, Poconchile, Valle de Lluta, Arica, agosto 8, 1999; (DBCGUCH) sin número, Valle de Azapa, Primera Región; sin fecha; (CHDPD) 00644-00651, sur de Tocopilla, Segunda Región, diciembre 4, 1997; (CHDPD) 00760-00769, Hornitos, Segunda Región, diciembre 9, 2000; **Perú:** (MZUC) 25320, Quebrada camino a Quilca, Departamento de Arequipa, agosto 6, 1999; (MZUC) 25309-25316, Caleta Meca, Departamento de Tacna, agosto 17, 1999; (MZUC) 25322, 25323, Playa Corralitos, Ilo, Departamento de Maquehua, julio 21, 1999; (MZUC) 25317-25319, 10 km del cruce Camana-Mejías, julio 25, 1999.

Distribución Geográfica y Patrones de Coloración

El material estudiado muestra una extensa distribución geográfica. La Quebrada Camino a Quilca, en la costa del Departamento de Arequipa, en Perú, aparece como el límite boreal de estas poblaciones. En esta zona los ejemplares exhiben diseño dorsal de manchas y punteaduras con tendencia a ordenarse en barras transversas, aunque muy difusas. El límite meridional de las muestras se localiza en Paposo, zona costera ubicada al norte de Tal Tal, al sur de la Segunda Región de Chile. En esta área el material exhibe patrón de manchas oscuras ordenadas casi determinando barras transversas, aunque con un diseño perfectamente intermedio entre las formas identificadas como *P.*

gerrhopygus y *P. inaequalis* por Capetillo *et al.* (1992). Dentro de este rango geográfico, las poblaciones de *Phyllodactylus* muestran una distribución predominantemente costera. El resto del material peruano tiene procedencia litoral, extendiéndose en Playa Corralitos, localidad de Ilo, en el Departamento de Maquehua, 250 km al sur de Arequipa, donde las formas adultas muestran un diseño de punteaduras marrones que se fusionan entre sí, dispuestas irregularmente. En la misma zona, un ejemplar juvenil (38,2 mm de longitud hocico-cloaca) presenta un diseño definitivamente “inequaloide” (Figura 1a, c), con barras transversales de color café muy homogéneo, sin punteaduras, y sin mostrar en absoluto diferencias morfológicas, ni cualitativas ni cuantitativas, con los animales maduros. Más al sur en la Caleta Meca, en el Departamento de Tacna, esta especie es bastante abundante, donde los patrones de diseño de los adultos no muestran diferencias con los ejemplares maduros de la población del Departamento de Arequipa, mostrando los infantiles un diseño perfectamente “inaequaloide” (Figura 1a, c), como aquellos juveniles de Ilo, en Maquehua. Los juveniles y subadultos exhiben un patrón de coloración definitivamente intermedio (Figura 1e).

La especie muestra continuidad distribucional hacia el territorio chileno, habitando en las áreas próximas a la Pampa Colorada, límite entre Chile y Perú, específicamente en la localidad de Poconchile, Valle de Lluta, 20-30 km al oriente de Arica, en la Primera Región. En esta zona los patrones de coloración en los diferentes estados ontogenéticos no muestran diferencias con las poblaciones

de Perú. Material depositado en la colección de John P. Valladares (JPV) tiene procedencia de esta misma localidad, sin mostrar diferencias de diseño. Su presencia en el Valle de Azapa, al sur de Lluta, ha sido documentada por Donoso-Barros (1966), existiendo en el material estudiado (Apéndice) un grupo de especímenes procedentes de esta área, que no muestran diferencias con el material peruano ni con aquel procedente de Lluta. Siguiendo por la costa chilena hacia el sur, la especie ha sido recolectada en Playa Corazones, al sur de Arica, en la misma Región. En esta población los ejemplares adultos muestran un diseño de punteaduras dispuestas en forma irregular, sin patrón definido (Figura 1b, f), mientras que en los infantiles el colorido es marcadamente “inaequaloide” (Figura 1a, c), con barras transversas bien definidas y con los flancos salpicados de matices blancos. Los ejemplares juveniles, muestran un diseño intermedio entre adultos e infantiles (Figure 1e). Donoso-Barros (1966) señaló material de esta especie procedente de la localidad de Colorado en Iquique y de la Playa de Iquique, en la Primera Región. Más al sur, la especie es sumamente abundante en Antofagasta, lugar de donde procede una considerable fracción del material de estudio. Capetillo *et al.* (1992) utilizaron esta ciudad como referente para estudiar su material atribuible a *P. inaequalis*. Entre las ciudades de Antofagasta e Iquique la especie es bastante común en Tocopilla, al sur de los 22°S, en la Segunda Región, extendiéndose hasta la localidad costera de Hornitos, al norte de Mejillones (23°S). Como ya se dijo, Paposos marca el límite austral de distribución de esta forma. En todas estas

localidades el diseño del material es muy variable, siempre situado en un gradiente continuo, con adultos irregularmente salpicados de marrón, y campo vertebral immaculado o provisto de una línea vertebral café negruzca muy conspicua y entrecortada, mientras que los infantiles suelen exhibir un patrón “inaequaloide”. Los juveniles exhiben estados intermedios de continuidad entre ambos extremos ontogenéticos (Figura 1). Existen también infantiles con el diseño común de los adultos, y adultos muy jóvenes con patrón todavía algo “inaequaloide”.

En territorio chileno, la especie se extiende también por los valles desérticos y oasis interiores, entre los 20°S y los 22° 30'S, habitando el Valle de Mamiña (material referido por Donoso-Barros, 1966). Esta área constituye el límite septentrional de distribución en los desiertos interiores tarapaqueños. Más al sur, la especie es común en el Oasis de Pica y en La Huayca, donde aparece caracterizada por un diseño de pequeñas manchas oscuras muy irregularmente dispuestas, semejante al de las poblaciones adultas de Antofagasta, Hornitos y Tocopilla. A través de la Pampa del Tamarugal, como ecosistema de continuidad biocenótica hasta el Río Loa, se extienden las poblaciones de *Phyllodactylus*, que alcanzan hasta la localidad de Quillagua, zona por donde atraviesa este río, ubicada al sur-este del Salar de Llamara. Allí los ejemplares muestran un diseño de salpicaduras irregulares muy finas, pudiendo fusionarse entre sí, asemejándose mucho a los adultos de la costa de Chile y a aquellos del sur de Perú. Siguiendo hacia el oriente por el sistema del Loa, en la Segunda Región, estos geckos llegan hasta Calama,

localidad igualmente asociada al río, y separada de San Pedro de Atacama y del Salar del mismo nombre por el cordón montañoso de Domeyko. Calama marca el límite austral de distribución de la especie en los valles y desiertos interiores. En esta área, el diseño de los adultos está definido por fina salpicadura de puntos marrones o rosáceos, muy homogéneamente distribuidos, o tendiendo a fusionarse en forma muy inaparente, mostrando las trazas del diseño “inaequaloide” de los infantiles (Figura 1d). Tanto en adultos como en infantiles y juveniles, la presencia de línea vertebral es variable.

El mapa de la figura 2 muestra la distribución geográfica de las poblaciones de *Phyllodactylus* estudiadas.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Inicialmente resulta muy necesario discutir acerca de los principios generales de la nomenclatura utilizada por Capetillo *et al.* (1992), quienes establecieron algunos caracteres diagnósticos para diferenciar a *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis* (fide Donoso-Barros, 1966). Estos autores señalan que la población distribuida en la costa de Chile, entre Iquique y Antofagasta, y ampliamente distribuida por la costa peruana (área que incluye el sistema biocenótico de Tacna), correspondería a *P. inaequalis*, mientras que aquella distribuida en “el interior de Iquique, tanto en los Oasis del desierto como en Mamiña, en la precordillera” y en La Huayca (al noroeste de Pica) correspondería a *P. gerrhopygus*. Tales identificaciones resultan erróneas si se tiene en consideración que la tierra típica de



Figura 2. Distribución geográfica de *Phyllodactylus gerrhopygus* (Wiegmann) en Chile y Perú
 Figure 2. Geographic distribution of *Phyllodactylus gerrhopygus* (Wiegmann) in Chile and Peru

esta última especie es Tacna, en Perú (Donoso-Barros, 1970; Peters y Donoso-Barros, 1970), localidad situada al suroeste de dicho país, muy próxima a la costa, e incluida dentro del rango geográfico descrito para la forma *inaequalis* por Capetillo *et al.* (1992), mientras que la tierra típica de *P. inaequalis* corresponde a Pacasmayo, en el norte de Perú (Cope, 1876; Peters y Donoso-Barros, 1970; Pincheira-Donoso, 2006). Por esto, hubiese resultado más razonable llamar *P. gerrhopygus* a la forma que diferenciaron en la costa, y no a aquella aislada en los desiertos y valles interiores, mientras que la denominación de esta última hubiese generado un marco de discusión de mayor extensión, que pudiese haber puesto en duda la existencia de *P. inaequalis* en Chile.

Las extensas series de ejemplares estudiados de Chile y Perú (ver apéndice) no permiten encontrar acuerdo con las conclusiones de Capetillo *et al.* (1992), dado que no es posible establecer un límite entre las formas que denominan *P. inaequalis* de aquellas que llaman *P. gerrhopygus*. Según nuestras observaciones, el diseño de *inaequalis* (*vide* Capetillo *et al.*, 1992) aparece en la mayoría de los ejemplares infantiles, y muy ocasionalmente, y menos definido, en los juveniles y adultos. Por otra parte, en los adultos predomina el diseño descrito por Capetillo *et al.* (1992) y Donoso-Barros (1966) para *gerrhopygus*, que aparece menos representado en algunos infantiles. Los ejemplares ontogenéticamente intermedios entre adultos e infantiles muestran diseños “inaequaloides” difusos o de adultos (Fig. 1). Esto permite reconocer un gradiente continuo entre infantiles y adultos, en el que los patrones de *inaequalis* y

de *gerrhopygus* de Capetillo *et al.* (1992) representan los extremos de tal variabilidad ontogenética. Capetillo *et al.* (1992) al establecer las distribuciones geográficas de las dos especies que reconocieron, señalaron que *P. gerrhopygus* se distribuye exclusivamente en los oasis y precordilleras al interior de Iquique, mientras que *P. inaequalis* se distribuiría en la costa entre Iquique y Antofagasta, y en Mamiña, al interior de Iquique, superponiendo en esta última localidad su distribución con *P. gerrhopygus*. El mapa de la figura 6 de estos autores carece de especificaciones simbólicas, sin embargo, es posible deducir que los círculos representan a *P. inaequalis*, los cuadrados a *P. gerrhopygus* y el triángulo a *P. heterurus*. De esta manera, *inaequalis* y *gerrhopygus* (*vide* Capetillo *et al.*, 1992) serían especies simpátricas en Mamiña y La Huayca, mientras que *gerrhopygus* estaría en simpatría con *heterurus*, y no con *inaequalis* en Pica. Este esquema biogeográfico resulta bastante improbable, teniendo en cuenta que las poblaciones de Pica, Mamiña y La Huayca presentan como sistema de continuidad distribucional con la costa la Pampa del Tamarugal, donde habita *P. gerrhopygus*, conectándose de esta forma con las poblaciones conoespecíficas de Quillagua y Calama, asociadas al Río Loa. Estas poblaciones estarían a su vez conectadas entre sí por el mismo sistema límnico, apareciendo como clara evidencia de aquello la presencia de poblaciones continuas de *Microlophus theresioides* en Pica, Pampa del Tamarugal y el sistema del Río Loa, entre Calama y Quillagua. De hecho, incluso existe una población en los alrededores de Antofagasta atribuible a esta especie de tropidúridino, que se extendería

por el mencionado sistema exorreico hasta la costa. En contraste con estos hechos, aparece la accidentada geografía al norte de Mamiña, La Huayca y Pica, que difícilmente puede constituir un corredor de distribución continua entre las poblaciones de estas localidades, con aquellas de Arica y de los valles de Lluta y Azapa, y por consecuencia con las poblaciones del sur litoral de Perú. Tales limitaciones geográficas están representadas por profundas y extensas quebradas de orientación occidental-oriental (Quebradas de Tarapacá, de Aroma, de Tana, de Suca, de Miñimiñi, de Camarones, de Vitor y de Azapa), que alcanzan los sistemas andinos de la Primera Región de Chile, siendo entonces más probable una continuidad distribucional en la dirección Pica, Quillagua, desembocadura del Loa, costa de Chile, costa del Perú.

Adicionalmente, los análisis métricos desarrollados por Capetillo *et al.* (1992) presentan cierto grado de sesgo, dado que se basan solamente en la comparación de las poblaciones de *P. gerrhopygus* de La Huayca con aquellas de *P. "inaequalis"* de Antofagasta, sin incluir en sus evaluaciones las formas que atribuyeron a esta última especie, pero procedentes de Mamiña y La Huayca. Si *P. gerrhopygus* y *P. inaequalis* fuesen especies distintas, entonces sería razonable esperar que el estudio comparativo de poblaciones viviendo en simpatria hubiese determinado las especializaciones divergentes condicionadas por la selección natural (i.e. desplazamiento de caracteres ecológicos) para permitir la coexistencia de ambos linajes en un mismo sistema ecológico

(Coyne y Orr, 2004; Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005). Sin embargo, los resultados aquí expuestos muestran que no existen tales diferencias, al menos en la expresión de fenotipos. Los resultados cromosómicos merecen todavía más profundo análisis, dado que el cuarto par de macrocromosomas de su *P. inaequalis* no parece exhibir morfología subtlocéntrica en forma exclusiva, siendo necesario tener en cuenta también el peculiar número diploide encontrado para ambas formas, de $2n = 40$, el más alto documentado para el género (Capetillo *et al.*, 1992; Navarro *et al.*, 1981).

En conclusión, estos resultados permiten discrepar de la opinión de Capetillo *et al.* (1992) y de Núñez y Jaksic (1992), dado que las poblaciones de *Phyllodactylus* distribuidas en la costa de Chile y sur de Perú, y aquellas de los desiertos y oasis interiores, entre Mamiña y Calama-Quillagua, son atribuibles a una única especie, *P. gerrhopygus* (excepto el todavía enigmático *P. heterurus*, que parece distinto de *P. gerrhopygus*), con una variabilidad del diseño que tiene importante correlación con los distintos estados ontogenéticos. De esta forma, en Chile parecen existir al momento dos únicas especies del género *Phyllodactylus*: *P. gerrhopygus* de amplia distribución (ver resultados) y el enigmático *P. heterurus* restringido a Pica. *Phyllodactylus inaequalis* (de no ser un sinónimo de *P. lepidopygus*) se distribuiría al norte de Perú, concordando con los asertos de Dixon y Huey (1970) quienes consideraron improbable la presencia de esta especie en Chile.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece en forma especial a Herman Núñez, Museo Nacional de Historia Natural de Chile, por el estímulo y por los permanentes comentarios críticos. A José Navarro, Universidad de Chile, por permitir el examen de parte de las muestras. A Jorge Artigas, Minerva Contreras y Elvira Solar, quienes permitieron un detallado estudio de la colección de reptiles de la Universidad de Concepción. A los revisores anónimos por las valiosas sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

- CAPETILLO, J., I. NORTHLAND & P. ITURRA, 1992. Caracterización morfológica y cromosómica de *Phyllodactylus inaequalis* Cope y *P. gerrhopygus* (Wiegmann) (Gekkonidae). Nueva distribución geográfica en el norte de Chile. *Acta Zoológica Lilloana* 41: 219-224.
- 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 di Torino. 526 pp.
- COPE, E. D., 1876. *Report on the reptiles brought by Professor James Orton from the middle and upper Amazon and western Peru*. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (2)8: 159-188.
- COYNE, J. A. & H. A. ORR, 2004. *Speciation*. Sinauer Associates Inc. MA, USA. 480 pp.
- DIXON, J. R. y R. B. HUEY, 1970. Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. Los Angeles, *Co. Mus. Cont. Sci.* 192: 1-78.
- DONOSO-BARROS, R., 1966. *Reptiles de Chile*. Ed. Universidad de Chile, Santiago. 458 pp.
- DONOSO-BARROS, R., 1970. Catálogo herpetológico chileno. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 31: 49-124.
- FIELD, A., 2006. *Discovering statistics using SPSS*. Second Edition. Sage, London. 779 pp.
- NAVARRO, J., M. SALLABERRY, A. VELOSO & J. VALENCIA, 1981. Diversidad cromosómica en lagartos (Squamata – Sauria). I. Avances citotaxonómicos. Perspectivas de estudios evolutivos en Iguanidae. *Medio Ambiente* 5: 28-38.
- NÚÑEZ, H. & F. JAKSIC, 1992. Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 43: 63-91.
- NÚÑEZ, H., J. NAVARRO, C. GARÍN, D. PINCHEIRA-DONOSO & V. MERIGGIO, 2003. *Phrynosaura manueli* y *Phrynosaura torresi*, nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile (Squamata: Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 52: 67-88.
- NÚÑEZ, H., D. PINCHEIRA-DONOSO & C. GARÍN, 2004. *Liolaemus hajeki*, nueva especie de lagartija de Chile (Squamata, Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 53: 85-97.
- PETERS, J. A. & R. DONOSO-BARROS, 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians. *Bulletin United States National Museum* 297: 1-293,.. Washington.

- PINCHEIRA-DONOSO, D., 2005. Anfibios y reptiles de la Provincia de El Loa. Pp. 93-150. In G.M. Ramírez & D. Pincheira-Donoso (Eds.), *Fauna del Altiplano y Desierto de Atacama. Vertebrados de la Provincia de El Loa*. Phrynosaura Ediciones, Chile. 396 pp.
- PINCHEIRA-DONOSO, D., 2006. Los geckos de Chile (Scleroglossa, Gekkonidae, Gekkoninae). Parte I. Síntesis histórica de los estudios taxonómicos y sistemáticos. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 358: 3-11.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. & H. NÚÑEZ, 2003. *Liolaemus robertoi*, una nueva especie de Los Andes del norte de Chile perteneciente al grupo *ruibali* (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae). *Multequina, Latin American Journal of Natural Resources* 12: 1-15.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. & H. NÚÑEZ. 2005. *Las especies chilenas del género Liolaemus (Iguania, Tropicuridae, Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución*. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile. 486 pp.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. & G. M. RAMÍREZ, 2005. Desplazamiento de caracteres como evidencias de un posible caso de especiación simpátrica entre dos *Liolaemus* del grupo *jamesi* en la Provincia de El Loa, con la descripción de una nueva especie. Pp. 350-365. In G.M. Ramírez & D. Pincheira-Donoso (Eds.), *Fauna del Altiplano y Desierto de Atacama. Vertebrados de la Provincia de El Loa*. Phrynosaura Ediciones, Chile. 396 pp.
- SIMPSON-VUILLEUMIER, B. B., 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173: 771-780.
- VELOSO, A. & J. NAVARRO, 1988. Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 6: 481-539.

Recibido: 02/2006

Aceptado: 11/2006