

Sistemática y evolución de los anfibios de Chile¹

Systematics and Evolution of Amphibians from Chile

NELSON F. DIAZ*, ALBERTO VELOSO M.**

*Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Sede Oriente, Universidad de Chile. Santiago. Casilla 653, Santiago, Chile.

**Departamento de Biología Celular y Genética. Facultad de Medicina. Sede Norte. Universidad de Chile, Santiago.

(Recibido para publicación el 3 de diciembre de 1977)

DIAZ, N.F., VELOSO, M.A. Sistemática y evolución de los anfibios de Chile. (Systematics and evolution of amphibians from Chile). Arch. Med. Exper. 12:59-70, 1979.

A review of previous taxonomic arrangements, together with chromosomes and molecular evidences are used to give an up to date classification of Chilean amphibians. Thirty three species are recognized belonging to two major families, Leptodactylidae and Bufonidae. These species are grouped in the following genera: *Caudiverbera* (one species) *Telmatobufo* (two species),

Batrachyla (three species), *Eupsophus* (four species), *Hylorina* (one species), *Alsodes* (four species), *Telmatobius* (seven species), *Insuetophrynus* (one species), *Pleurodema* (three species), *Rhinoderma* (two species) and *Bufo* (five species). Intergeneric and intrageneric relationships between these taxa are pointed out.

AMPHIBIANS

SYSTEMATICS

EVOLUTION

El conocimiento de la fauna de Anfibios Chilenos ha recibido aportes significativos por las contribuciones de Molina, Bell, Guichenot, Günther, Philippi, Schneider y otros herpetólogos que, desde 1780 hasta comienzos de este siglo realizaron descripciones tipológicas de numerosas especies.

El conocimiento de los límites distribucionales, de la existencia de poblaciones estables en determinados ambientes biocenóticos, de información relativa a la variación interoblacional de caracteres, de datos de la fisiología y reproducción, así como una tesonera labor de recopilación bibliográfica y estudio de tipos y colecciones en museos del país y del extranjero permitieron a Ceñ (10) hacer una actualización de estos conocimientos.

Sin embargo, la casi inexistencia de colecciones locales y el hecho frecuente del depósito

de tipos en instituciones extranjeras dificultan los estudios taxonómicos. A esto se agregan características peculiares de esta fauna, como su alto endemismo, y en numerosas especies un alto grado de especialización ecológica que determina tamaños poblacionales y distribuciones geográficas restringidas. Esto puede explicar las descripciones de nuevas especies basadas en escaso número de ejemplares y los frecuentes cambios de ubicación genérica que se encuentran en las contribuciones sistemáticas de autores locales y extranjeros que se han ocupado del tema en los últimos quince años.

CRITERIOS DE ANÁLISIS Y SISTEMAS DE CLASIFICACIÓN

En el estudio de los Anfibios Chilenos, los criterios taxonómicos utilizados han estado en corres-

¹ Financiado parcialmente por los Proyectos 4297-R y B705-791, de la Universidad de Chile.

pondencia con la información biológica disponible. Una primera etapa, caracterizada por el interés de los taxónomos en descripciones de naturaleza tipológica, es superada con el advenimiento de los criterios poblacionales que centran el interés de los naturalistas en el estudio de la variación de caracteres. Sin embargo, hay ausencia de un método de análisis explicitado para construir los esquemas de clasificación.

Una tercera etapa es reconocible con la aplicación de elementos y conceptos de la Sistemática Filogenética (23). Las principales diferencias en las clasificaciones propuestas y actualmente utilizadas resultan de los criterios aplicados a los caracteres para la obtención de cladogramas (24, 30).

Esta aproximación cuenta sin embargo con serios detractores en una escuela diferente de clasificación representada por Mayr, Simpson y otros sistemáticos evolucionistas, cuyos esquemas de clasificación difieren en los postulados básicos para la construcción de los modelos filogenéticos. Estos modelos constituyen hipótesis que sólo pueden verse reafirmadas o rechazadas de manera indirecta mediante el aporte de nuevas evidencias (13).

Los principales propósitos de este trabajo son la entrega de una actualización detallada del ordenamiento taxonómico de las especies Chilenas de Anfibios y la discusión de esquemas de clasificación y evolución introduciendo antecedentes cromosómicos y moleculares.

MATERIALES Y METODOS

El análisis cromosómico se efectuó a dos niveles: estudio comparativo de los complementos diploides de 26 especies, y análisis comparativo de cariotipos bandeados en la Subfamilia Telmatobiinae. Los cromosomas se obtuvieron en animales metamorfoseados inyectados con colchicina al 1%, por aplastado de epitelio de córnea y/o suspensión celular de bazo y médula ósea. Las tinciones utilizadas fueron Orceína acética y Giemsa. Se realizaron mediciones de los cromosomas metafásicos sobre sus reproducciones fotográficas y se construyeron idiogramas. La nomenclatura para denominar los cromosomas es la propuesta por Levan y col. (28). El bandedo cromosómico se realizó adaptando y estandarizando técnicas descritas para Mamíferos, al uso en Anfibios anuros (50).

Se estudiaron las isoenzimas de Lactato Deshidrogenasa (LDH) de homogeneizados de cristalinios, separadas electroforéticamente en geles de poliacrilamida. Los geles se prepararon de acuerdo a Davis (14), modificando la concentración del gel separador al 6%. Se realizaron evaluaciones densitométricas de los geles. Se utilizaron animales pertenecientes a dieciocho especies, en la mayoría de las cuales se efectuó paralelamente la separación de isoenzimas fosforilantes de glucosa presentes en el hígado, mediante cromatografía de intercambio iónico (41).

RESULTADOS

Los resultados que se entregan comprenden un conjunto de treinta y tres especies, incluyendo las descritas con posterioridad a la revisión de Ceï (10) y una entidad aun no descrita que incluimos con la denominación *Alsodes sp.* (ver ** en Tabla II).

RESULTADOS CITOGENÉTICOS

La Tabla I contiene un resumen de características de los complementos diploides conocidos para las especies de Anfibios Chilenos, tanto de la información bibliográfica disponible como de nuestros resultados. En la figura 1 se muestran los idiogramas de 26 especies. Los complementos cromosómicos de *Eupsophus coppingeri*, *E. vanzolini*, *Telmatobius laevis* y *T. grandisonae* se desconocen. Estas son especies endémicas, de distribución muy restringida de acuerdo a las descripciones originales, y que probablemente en razón de tamaños poblacionales reducidos no han sido recientemente colectadas.

La existencia de un número diploide $2n = 22$ en nueve especies de la muestra, cinco de las cuales pertenecen al Género *Bufo*, tres al Género *Pleurodema* de la Subfamilia Leptodactylinae y *Alsodes nodosus* de la Subfamilia Telmatobiinae, determina que este no sea un carácter útil para reconocer agrupaciones naturales de estas especies. Quince especies de la Subfamilia Telmatobiinae tienen un cariotipo de 26 cromosomas, número que aparece como el más generalizado, también representado en el Género *Rhinoderma* de la Subfamilia Rhinodermatinae. Las tres especies restantes tienen números cromosómicos de 28, 30 y 34, que son los más altos en este grupo, y en el caso de *Alsodes sp.*, uno de los más altos reportados en Leptodactylidae. Estos tres cariotipos pueden caracterizarse además, por la disminución gradual en el tamaño de los cromosomas y por la presencia de cromosomas telocéntricos, numerosos en *Eupsophus roseus* y *Alsodes sp.* La variación cromosómica en el conjunto de las especies se refiere a diferencias en el número diploide, proporción de cromosomas grandes y pequeños, localización de constricciones secun-

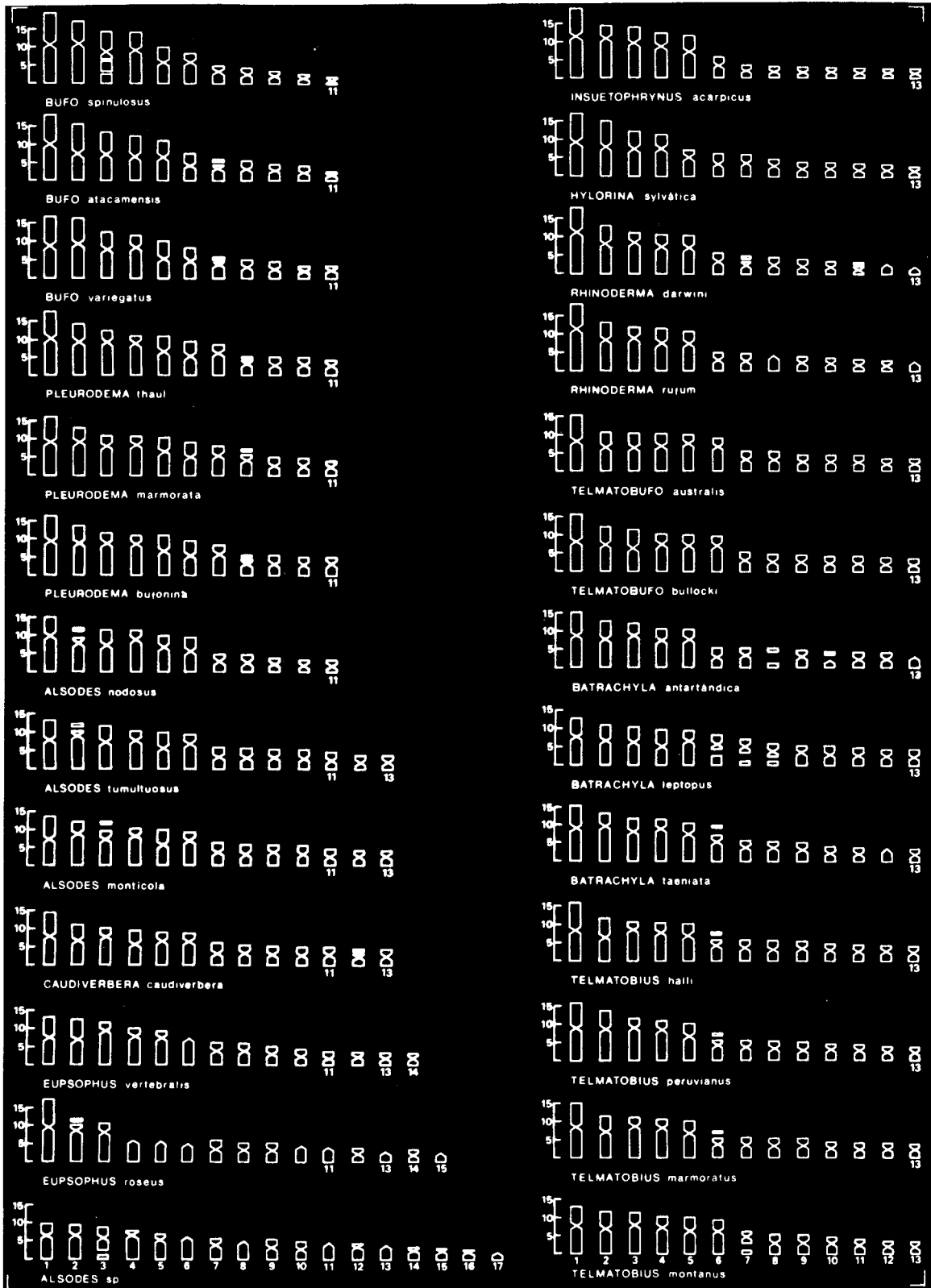


Fig. 1. Idiogramas. La escala permite determinar el % de cada par cromosómico en relación al complemento haploide.

TABLA I
Características cromosómicas de las especies de anfibios chilenos

Especies	2n	NF	Cromosomas	CS	Ref.
<i>Bufo spinulosus</i>	22	44	m. sm.	3	(7)
<i>Bufo chilensis</i>	22	44	m. sm.		Este trabajo
<i>Bufo atacamensis</i>	22	44	m. sm.	7	(7) Este trabajo
<i>Bufo rubropunctatus</i>	22	44	m. sm.		Este trabajo
<i>Bufo variegatus</i>	22	44	m. sm.	7	(7)
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	26	52	m. sm.	12	(9; 18; 27; 34; 50)
<i>Telmatobufo bullocki</i>	26	52	m. sm. st.		(52)
<i>Telmatobufo australis</i>	26	52	m. sm. st.		(18)
<i>Eupsophus roseus</i>	30	46	m. st. t.	2	(4; 6; 47)
<i>Eupsophus vertebralis</i>	28	54	m. sm. st. t.	—	(6; 47)
<i>Batrachyla leptopus</i>	26	52	m. sm. st.	6, 7, 8	(4; 6; 47)
<i>Batrachyla taeniata</i>	26	50	m. sm. st. t.	6	(4; 6; 47)
<i>Batrachyla antartándica</i>	26	50	m. sm. st. t.	8, 10	(4; 47)
<i>Hylorina sylvática</i>	26	52	m. sm.		(4)
<i>Alsodes monticola</i>	26	52	m. sm. st.	2	(47)
<i>Alsodes nodosus</i>	22	44	m. sm.	2	(6; 27; 50)
<i>Alsodes tumultuosus</i>	26	52	m. sm.	2	(26; 50)
<i>Alsodes sp.</i>	34	52	m. sm. st. t.	3	(25; 50) Este trabajo
<i>Telmatobius peruvianus</i>	26	52	m. sm.	6	(48) Este trabajo
<i>Telmatobius montanus</i>	26	52	m. sm.	7	(50) Este trabajo
<i>Telmatobius halli</i>	26	52	m. sm. st.	6	(48) Este trabajo
<i>Telmatobius marmoratus</i>	26	52	m. sm. t.	6	(48) Este trabajo
<i>Telmatobius pefauri</i>	26	52	m. sm.		(49) Este trabajo
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	26	52	m. sm. st.	6	(4; 25)
<i>Pleurodema thaul</i>	22	44	m. sm. st.	8,9	(3; 27; 44; 46; 47)
<i>Pleurodema marmorata</i>	22	44	m. sm. st.	8	(44)
<i>Pleurodema bufonina</i>	22	44	m. sm. st.	8	(3; 44)
<i>Rhinoderma darwini</i>	26	48	m. sm. st. t.	7, 11	(4; 8; 20; 45; 47)
<i>Rhinoderma rufum</i>	26	48	m. sm. st. t.		(20)

NF = Número Fundamental.

CS = Constricciones Secundarias.

darias y morfología de los pares homólogos representados.

La respuesta a la técnica de Bando C en los cariotipos de cinco especies telmatobínicas está representada en la figura 2. *Telmatobius montanus*, *Alsodes nodosus* y *A. tumultuosus* tienen una distribución semejante de sectores C positivos y al menos un par de cromosomas submetacéntricos con brazos cortos C positivos puede reconocerse como elemento común en sus cariotipos. Los cromosomas de *Caudiverbera caudiverbera* y *Alsodes sp.* tienen rasgos diferenciales notorios: Sectores C positivos restringidos a la zona del centrómero en todos los pares cromosómicos caracterizan a *C. caudiverbera* y la presencia de cromosomas t con centrómero

fuertemente C positivo caracterizan a *Alsodes sp.* En el par uno del cariotipo de *Alsodes nodosus* se reconoce mediante el Bando C., la adición de un segmento cromosómico en el brazo largo de ambos homólogos (26).

RESULTADOS MOLECULARES

El número de isoenzimas de LDH presentes en cristalinós varía entre dos y cinco en las diferentes especies de Anfibios. En la figura 3 están representados los densitogramas doce especies chilenas, cada una de las cuales está caracterizada por el número de isoenzimas y su distribución cuantitativa.

La información molecular de Hexoquinásas

hepáticas se resume de la siguiente manera: en el hígado de Anfibios pueden encontrarse cuatro Hexoquinazas, aunque en ninguna de las especies estudiadas existen simultáneamente más de tres, y sólo se encuentran las combinaciones de isoenzimas A.B.D. o C.B.D. (42). En la figura 4 se muestran los patrones cromatográficos de estas isoenzimas en doce especies chilenas de anuros, pertenecientes a ocho géneros: *Pleurodema*, *Rhinoderma*, *Bufo*, *Telmatobius* y *Alsodes* (part.) tiene un cromatograma A.B.D.; *Alsodes* (part.), *Eupsophus*, *Batrachyla* y *Caudiverbera* tienen un cromatograma C.B.D.

DISCUSION

Los géneros agrupados en Telmatobiinae constituyen de acuerdo a la evidencia fósil disponible, representantes actuales de una fauna de Leptodactylidos ya diversificados en el Terciario Inferior de la Patagonia (Oligoceno Inferior) (38). Los análisis cladísticos realizados en Leptodactylidae (16), (24), (30) y los planteamientos sistemático-evolutivos en Bufonidae (5), junto con los datos fósiles señalados para Telmatobiinae y los aportados para *Bufo* (40), contribuyen a señalar un carácter holofilético a cada una de estas agrupaciones. En el ordenamiento propuesto por Cei en 1962 se considera a *Bufo* en Chile representado por *B. variegatus* y cuatro subespecies del Grupo de *Bufo spinulosus*. Con posterioridad se han incorporado criterios moleculares por estudio de aminos biógenas así como de relaciones inmunológicas para señalar el carácter específico de cada una de estas entidades (11). El holofilatismo del Grupo *spinulosus* se reafirma por los estudios de compatibilidad genética (5) y particularmente por las evidencias cromosómicas (6), (7). La divergencia de *Bufo variegatus* respecto al Grupo *spinulosus* se refuerza por sus caracteres osteológicos (32). La discusión sistemática se centra fundamentalmente en Leptodactylidae; las proposiciones sistemáticas de Lynch (29), (30) incluyen en Telmatobiinae un total de veinticinco géneros. A estos debe agregarse el Género *Alsodes* (Bell, 1843), revolidado por Gallardo (21).

EL APORTE DE LOS CRITERIOS CROMOSÓMICOS

El número diploide, la morfología y las cons-

tricciones secundarias, junto con la distribución de heterocromatina constitutiva (bandas C) son los parámetros citogenéticos considerados en el análisis cromosómico. Los idiogramas de la figura 1 muestran la escasa variación intragenérica de las especies de *Telmatobius*, *Telmatobufo*, *Rhinoderma* y *Pleurodema*. Las especies de *Batrachyla* difieren en las constricciones secundarias. Además, el cariotipo de *B. leptopus* está constituido solamente por cromosomas bibrachiados, en tanto que en *B. antartándica* el par 11 y en *B. taeniata* el par 12 son telocéntricos. La mayor variación cromosómica entre los Leptodactylidos analizados ocurre en los géneros *Eupsophus* y *Alsodes*. En Telmatobiinae los números diploides $2n = 22$ de *Alsodes nodosus* y $2n = 34$ de *Alsodes sp.* constituyen excepciones. Sin embargo, la unidad genérica de *Alsodes* ha sido demostrada parcialmente mediante el análisis de cariotipos bandeados (50). De acuerdo a la evidencia disponible, en el Género *Alsodes* concurren posiblemente dos mecanismos responsables de la modificación del NF (NF = Número Fundamental de brazos cromosómicos (33)). Los cromosomas grandes de *A. nodosus*, en particular el par uno, presentan en sus brazos largos evidencias de traslocaciones (banda C intercalar en el brazo largo de ambos homólogos); este mecanismo de reordenamiento podría dar cuenta de la disminución del número de pares pequeños a partir de un cariotipo $2n = 26$ o de mayor número, similar al que presenta *A. tumultuosus*. Otro mecanismo participante de la modificación del NF puede ser el crecimiento de brazos por adición de heterocromatina constitutiva, como ha sido propuesto en Mamíferos (39).

La distribución de heterocromatina constitutiva en *Telmatobius montanus* (Fig. 2) muestra, al igual que en las especies de *Alsodes*, brazos completos C positivos. Una modificación del NF por mecanismos semejantes en especies de *Alsodes* y *Telmatobius* avala una relación intergenérica. Las posibles relaciones intergenéricas de *Alsodes* y *Eupsophus* aún no han sido determinadas mediante bandedo. Sin embargo, la relación telmatobínica de estas especies puede sugerirse si se comparan los cariotipos con altos números cromosómicos y presencia de pares telocéntricos de *Eupsophus vertebralis*, *E. rooseus* y *Alsodes sp.*



Fig. 2. Distribución de Heterocromatina constitutiva en especies de telmatobiinae.

CRITERIOS MOLECULARES

Los resultados de nuestro estudio comparativo de LDH de cristalinós pueden ser un aporte taxonómico ya que cada especie estudiada presenta un patrón característico (Fig. 3), dando al sistema un alto grado de resolución. Otro aspecto importante resulta de considerar las similitudes al nivel supraespecífico; dos especies de *Pleurodema* tienen densitogramas muy similares, sólo diferenciables si se considera la expresión cuantitativa de cada isoenzima. Dos especies del Género *Batrachyla* aparecen diferentes en cuanto a este fenotipo, en concordancia con la divergencia cariológica del género. Dos especies de *Telmatobius* tienen patrones muy similares (*T. peruvianus* no se muestra), en tanto que *T. montanus* diverge mostrando un fenotipo que tiene similitud al que presentan las especies de *Alsodes*. Esta situación concuerda con las afinidades cariológicas de *T. montanus*. El fenotipo de LDH también agrupa naturalmente a las especies de *Alsodes* reforzando la identidad del género frente a *Eupsophus*. *Bufo variegatus*, *B. atacamensis* (también *B.*

chilensis y *B. spinulosus* que no se muestran) tienen entre sí una alta identidad del patrón electroforético. Ambas especies del Género *Rhinoderma* (*R. rufum* no se muestra) son más similares entre sí que a otras categorías. *Caudiverbera* presenta también un fenotipo característico no compartido.

Los resultados obtenidos en el enfoque comparativo de Hexoquinásas hepáticas no tienen el mismo valor taxonómico que asignamos al sistema de LDH. Sólo es posible reconocer dos tipos de cromatogramas en las especies estudiadas. Sin embargo, algunas afinidades genéricas pueden discutirse a este nivel. Las especies de los géneros *Alsodes* y *Telmatobius*, con excepción de *Alsodes sp.* tienen un cromatograma del tipo A.B.D. diferente al encontrado en *Eupsophus* y *Caudiverbera*.

Basados en las evidencias cromosómicas y moleculares presentadas, que interpretan la validez de algunas agrupaciones supraespecíficas, proponemos la Clasificación que se señala en la tabla II. En esta tabla se indican (*) las especies descritas con posterioridad a 1962:

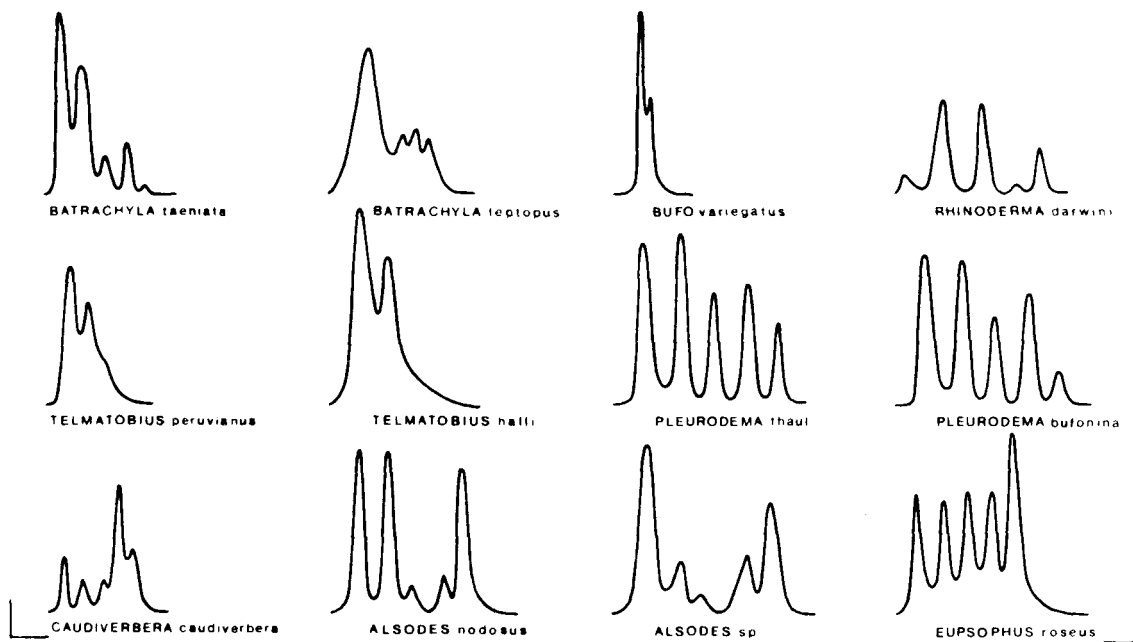


Fig. 3. Densitogramas de lactato deshidrogenasa de cristalino (Inscripción de las isoenzimas en el densitograma de izquierda a derecha).

Telmatobufo australis (17), *Eupsophus vanzolinii* (15), *Batrachyla antartandica* (1), *Alsodes tumultuosus* (26), *Telmatobius pefauri* (49), *T. grandisonae* (31), *Insuetophrynus acarpicus* (2). Se agregan a estas *Rhinoderma rufum* (19), denominación actual de *Heminectes rufus* (35), y *Alsodes sp.***.

En conjunto, las especies contenidas en esta clasificación tienen algunas características importantes de señalar para un análisis global. A pesar del incremento que puede observarse en el número de especies y géneros respecto a la clasificación de Cei (10), esta fauna puede seguir siendo considerada de tamaño reducido. Los géneros representados, con excepción de *Telmatobius*, *Pleurodema* y *Bufo*, que se distribuyen también en otras regiones faunísticas, están caracterizados por su endemismo y son taxa poco diversificados.

La clasificación propuesta considera tres Subfamilias en Leptodactylidae. Telmatobiinae contiene ocho géneros, destacando la validez de *Alsodes* como entidad genérica independiente. La Subfamilia Leptodactylinae sólo incluye al género *Pleurodema*, que presenta afinidades con especies de *Eupsophus*, lo que establece su primitividad en esta Subfamilia. La Subfamilia

Rhinodermatinae (22) ha sido propuesta como familia monogenérica Rhinodermatidae, afin al complejo Atelopodido-Bufonoide (30). En trabajos anteriores (45) hemos compartido, sobre la base de los caracteres cromosómicos, el criterio de inclusión de *Rhinoderma* en Leptodactylidae (45).

CONSIDERACIONES SISTEMÁTICO-EVOLUTIVAS EN LEPTODACTYLIDAE. GENERALIZACIONES

Las relaciones evolutivas de algunos géneros de Leptodactylidos se resumen en la figura 5. Este esquema se ha construido utilizando principalmente las evidencias cromosómicas y la representación de los patrones de Hexoquinasa. Las diversas etapas en la diferenciación de estas especies se basan en los antecedentes paleontológicos existentes y también en información relativa a los cambios vegetacionales y climáticos del sur de Sudamérica, que han permitido desarrollar un modelo biogeográfico que da cuenta de la dispersión y diferenciación del género *Pleurodema* (16).

Los géneros *Insuetophrynus*, *Hylorina* y *Telmatobufo* no han sido incorporados en el esquema

TABLA II

Clasificación de los anfibios chilenos

<i>Familia Bufonidae</i>	
Género <i>Bufo</i>	Laurenti, 1768
<i>Bufo spinulosus</i>	Wiegman, 1835
<i>Bufo chilensis</i>	Tschudi, 1838
<i>Bufo rubropunctatus</i>	Guichenot, 1854
<i>Bufo atacamensis</i>	Cei, 1961
<i>Bufo variegatus</i>	Günther, 1870
<i>Familia Leptodactylidae</i>	
<i>Subfamilia Telmatobiinae</i>	
Género <i>caudiverbera</i>	Laurenti, 1768
<i>Caudiverbera caudiverbera</i>	Linnaeus, 1758
Género <i>Telmatobufo</i>	Schmidt, 1952
<i>Telmatobufo bullocki</i>	Schmidt, 1952
<i>Telmatobufo australis</i>	Formas, 1972*
Género <i>Eusophus</i>	Fitzinger, 1843
<i>Eusophus roseus</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Eusophus coppingeri</i>	Gunther, 1881
<i>Eusophus vertebralis</i>	Grandison, 1961
<i>Eusophus vanzolinii</i>	Donoso-Barros, 1974*
Género <i>Batrachyla</i>	Bell, 1843
<i>Batrachyla leptopus</i>	Bell, 1843
<i>Batrachyla taeniata</i>	Girard, 1854
<i>Batrachyla antartándica</i>	Barrio, 1967*
Género <i>Hylorina</i>	Bell, 1843
<i>Hylorina sylvática</i>	Bell, 1843
Género <i>Alsodes</i>	Bell, 1843
<i>Alsodes nodosus</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Alsodes monticola</i>	Bell, 1843
<i>Alsodes tumulosus</i>	Veloso y col., 1977*
<i>Alsodes sp. **</i>	Veloso y col., 1977*
Género <i>Telmatobius</i>	Wiegman, 1835
<i>Telmatobius peruvianus</i>	Wiegman, 1835
<i>Telmatobius marmoratus</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Telmatobius montanus</i>	Lataste, 1897
<i>Telmatobius laevis</i>	Philippi, 1902
<i>Telmatobius halli</i>	Noble, 1938
<i>Telmatobius grandisonae</i>	Lynch, 1975*
<i>Telmatobius pefauri</i>	Veloso y Trueb, 1976*
Género <i>Insuetophrynus</i>	Barrio, 1970
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	Barrio, 1970*
<i>Subfamilia Leptodactylinae</i>	
Género <i>Pleurodema</i>	Tschudi, 1838
<i>Pleurodema thaul</i>	Garnot y Lesson, 1826
<i>Pleurodema marmorata</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Pleurodema bufonina</i>	Bell, 1843
<i>Subfamilia Rhinodermatinae</i>	
Género <i>Rhinoderma</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Rhinoderma darwini</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Rhinoderma rufum</i>	Philippi, 1902*

*Especies descritas con posterioridad a 1962.

**Esta especie, recientemente colectada (Nahuelbuta), y cuya descripción formal está en etapas de redacción, se agrega a la lista por considerarla de interés en el análisis.

por carecer de información relacionada con sus respectivos sistemas de Hexoquinasas y la diferenciación longitudinal de sus cromosomas. *Insuetophrynus acarpicus*, a pesar de su condición firmisternia, presenta desarrollo de caracteres sexuales secundarios en los machos y una estructura del oído medio (atrofia), semejante a las especies de *Alsodes*. Una posible relación intergenérica entre *Alsodes* e *Insuetophrynus* también se ve avalada por la distribución geográfica de este último, restringida al bosque de *Nothofagus* y por sus cromosomas, cuyo número y morfología no difieren de *Alsodes* ($2n = 26$). La condición firmisternia de *Insuetophrynus acarpicus* es una excepción en Telmatobiinae, cuyas restantes especies son todas arcíferas y con los epicoracoides superpuestos. La fusión de los epicoracoides sería una condición derivada para el caso particular de esta especie.

Las relaciones intergenéricas de *Telmatobufo* en Telmatobiinae han sido sugeridas en relación con las semejanzas del cariotipo, con *Caudiverbera* y *Telmatobius* (18), (30), (52). Sin embargo, hemos señalado que las especies de estos dos últimos géneros difieren tanto por sus patrones de Hexoquinasas como por la modalidad de distribución de heterocromatina constitutiva. En ausencia de estos antecedentes para *Telmatobufo*, si bien su adscripción a Telmatobiinae no se discute, una posible estrecha relación con *Caudiverbera* y o *Telmatobius* requiere de mayores antecedentes.

El análisis de conjunto de los cariotipos sugiere que la posesión de un complejo cromosómico común de $2n = 26$ es indicativo de la "raigambre telmatobínica" de estas especies (4). Esta afirmación no considera la heterocromatina constitutiva como parámetro citogenético. En especies de los géneros de Telmatobinos, con la excepción posiblemente de *Eupsophus* y *Caudiverbera*, la distribución de la heterocromatina constitutiva muestra la existencia de un mecanismo de adición de material C positivo responsable del crecimiento de nuevos brazos cromosómicos y consiguiente modificación del NF.

Las diferencias cromosómicas de *C. caudiverbera* aportan un antecedente más en relación con su aislamiento genérico en Telmatobiinae (Fig. 2), como también es evidente al analizar su osteología (36), sus relaciones inmunológicas (12) y su comportamiento agresivo (51). La inclusión de este género monofilético en Telmatobiinae resta

uniformidad a esta Subfamilia y sólo es posible considerarla si se acepta la aparición de una línea filética $2n = 26$ en una etapa muy primitiva de la diferenciación del grupo y posiblemente en correspondencia con una primera radiación adaptativa. Por los antecedentes fósiles que se disponen, esta primera radiación adaptativa ya se habría completado en el Terciario Inferior (Oligoceno). En esta primitiva radiación, correspondiente a un tronco leptodactílido ancestral, también estarían representadas especies del género *Eupsophus* y posiblemente *Batrachyla*. A diferencia de *Caudiverbera*, estos dos últimos géneros son diversificados y lo mismo ocurre con los géneros andinos *Telmatobius* y *Alsodes*. Para estos últimos no hay registro fósil, si bien *Neoprocoela* (38) ha sido considerado afín a *Telmatobius* (30).

En atención a los números cromosómicos representados, la diversificación de los géneros analizados se habría producido de manera secuencial. El proceso de reducción cromosómica mostraría una progresión a partir de especies con alto número cromosómico a números diploides $2n = 26$ y $2n = 22$ (Figs. 4 y 5).

En cuanto a la distribución del patrón de Hexoquinasas en Vertebrados, se ha señalado (41) que el patrón C.B.D. está presente en diversas familias de anuros, comprendiendo las más antiguas y también en Leptodactylidae (part.). Esto determinaría el reconocimiento en las especies actuales de estos grupos, de un carácter ancestral en la filogenia del Orden. El patrón A.B.D. de las especies de algunos géneros de Leptodactylidae y de las especies del género *Bufo*, representaría una condición derivada.

Los cuatro grupos mayores considerados en este trabajo: Leptodactylinae, Telmatobiinae, Rhinodermatinae y *Bufo*, comparten la ocurrencia del patrón ABD. El patrón de Hexoquinasas en *Pleurodema*, constituye un antecedente más de la estrecha relación de este género primitivo de Leptodactylinae (24) con el grupo telmatobino con patrón ABD, como ha sido señalado con anterioridad (16), (30). La historia de la diferenciación y dispersión de *Pleurodema* puede ser trazada a partir del Oligoceno. El antecedente que permite suponer la existencia de *Pleurodema* en el Terciario Inferior es la existencia de fósiles de *Eupsophus*, telmatobino que osteológicamente se relaciona con *Pleurodema* (16), (30).

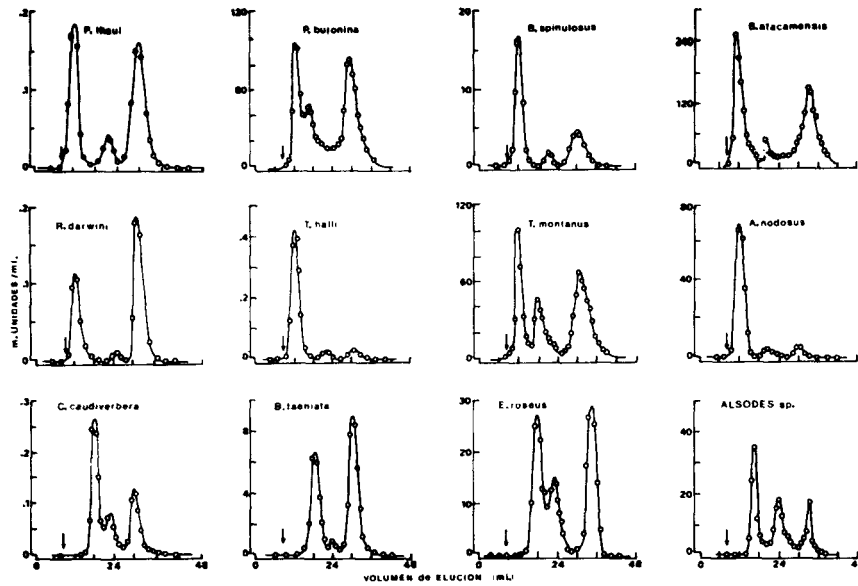


Fig. 4. Cromatogramas de Hexoquinasas hepáticas. Las flechas muestran el comienzo de la gradiente de elución.

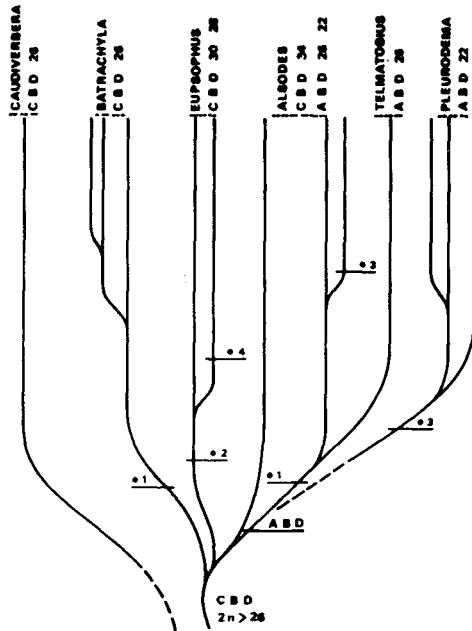


Fig. 5. Relaciones intergenéricas en Leptodactylidae. *y los números 1 a 4 indican cambios cromosómicos a $2n = 26$, $2n = 30$, $2n = 22$ y $2n = 28$ respectivamente.

El único género de Telmatobiinae en que ambos fenotipos de Hexoquinasas están presentes es *Alsodes*, (*Alsodes sp.* con fenotipo CBD) lo que posiblemente señala que la transición del patrón CBD a ABD en Leptodactylidae puede haber tenido lugar en *Alsodes*.

El patrón ABD también está presente en *Rhinoderma* y *Bufo*. El significado de que en estos géneros concorra un patrón similar de Hexoquinasas podría reforzar la relación de *Rhinoderma* con el complejo Atelopódido-Bufonoide. Además, la concurrencia simultánea de este carácter tanto en Leptodactylidae como en Bufonidae estaría en concordancia con la proposición, generalmente aceptada, que los Bufonidos constituyen una rama colateral originada a partir de un grupo leptodactiloideo primitivo.

SUMMARY

Since Cei's (1962) Batracios de Chile, no other attempt to propose a taxonomic arrangement of Chilean amphibian species has been done. During last fifteen years, new species has been described and new biological information concerning these taxa become available.

The aim of this work is to give a review of the taxonomic status of Chilean amphibians. Chromosomal and molecular evidence are proposed for a first time as valid criteria to pointed out intergeneric and intrageneric relationships of these particular fauna.

Diploid number, chromosome morphology and structural features of karyotypes, such as secondary constrictions and distribution of constitutive heterochromatin (C bands) of certain species, were the chromosomal parameters considered. LDH and Hexokinase isoenzyme patterns were the molecular evidences.

Chromosome and LDH, show variability at the specific level. Most species has its own karyotype features and LDH isoenzyme pattern, giving these systems a high degree of taxonomic resolution. Hexokinase isoenzyme pattern is less variable. Only two types different chromatograms are represented. In *Alsodes* genus (Telmatobiinae) both chromatograms are present.

Thirty three amphibian species are recognized. Bufonidae is represented by genus *Bufo* with five species. Three suprageneric arrangements of Leptodactylidae, give account of remaining species.

They are Leptodactylinae, genus *Pleurodema* with three species, Telmatobiinae, represented by eight genera, *Alsodes*, *Eupsophus*, *Batrachyla*, *Telmatobufo*, *Hylorina*; *Telmatobius*, *Insuetophrynus* and *Caudiverbera*, with a total of twenty five species and Rhinodermatinae, genus *Rhinoderma* with two species.

REFERENCIAS

- BARRIO, A., Physis 27(74):101, 1967.
- BARRIO, A. Physis 28:95, 1970.
- BARRIO, A., RINALDI DE CHERI, P. Physis 30:309, 1970.
- BARRIO, A. RINALDI DE CHERI, P. Physis 30(81):673, 1971.
- BLAIR, W.F. en: Evolution of the Genus Bufo. W.F. Blair Ed. p. 91-101. Univ. of Texas, Press, 1972.
- BOGART, J.P., Cytogenetics 9:369, 1970.
- BOGART, J.P., en: Evolution of the Genus Bufo. W.F. Blair Ed. p. 171-195. Univ. of Texas Press, 1972.
- BOGART, J.P., en: Evolutionary Biology of the Anurans. James Vial Ed. p. 337-349. Univ. of Missouri Press, 1973.
- BRUM-ZORRILLA, N., SÁEZ, F.A., Experiencia 24:969, 1968.
- CEI, J.M., Batracios de Chile, Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago, 1962.
- CEI, J.M., ERSPAMER, V. Actas III Congreso Latinoamericano de Zoología. Santiago, Chile, 1965.
- CEI, J.M., Acta Zoológica Lilloana 27:181, 1970.
- CRACRAFT, J., Syst. Zool. 23:71, 1974.
- DAVIS, B.J., Annals N. York Acad. Sci. 121 Art. 2:404, 1964.
- DONOSO BARROS, R., Bol. Soc. Biol. Concepción 48:217, 1974.
- DUELLMAN, W.E., VELOSO, A., Ocas. Papers of the Mus. Nat. Hist. The Univ. of Kansas, 64:1, 1977.
- FORMAS, J.R., J. of Herpetology, 6(1):1, 1972.
- FORMAS, J.R., ESPINOZA, N.D., Herpetológica, 31(4):429, 1975.
- FORMAS, R., PUGIN, E., JORQUERA, E., Physis, 34(89):147, 1975.
- FORMAS, J.R., Experientia, 32:1000, 1976.
- GALLARDO, J.M., Neotrópica, 16:73, 1970.
- GRIFFITH, I., Proc. Zool. Soc., 132:457, 1959.
- HENNING, W., Elementos de una Sistemática Filogenética, EUDEBA, 1968.
- HEYER, W.R., Smithsonian Contributions to Zoology N° 199, 1975.
- ITURRA, P., VELOSO, A. Res XVIII Reunión Anual Soc. Biol. Chile. 71 R 25, 1975.
- ITURRA, P., VELOSO, A., Res. III Congreso Latinoamericano de Genética, p. 39 (Abstract), 1977.
- KURAMOTO, M., Bull. Inknoka Univ. 21:133, 1971.
- LEVAN, A., FREDGA, K., SANDBERG, A.A., Hereditas 52:201, 1964.
- LYNCH, J.D., Herpetológica, 24(3):255, 1968.
- LYNCH, J.D., Univ. of Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., 53:1, 1971.
- LYNCH, J.D., Bull. South California Acad. Sci., 74(3):160, 1975.
- MARTÍN, R.F., en: Evolution of the Genus Bufo. W.F. Blair Ed. p. 37-70, 1972.
- MATTHEY, R., Experientia, 1:50, 1945.
- MORESCALCHI, A., en: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. A.B. Chiarelli and E. Capanna Eds. p. 233-347, 1973.
- PHILIPPI, R.A., Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física y Política de Chile de don Claudio Gay, Stgo. Chile, 1902.
- REIG, O., Actas y Trab. I Congreso Sudamericano de Zoología, 4:113, 1959.
- SÁEZ, F.A., VENEGAS, W., Chromosome Information Service N° 13, 1972.
- SCHAEFFER, B., Bull. Amer. Nat. Hist., 93:47, 1949.
- STOCK, A., HSU, T.C., Chromosoma, 43:211, 1973.
- THEN, J., Amerc. Midl. Nat., 67:(1):157, 1962.
- URETA, T., en: Isozymes III Developmental Biology Academic Press, p. 575-601, 1975.
- URETA, T., RADOJKOVIC, J., DÍAZ, N., SLEBE, J.C., LOZAN C., Arch. of Biochem. and Biophys., 186(2):235-247, 1978.
- VELOSO, A., GALLEGUILLOS, R., DÍAZ, N., Res. III Jornadas Argentinas de Zoología. p. 24-25 (Abstract), Mendoza, 1972.
- VELOSO, A., DÍAZ, N., GALLEGUILLOS, R. Anales Mus. Hist. Nat. Valpo., 6:49, 1973.

45. VELOSO, A., DÍAZ, GALLEGUILLOS, R., Anales Mus. Hist. Nat. Valpo., 6:57, 1973.
46. VELOSO, A., GALLEGUILLOS, R., DÍAZ, M., Caryología, 26:69, 1973.
47. VELOSO, A., GALLEGUILLOS, R. DÍAZ, N., Anales Mus. Hist. Nat., Valpo., 7:297, 1974.
48. VELOSO, A., ITURRA, P., Res. XVII Reunión Anual Soc. Biol. Chile. 114 R 73, 1974.
49. VELOSO, A., TRUEB, L., Occas. Papers of the Mus. of Nat. Hist. Kansas, 62:1, 1976.
50. VELOSO, A., Procc. Sem. y III Congreso Latinoamericano de Genética, Montevideo, 188, 1977.
51. VELOSO, A., Herpetológica, 33:434, 1977.
52. VENEGAS, W., Bol. Soc. Biol. Concepción, 49:71, 1975.

Con posterioridad a la entrega de este manuscrito, Formas ha descrito *Eupsophus migueli*, nueva especie de Mehuin-Valdivia. (Formas, J.R. Studies on Neotropical Fauna and Environment 13:1, 1978). Entre los animales utilizados para estudiar LDH de cristalinos se incluyó *Eupsophus* de Mehuin, por lo que el densitograma que en la Figura 3 se atribuye a *E. roseus* corresponde a *E. migueli*.