

ISSN 0326 - 551X (impresa)  
ISSN 1852 - 5768 (en línea)

# CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA

VOLUMEN 28 - NUMERO 2 - SEPTIEMBRE 2014

[ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/](http://ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/)



Revista de la  
Asociación Herpetológica Argentina

Volumen 28 - Número 2 - Septiembre 2014

# CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA

**Revista de la Asociación Herpetológica Argentina**

# Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae

Cristian Simón Abdala<sup>1</sup>, Andrés Sebastián Quinteros<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y Cátedra de Biología de la Conservación, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (IML), Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 251. 4000- Tucumán. Argentina..

<sup>2</sup> Cátedra de Sistemática Filogenética – Cátedra de Zoología General. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO) - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Avenida Bolivia 5150. 4400. Salta.

Recibido: 19 Marzo 2013

Revisado: 12 Septiembre 2013

Aceptado: 28 Octubre 2013

Editor Asociado: J. Goldberg  
(Comisión Directiva AHA)

## RESUMEN

La Familia Liolaemidae, integrada por los géneros *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*, es la familia más diversa del sector sur de Sudamérica, y ha experimentado un crecimiento imponente en los últimos 30 años. Numerosos estudios relacionados a las diferentes ramas de la Biología se han realizado con los géneros y especies que integran Liolaemidae. Sin embargo los avances taxonómicos y filogenéticos son los más evidentes. El género *Liolaemus*, es el segundo género más diverso dentro de Iguania y su número de taxa aumenta considerablemente año tras año. El género *Phymaturus* presenta una diversidad intermedia dentro de la familia, pero en la última década ha casi triplicado su diversidad específica. Debido a la gran diversidad que presenta la familia, desde sus comienzos los arreglos taxonómicos y propuestas filogenéticas han sido cuantiosas, multiplicándose en los últimos años. Es indudable que la creación de la Asociación Herpetológica Argentina en 1983 produjo un avance fundamental en el estudio y conocimiento de la Herpetofauna Argentina, y esto se ve reflejado claramente en la familia Liolaemidae. En este trabajo se realiza una síntesis y actualización taxonómica y filogenética de la familia Liolaemidae, haciendo énfasis en los principales trabajos y avances en los últimos 30 años en la República Argentina.

Palabras clave: Liolaemidae; *Ctenoblepharys*; *Liolaemus*; *Phymaturus*; Filogenia.

## ABSTRACT

The Liolaemidae family, it is formed by the genera *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* and *Phymaturus*. Is the most diverse family of south Southamerica, and has experienced an impressive growth in the last 30 years. Many studies related to different disciplines within Biology have been carrying out using genera and species which are members of Liolaemidae. Nevertheless, taxonomic and phylogenetic results are the most evident. The genus *Liolaemus* is the most diverse of Iguania, and its number of taxa grows up considerably year after year. *Phymaturus* shows an intermediate diversity inside the family. However in the last decade, has tripled its species diversity. Owing to the diversity of the family, there have been proposed many taxonomic arrangement and phylogenetic proposals. Is unquestionable that the creation of the Asociación Herpetológica Argentina in 1983, generate a fundamental advance in the study and knowledge of Herpetofauna from Argentina, and those is reflexed in the knowledge of Liolaemidae. In this work, we perform a taxonomic and phylogenetic update and review of the family Liolaemidae, emphasizing in the main papers of the last 30 years in Argentina.

Key words: Liolaemidae; *Ctenoblepharys*; *Liolaemus*; *Phymaturus*; Phylogeny.

## Introducción

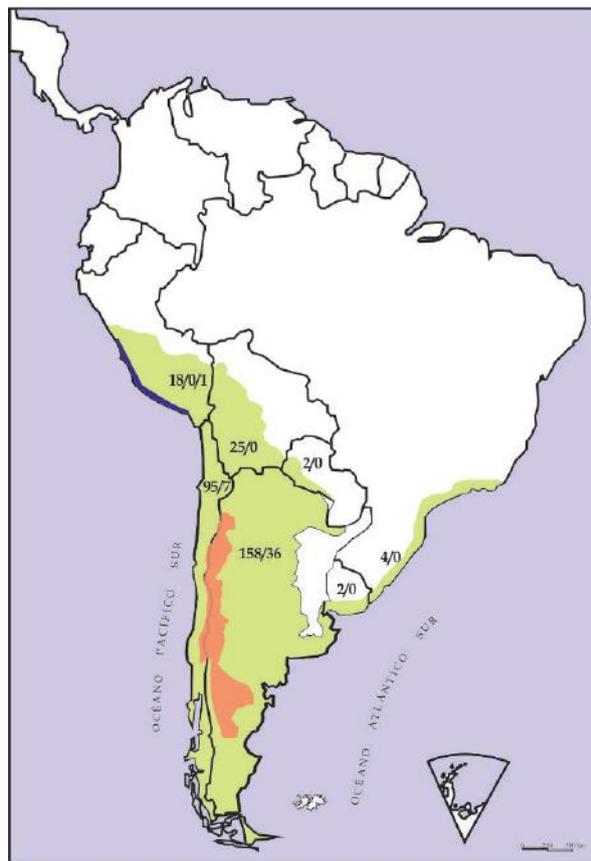
Los reptiles Squamata están presentes en todas las regiones fitogeográficas de la Argentina, ocupando los más diversos ambientes en numerosos lugares de Sudamérica, generalmente con condiciones climáticas hostiles para la mayoría de los ectotermos. Los Squamata más representativos de Sudamérica son los integrantes de la familia Liolaemidae (Frost *et al.*, 2001; Townsend *et al.*, 2012, Pyron *et al.*, 2013 ver más abajo). Los liolaemidos están divididos en tres linajes naturales, géneros, denominados: *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus* Etheridge, 1995; Schulte *et al.*, 2000). La familia Liolaemidae se encuentra latitudinal y altitudinalmente ampliamente distribuida en Sudamérica, habitando diversos ecosistemas de Argentina, Perú, Bolivia, Chile, Paraguay, Uruguay y Brasil (Fig. 1). Altitudinalmente se distribuye desde las costas de los océanos Atlántico y Pacífico hasta los 5176 m s.n.m., en la Cordillera de los Andes (Aparicio y Ocampo, 2010).

La familia Liolaemidae exhibe una evidente asimetría respecto al número de especies dentro de cada género que la componen (Fig. 1). El género *Ctenoblepharys*, en extremo, es monoespecífico y su único representante, *Ctenoblepharys adspersa*, es endémico de las costas arenosas del centro este de Perú (Etheridge, 1995). Por su parte, *Phymaturus* tiene una diversidad intermedia dentro de la familia, que está compuesta por 43 especies (Lobo *et al.*, 2010a, 2012a, b, c, d, 2013; Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013; Lobo *et al.*, 2013; Troncoso-Palacios *et al.*, 2013). Finalmente, *Liolaemus* supera ampliamente a los otros dos géneros, englobando cerca del 88% de la diversidad específica de Liolaemidae (Etheridge y Frost, 2010) con 257 especies (este recuento se actualizó de Etheridge y Frost, 2010, el día 15 de octubre de 2013).

En la Argentina la Familia Liolaemidae está representada por los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus*, constituyendo el 72.4% (teniendo en cuenta la composición de la herpetofauna en la actualidad) del total de los saurios del país (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013). En Argentina los liolaemidos están presentes en todas las provincias a excepción de Misiones (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013). Dentro del gran conjunto de liolaemidos en Argentina, el género *Phymaturus* está representado por 36 especies, mientras que los *Liolaemus* presentan 158 especies, representando el 58.8% (teniendo en cuenta la composición de la herpetofauna en la actualidad)

del total de las especies de lagartijas en la Argentina (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013).

El género *Liolaemus* incluye lagartijas de pequeño y mediano tamaño y es el segundo grupo de iguanios con mayor diversidad específica a nivel mundial. Posee 257 especies válidas (Lobo *et al.*, 2010b; Etheridge y Frost, 2010; Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013, este trabajo) y en este aspecto es solamente superado por el género *Anolis*. En la Argentina los *Liolaemus* encuentran su mayor diversidad en ambientes de climas áridos, especialmente en el sector cordillerano occidental, constituyendo entidades fundamentales para la actividad de los ecosistemas que habitan (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013). Estos datos quedan evidenciados en el análisis que muestra las provincias con mayor



**Figura 1.** Mapa de Sudamérica donde se observa la distribución de los géneros representantes de la Familia Liolaemidae. El área sombreada en azul corresponde a la distribución de *Ctenoblepharys*. El área sombreada en verde corresponde a la distribución de *Liolaemus*. El área sombreada en rojo corresponde a la distribución de *Phymaturus*. Los números incluidos en la figura representan el número de especies de cada género (*Liolaemus/Phymaturus/Ctenoblepharys*) dentro de cada país.



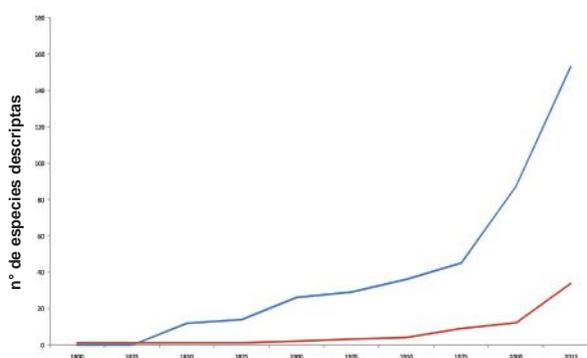
1990; Sállica y Halloy, 2009; Schulte *et al.*, 2004; Semhan *et al.*, 2013; Tulli *et al.*, 2011, 2012; Valdecantos y Lobo, 2007; Valdecantos *et al.*, 2007, 2013; Vega *et al.*, 1997; Vega y Bellagamba, 2005; Vidal *et al.*, 2005; Villavicencio *et al.*, 2003, 2007; entre otros). Pero sin lugar a dudas ha sido la taxonomía y la sistemática la cual ha llevado la delantera en cuanto a estudios relacionados a la familia Liolaemidae, y especialmente en los *Liolaemus*.

El género *Phymaturus* representa un grupo de vertebrados con distribución restringida, y endémicos de la región árida del sudoeste de Sudamérica (Díaz Gómez, 2011), viviendo en su mayoría en los Andes y en áreas de las mesetas Patagónicas y de la Puna. Específicamente se distribuye a lo largo de los Andes, al oeste de la Argentina y este de Chile, entre los paralelos 26° y 45°30' (entre las provincias de Chubut y Catamarca en la Argentina)(Fig. 1). La mayoría de las especies de *Phymaturus* tienen un marcado endemismo, que en algunos casos constituyen microendemismos muy evidentes. Es un grupo con numerosas especializaciones anatómicas, etológicas, fisiológicas y ecológicas (Boretto *et al.*, 2006, 2007; Cruz *et al.*, 2009, 2011; Espinoza *et al.*, 2004; Iburgüengoytía, 2004, 2005; Iburgüengoytía *et al.*, 2008). Los *Phymaturus* son lagartos de tamaño medio a grande, de cuerpo ancho y chato, y cola espinosa en la mayoría de los casos, característica que lo destaca entre los liolaemidos. Todas las especies de *Phymaturus* tienen modo reproductivo vivíparo, la dieta es herbívora y son estrictamente saxícolas, habitando en las grietas de las rocas (Abdala *et al.*, 2012a; Lobo y Quinteros, 2005a; Lobo *et al.*, 2012c,d). Varios trabajos relacionados a la biología de este género se han realizado en los últimos años, destacándose los de Videla (1983), Habit y Ortiz (1996), Iburgüengoytía (2005), Boretto *et al.* (2007) y Cruz *et al.* (2009). Su biología particular, sumado al marcado endemismo que presentan y a las diversas amenazas por acción del hombre, han llevado a identificar a todo el género con la categoría de Vulnerable (VU) en la última recategorización de anfibios y reptiles de la Argentina (Abdala *et al.*, 2012a). El 83,7% de los *Phymaturus* están presentes en Argentina, mientras que las restantes especies están distribuidas en Chile. En la Argentina los *Phymaturus* se encuentran representados por 36 especies, siendo la provincia de Río Negro la más diversa con 10 especies, seguido por Chubut con 6 taxa, Neuquén, Mendoza y San Juan con 5 (Fig. 2). La mayoría de los *Phymaturus* de la Argentina están

relacionados a las regiones fitogeográficas Altoandina, Patagónica y Puna.

El crecimiento de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* es realmente sorprendente. El género *Liolaemus* ha incrementado de manera contundente su número de especies en los últimos 30 años, teniendo su máximo crecimiento en los últimos 10 años. En 1980 el género contaba con 98 especies, mientras que en el año 2000 aumentó a 166 taxa, para llegar a la actualidad a 257 especies (ver Lista indentada). En la Argentina el número de especies creció de 46 en 1980 hasta 85 en el año 2000, para trepar hasta las 158 especies en 2013 (Fig. 3). Con respecto a los autores que mayor cantidad de taxa de *Liolaemus* han descrito para la Argentina se destacan C. S. Abdala (32 especies), J. M. Cei (29 especies), F. Lobo (16 especies), L. J. Ávila (14 especies), A. S. Quinteros y A. Scolaro (13 especies), R. Laurent (diez especies), J. Koslowsky (nueve especies) y R. Etheridge (ocho especies). Dentro de los países de Sudamérica, donde se distribuye, el género *Liolaemus* encuentra su mayor diversidad en la Argentina, seguido por Chile con 95 especies, Bolivia con 25 y Perú con 18 (Fig. 1). Es indudable que la creación de la Asociación Herpetológica Argentina favoreció la difusión del trabajo sistemático en el grupo y la formación de nuevos investigadores dedicados a la taxonomía de *Liolaemus*.

En cuanto a *Phymaturus*, el crecimiento es mucho más marcado debido a que en 1980 sólo había nueve especies descritas, para el año 2002 once y en los últimos diez años se describieron 25 taxa. En la Argentina el número de taxa creció de nueve especies en el año 2000 hasta 36 en la actualidad (Fig. 3). Los autores más prolíficos en la descripción de nuevos



**Figura 3.** Curva de acumulación donde se observa el crecimiento del número de especies descritas para la República Argentina a lo largo de su historia taxonómica en el país. El color celeste corresponde al género *Liolaemus* y el rojo a *Phymaturus*.

taxa de *Phymaturus* para la Argentina son F. Lobo (13 especies), A. Sclaro (siete especies), J. M. Cei (ocho especies), C. S. Abdala (cinco especies) y A. S. Quinteros (cuatro especies).

En la Argentina hay cuatro grupos de investigación en desarrollo ligados con la sistemática y taxonomía en Liolaemidae, (dos en Puerto Madryn; Salta y Tucumán) que cuentan con aproximadamente 11 investigadores, numerosos estudiantes y becarios en formación. Mientras que el grupo de especialistas de Puerto Madryn (dirigidos por el Dr. L. Ávila y la Dra. M. Morando) está ligado al desarrollo de la biología molecular (estudios de filogeografía principalmente), los grupos del norte están más relacionados y comprometidos con la morfología como base de sus estudios. El grupo de Salta, está encabezado por el Dr. F. Lobo, quien se encuentra más comprometido con el estudio taxonómico y filogenético de los *Phymaturus*, mientras que el grupo de Tucumán (dirigido por el Dr. C. Abdala) está más orientado al estudio de los *Liolaemus*. El otro grupo de investigadores de Puerto Madryn, encabezado por el Dr. A. Sclaro tiene como plataforma la morfología y ecología. Sin embargo queremos destacar el trascendental aporte realizado por los Dres. J. M. Cei, R. Laurent y R. Etheridge, desde la década del '70, el cual ha sido el desencadenante del avance cualitativo y cuantitativo en el conocimiento de los liolaemidos de Argentina a través de sus producciones científicas, y en la formación de dichos grupos de trabajo. Además de grupos formados y en desarrollo de líneas de investigación en taxonomía y sistemática en Liolaemidae, existen diversos investigadores pertenecientes a otras ramas de la Biología que están trabajando con otros grupos de herpetólogos que interactúan, participan o han participado en descripciones y trabajos taxonómicos de liolaemidos, pudiendo mencionar, entre otros, las descripciones de *Liolaemus calchaquí* (S. Kretzschmar), *L. caziana* y *L. halonastes* (S. Valdecantos y D. Slodki), *L. choique*, *L. shitan* y *L. smaug* (G. Scrocchi y J.C. Stazzonelli), *L. diaguaita* (F. Arias y S. Portelli); *L. dumerilli*, *L. tromen* y *L. purul* (F. Cruz, L. Azocar Moreno, M. Bonino y R. Semhan), *L. graciellae* (J. C. Acosta, M. Cabrera, J. Villavicencio y G. Marinero) y *L. porosus* (M. Paz y R. Semhan).

### Aspectos taxonómicos de Liolaemidae

#### Sobre Liolaemidae

El clado que está formado por los géneros *Cteno-*

*blepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus* ha sufrido diversos cambios en cuanto a la designación de una categoría taxonómica, habiéndole otorgado la categoría de familia (Liolaemidae), subfamilia (Liolaeminae) o tribu (Liolaemini) (Tabla 1). Esto constituye una discusión actual desde hace unos años, en la cual se debate si la ubicación de *Liolaemus* se encuentra bajo la familia Liolaemidae (Frost *et al.*, 2001) o la tribu Liolaemini (Schulte *et al.*, 2003). Sin embargo en los recientes trabajos de Townsend *et al.* (2011) y Pyron *et al.* (2013) se establecería que los tres géneros constituirían la familia Liolaemidae.

Frost y Etheridge (1989) proponen a los tres géneros bajo la subfamilia Liolaeminae, a pesar de que encuentran soporte ambiguo para la monofilia de Tropicuridae (anidado dentro de ésta recuperan a Liolaeminae). Frost *et al.* (2001), toman como base los resultados de la débil monofilia de Iguanidae (*sensu lato*, Boulenger, 1885a), proponiendo recuperar Pleurodonta (Cope, 1864). De esta manera, los grupos dentro de Pleurodonta, pueden presentar una categoría taxonómica similar o inferior a familia. En este caso particular, el grupo formado por (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) es considerado como la familia Liolaemidae. Por su parte, Schulte *et al.* (2003) realizan un análisis filogenético de los grupos de Iguanidae (*sensu lato*). Al utilizar Iguanidae (*sensu lato*, Boulenger, 1885a), grupo que presenta categoría de familia, denominan al clado constituido por los géneros (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) bajo la categoría de tribu Liolaemini. Esta clasificación se basa en que, en algunas de las topologías encontradas por Schulte *et al.* (2003) (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) es el grupo hermano de Tropicurini, y ambos forman parte de la subfamilia Tropicurinae. Schulte *et al.* (2003) establecen, que la monofilia de Tropicurinae no está muy bien soportado; esto sumado a que en otras topologías encontradas por Schulte *et al.* (2003), Liolaemini (*sensu* Schulte *et al.*, 2003) es recuperado también como grupo hermano de Phrynosomatinae (análisis basado sólo en evidencia molecular) o como hermano de Policrotinae + *Leiocephalus* (análisis basado en evidencia total). Conrad (2008), basándose exclusivamente en evidencia morfológica, encuentra evidencia similar a la de Frost y Etheridge (1989), recuperando a la familia Tropicuridae y dentro a los representantes de *Liolaemus*, por lo que el clado en cuestión sería identificado como Liolaeminae. Por su parte Townsend *et al.* (2011), reutiliza los términos Acrodonta y Pleurodonta (al igual que Frost.

**Tabla 1.** Categoría y nombre asignado al clado formado por *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*. Sólo se incluyen las propuestas de los autores abajo mencionados desde la categoría de Familia e inferiores.

Frost & Etheridge, 1989	Frost <i>et al.</i> , 2001	Schulte <i>et al.</i> , 2003	Conrad, 2008	Townsend <i>et al.</i> , 2011	Pyron <i>et al.</i> , 2013
Tropiduridae Liolaeminae	Liolaemidae	Iguanidae Tropidurinae Liolaemini	Tropiduridae Liolaeminae	Liolaemidae	Liolaemidae

*et al.*, 2001) y encuentra al clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)), relacionado al grupo monofilético formado por Opluridae + Leiosauridae (formado por Enyaliinae y Leiosaurinae), por lo que se recupera el status de familia Liolaemidae. Pyron *et al.* (2013) recuperan las mismas relaciones de Townsend *et al.*, (2011), quedando el clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) bajo la categoría de familia Liolaemidae.

Teniendo en cuenta la revisión previa se puede apreciar que la categoría taxonómica del clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) depende de cómo se identifique al grupo que incluye a los lagartos iguánidos. Si utilizamos Pleurodonta (Cope, 1864), siguiendo a Frost *et al.* (2001), a Townsend *et al.* (2011) y Pyron *et al.* (2013), el grupo (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) es Liolaemidae, pero si utilizamos Iguanidae (*sensu lato*, Boulenger 1885a) el clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) puede ser considerado Liolaemini (Schulte *et al.*, 2003) o en algún caso Liolaeminae, recuperando las propuestas de Frost y Etheridge (1989) y Conrad (2008). Teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente y dado que el uso propuesto por Frost y Etheridge (Pleurodonta; 1989), Townsend *et al.* (2011) y Pyron *et al.* (2013) ha sido utilizado durante mucho tiempo, y como la monofilia del grupo no se ha perdido ni se pierde, y teniendo en cuenta que en las propuestas de rangos inferiores a la categoría de familia (Schulte *et al.*, 2003, Frost y Etheridge, 1989; y Conrad, 2008) el apoyo no es fuerte, y que la elección de una categoría taxonómica es subjetiva, dependiendo en lo que uno crea de lo que va a generar menos confusión y mayor progreso, seguimos las ideas de Frost *et al.* (2001; y posteriormente Townsend *et al.*, 2011 y Pyron *et al.*, 2013) resucitando el nombre Pleurodonta (Cope, 1864) para el clado conocido como Iguanidae (*sensu lato*; Boulenger, 1885a). Con esto, se propone una simetría con su grupo hermano, Acrodonta (Cope, 1864), y si la monofilia de Iguanidae es falseada o

no se recupera en futuros análisis, no serían necesarios cambios taxonómicos mayores. Tomando estos argumentos, se tendrá en cuenta a Acrodonta y Pleurodonta como grandes grupos, y dentro de Pleurodonta a Liolaemidae.

Dentro de Liolaemidae se han realizado diversas propuestas respecto a las relaciones filogenéticas dentro de la familia. Los análisis filogenéticos donde se incluyeron representantes de los tres géneros (Schulte *et al.*, 2000; Schulte *et al.*, 2003; Espinoza *et al.*, 2004; Lobo y Quinteros, 2005a; Lobo *et al.*, 2012d) se encontró a *Liolaemus* como grupo hermano de *Phymaturus*, y hermano de estos a *Ctenoblepharys*.

### *Ctenoblepharys*

La más extensa y completa revisión sobre este género la realizó Etheridge (1995). Como resultado de este trabajo se realizaron diversas sinonimias de géneros y subgéneros dentro de *Liolaemus* (ver más abajo), quedando *Ctenoblepharys* constituida por una sola especie, *C. adspersa*. Anteriormente al trabajo de Etheridge (1995), *Liolaemus anomalus*, *L. audituvelatus*, *L. donosobarrosi*, *L. erroneous*, *L. jamesi*, *L. multimaculatus*, *L. nigriceps*, *L. pseudoanomalus*, *L. rabinoi*, *L. reichei*, *L. schmidtii*, *L. stolzmanni*, fueron descritas o consideradas como integrantes del género *Ctenoblepharys*. En los últimos 30 años, en la Argentina no se ha descrito ni considerado como integrante de la fauna Argentina alguna especie de *Ctenoblepharys*.

### *Liolaemus* (Fig. 4)

A lo largo del tiempo, desde que el género fue propuesto (Wiegmann, 1834) hasta estos días, *Liolaemus* ha sufrido diversos arreglos taxonómicos, en todos los niveles posibles. Se han propuesto nuevos géneros, subgéneros y grupos (Girard, 1858; Werner, 1907; Donoso-Barros y Cei, 1971; Laurent, 1983, 1984; Cei, 1983, 1993; Young-Downey, 1998; Schulte *et al.*, 2000; Lobo 2001, 2005; Espinoza *et*



**Figura 4.** Algunos representantes de *Liolaemus* de la República Argentina descritos en los últimos 30 años. A) *Liolaemus umbrifer* Subgénero *Liolaemus sensu stricto*; grupo de *L. capillitas*. B) *Liolaemus pyriphlogos* Subgénero *Liolaemus sensu stricto*; grupo de *L. alticolor-bibroni*. C) *Liolaemus flavipiceus* Subgénero *Liolaemus sensu stricto*; grupo de *L. elongatus*. D) *Liolaemus baguali* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. archeforus-kingii*. E) *Liolaemus kolengh* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. lineomaculatus*. F) *Liolaemus cazianae* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. montanus*. G) *Liolaemus pipanaco* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. anomalus*. H) *Liolaemus koslowskyi* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. darwini*. I) *Liolaemus camarones* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. fitzingerii*. J) *Liolaemus josei* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. goetschi*. K) *Liolaemus pulcherrimus* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. montanus*. Fotos: C.S. Abdala.

*al.*, 2004, entre otros). Muchos de estos arreglos, no son tenidos en cuenta en la actualidad, debido a que la mayoría de los nuevos géneros y subgéneros han sido sinonimizados o ubicados en diferentes categorías taxonómicas (Boulenger, 1885 a, b; Laurent 1983; Frost y Etheridge, 1989; Etheridge, 1995). La hipótesis en vigencia, hasta el momento, es la de dividir al género en dos subgéneros: *Liolaemus sensu stricto* (denominado también grupo *chiliensis* o simplemente grupo chileno) y *Eulaemus* (o grupo argentino), siguiendo la propuesta de Laurent (1983, 1985), posteriormente corroborada por Schulte *et al.* (2000) y Espinoza *et al.* (2004). En un intento de facilitar el entendimiento de la composición de los subgéneros, dentro de ellos se han creado subgrupos.

### Síntesis histórica de las propuestas taxonómicas en *Liolaemus*

Wiegmann (1834) describe al género *Liolaemus* “*ocipitis scutellis pluribus*” (con múltiples escamas occipitales), ubicándolo dentro de los iguánidos en Pleurodonta. Esta ubicación sería modificada por Duméril y Bibron (1837) quienes lo reubican dentro del género *Proctotretus*, arreglo desestimado por Boulenger (1885a), quien revalida a *Liolaemus* como género y proponiendo a la vez una diagnosis más detallada (cuerpo aplanado sin cresta dorsal; cola poco comprimida; escamas cefálicas pequeñas; escamas cefálicas sin quilla; ausencia de pliegue gular y pliegues expandidos en el cuello; dedos subcilíndricos, inferiormente carenados; dientes pterigoides presentes; dientes laterales tricuspidados; foramen esternal excepcionalmente ausente y ausencia de costillas abdominales, entre otras). Posteriormente se describieron diversos géneros, los que estaban integrados por especies que actualmente forman parte de *Liolaemus* (Tablas 2 y 3). Entre ellos podemos nombrar a los propuestos por Girard (1858): *Ortholaemus* (formado por *O. fitzroyi* = *L. wiegmanni*), *Eulaemus* (sin designar especie tipo) y *Rhytidodeira* [formado por: *Tropidurus nigromaculatus* y *T. oxycephalus* = *L. nigromaculatus*, (Wiegmann, 1834); *Proctotretus wiegmanni* (Duméril y Bibron, 1837); *P. kingii*, *P. bibronii*, (Bell, 1843) y *P. magellanicus* (Hombron y Jacquinet, 1847)]. La propuesta de Girard fue tenida en cuenta por Laurent (1984) al designar a estos géneros como subgéneros dentro de *Liolaemus*, que luego fueron desestimados por Etheridge (1995, ver más adelante). Werner (1907) propone el género *Phrynosaura* (formado por *P. rei-*

*chei*), el cual fue ganando integrantes con el paso del tiempo: *P. marmoratus* y *P. wernerii* (Müller, 1928), ambas sinónimos de *Liolaemus anomalus* (Koslowkyi, 1896); *P. audituvelaus* (Núñez y Yáñez, 1983), y *P. stolzmanni* (Steindachner, 1891), incluido por Laurent (1984) después de que Núñez y Yáñez (1984) caractericen al género. *Phrynosaura* fue desestimado por Etheridge (1995).

El género *Vilcunia* (formado por *V. silvanae*) fue propuesto por Donoso-Barros y Cei (1971). A *Vilcunia sylvanae* se le suma *V. periglacialis* [(Cei y Scolaro, 1982) = *L. hatcheri*]. Laurent (1985) reconoce a *Vilcunia* como género, integrada por las dos especies anteriormente mencionadas, sumando a *Liolaemus lineomaculatus* (Boulenger, 1885a). Posteriormente Cei (1986) y luego Etheridge y de Queiroz (1988) reconocen a *Vilcunia* pero formado solo por *V. silvanae* y *V. periglacialis*. El género *Vilcunia* fue sinonimizado con *Liolaemus* por Frost y Etheridge (1989), propuesta ratificada por Etheridge (1995). Donoso-Barros (1973a) propone el género *Pelosaurus*, pero fue desestimado por Laurent (1983). Posteriormente son propuestos los géneros *Abas* y *Velosaura* (Núñez y Yáñez, 1984), formados por especies del actual grupo de *L. anomalus* (Abdala, 2007; Abdala y Juárez, 2013) y de la serie de *L. montanus* (Schulte *et al.*, 2000), respectivamente. Las especies de *Velosaura* (*L. aymararum*, Veloso *et al.*, 1982 y *L. jamesi*, Boulenger, 1891) formaban parte de *Jararancus* (género propuesto por Veloso *et al.*, 1982), pero al carecer de una descripción formal y de especie tipo son considerados *nomen nudum* (ICZN, 1999). Etheridge (1995) sinonimiza *Abas* y *Velosaura* con *Liolaemus*. Laurent (1984a) propone *Ceiolaemus* (formado por *L. anomalus* y *L. marmoratus* = *L. pseudoanomalus*), pero es también sinonimizado con *Liolaemus* por Etheridge (1995). Dentro de *Liolaemus* se han creado diversos subgéneros, algunos ejemplos son: *Mesolaemus* (Laurent, 1985), formado sólo por *Liolaemus cuyanus* y *Austrolaemus* (Laurent, 1995), formado por *L. magellanicus*. Ambos subgéneros fueron desestimados por la revisión realizada por Etheridge (1995). Pincheira-Donoso y Núñez (2005) escriben una obra sobre los *Liolaemus* de Chile, en este trabajo presentan una clasificación de los mismos, pero basándose en un análisis de distancia. En este trabajo, se propone *Donosolaemus* (entre otros arreglos), formado por las especies del grupo de *L. anomalus*. El grupo taxonómico que Pincheira-Donoso y Núñez (2005) proponen fue sugerido anteriormente por Laurent

**Tabla 2.** Algunos actos nomenclatoriales a nivel genérico dentro de Liolaemidae. Sólo se incluyeron los nombres propuestos, autor/es y año de los mismos y el status válido actual. No se incluye una lista completa de sinonimias (Para ello ver Etheridge y Frost, 2011).

<i>Ptychodeira</i>	Fitzinger 1843	
<i>Chrysosaurus</i>	Guichenot 1848	
<i>Ortholaemus</i>	Girard 1858	
<i>Rhytidodeira</i>	Girard 1858	
<i>Helocephalus</i>	Philippi 1860	
<i>Phrynosaura</i>	Werner 1907	
<i>Vilcunia</i>	Donoso-Barros & Cei 1971	
<i>Pelusaerus</i>	Donoso-Barros 1973	<i>Liolaemus</i>
<i>Ceiolaemus</i>	Laurent 1984	
<i>Velosaura</i>	Núñez & Yáñez 1984	
<i>Abas</i>	Núñez & Yáñez 1984	
<i>Austrolaemus</i>	Laurent 1995	
<i>Mesolaemus</i>	Laurent 1985	
<i>Donosolaemus</i>	Pincheira-Donoso & Núñez 2005	
<i>Eulaemus</i>	Girard 1858	Sub género de <i>Liolaemus</i>
<i>Jararancus</i>	Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna & Díaz 1982	<i>Nomen nudum</i>
<i>Centrura</i>	Bell 1843	
<i>Urocentron</i>	Fitzinger 1843	<i>Phymaturus</i>
<i>Oplurus</i>	Guichenot 1848	

(1984) y también sinonimizado por Etheridge (1995). En este mismo trabajo, los autores intentan resucitar a *Vilcunia* como género válido, a pesar de toda la evidencia en contra presentada por los análisis filogenéticos reales realizados (Schulte *et al.*, 2000; Espinoza *et al.*, 2004; Ávila *et al.*, 2006; Abdala, 2007). Pincheira *et al.* (2008) presentan un catálogo sobre Liolaemidae (*Ctenoblepharys*, *Phymaturus* y *Liolaemus*), donde la clasificación está basada principalmente en el aporte de Pincheira-Donoso y Núñez (2005). Todas las propuestas expuestas anteriormente fueron realizadas sin tener en cuenta análisis filogenéticos. Una revisión crítica de los

trabajos de Pincheira-Donoso y Núñez (2005) y Pincheira *et al.* (2008), fue presentado por Lobo *et al.* (2010). En ese trabajo, Lobo *et al.* (2010) revisan diferentes propuestas taxonómicas para la familia Liolaemidae, en un intento de evitar la proliferación de trabajos que podrían llevar a confusión en el entendimiento de los arreglos taxonómicos para la familia. Lobo *et al.* (2010) proponen una clasificación, de toda la familia incluyendo los trabajos filogenéticos más relevantes (hasta ese momento), en forma de lista indentada (sobre la base de esa lista, se construyó la que se propone en nuestro aporte, ver más abajo). El primer análisis filogenético formal realizado en *Liolaemus* fue el de Ortiz (1981), basándose en morfología y en el cual propone subgrupos (sin categoría taxonómica) dentro del género, que son seguidos por Cei (1986, 1993) quien, sin análisis filogenéticos, además propone otros subgrupos. Basándose en un análisis de discriminantes, Laurent (1983) propone dos subgéneros: *Liolaemus sensu stricto* y *Eulaemus* (anteriormente propuesto por Girard, 1858), y llama “especies ancestrales” a un grupo de especies distribuidas en el sur de la Patagonia argentina (*L. magellanicus*, *L. lineomaculatus*, *L. kingii* y *L. archeforus*). Esta división en dos subgéneros es propuesta nuevamente por Laurent (1985, 1992). El análisis de Etheridge (1995), si bien no se basa en un método cladístico cuantitativo, utiliza sinapomorfías para plantear una clasificación en forma de lista indentada, recupera la propuesta de Laurent (1983, 1985, 1992), con la salvedad de que Etheridge no establece subgéneros, sino grupos: *nitidus* = grupo *lineomaculatus* y grupo *chiliensis* (*Liolaemus sensu stricto*) y *signifer* = *Eulaemus*. En este mismo trabajo, Etheridge (1995) realiza una redescrición detallada del género *Ctenoblepharys*, quedando este como monotípico, cuya especie integrante es *Ctenoblepharys adspersa* (Tschudi 1845). También propone como género hermano de *Liolaemus* a *Phymaturus* (formado por dos subgrupos: *patagonicus* y *palluma*, hipótesis corroborada en el análisis de Lobo y Quinteros, 2005a y Lobo *et al.*, 2012d) y hermano de estos dos a *Ctenoblepharys*, estos tres géneros conforman hasta entonces, la subfamilia Liolaeminae. Basándose en caracteres obtenidos de enzimas, Young-Downey (1998) realiza una filogenia que incluye a 48 especies de *Liolaemus*, recuperando los dos grupos propuestos por Laurent (1983, 1985, 1992), pero asignándole el estatus de género (*Liolaemus* y *Eulaemus*). Schulte *et al.* (2000) realizaron una filogenia basada en ca-

**Tabla 3.** Algunos actos nomenclatoriales a nivel específico dentro de *Liolaemus*. Sólo se incluyeron los nombres propuestos, autor/es y año de los mismos y el status válido actual. No se incluye una lista completa de sinonimias (Para ello ver Etheridge y Frost, 2011).

<i>Phrynosaura weneri</i>	Müller	1928	
<i>Ctenoblepharis anomalus</i>	Donoso-Barros	1969	
<i>Ctenoblepharis weneri</i>	Cei	1974	<i>Liolaemus anomalus</i>
<i>Abas anomalus</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Ceiolaemus anomalus</i>	Laurent	1984	
<i>Ctenoblepharis audituvelatus</i>	Núñez & Yáñez	1983	
<i>Phrynosaura audituvelata</i>	Laurent	1984	<i>Liolaemus audituvelatus</i>
<i>Proctotretus bibronii</i>	Bell	1843	
<i>Rhytodeira bibroni</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus bibronii</i>
<i>Proctotretus bisignatus</i>	Philippi	1860	<i>Liolaemus bisignatus</i>
<i>Liolaemus micropholis</i>	Werner	1910	<i>Liolaemus boulengeri</i>
<i>Liolaemus emmae</i>	Donoso-Barros	1970	<i>Liolaemus chacoensis</i>
<i>Calotes chiliensis</i>	Lesson	1828	
<i>Tropidurus chilensis</i>	Wiegmann	1834	
<i>Proctotretus chilensis</i>	Duméril & Bibron	1837	<i>Liolaemus chiliensis</i>
<i>Proctotretus (Liolaemus) chilensis</i>	Girard	1858	
<i>Pelusaurus cranwelli</i>	Donoso-Barros	1973	<i>Liolaemus cranwelli</i>
<i>Liolaemus hernani</i>	Sallaberry, Núñez & Yáñez	1984	<i>Liolaemus curicencis</i>
<i>Proctotretus cyanogaster</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Proctotretus intermedius</i>	Duméril	1855	
<i>Ptychodeira (Proctotretus) cyanogaster</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus cyanogaster</i>
<i>Ptychodeira (Proctotretus) intermedia</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus darwinii</i>	Bell	1843	
<i>Eulaemus darwini</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus darwinii</i>
<i>Proctotretus melanopleurus</i>	Philippi	1860	
<i>Ctenoblepharis donosobarrosi</i>	Cei	1974	<i>Liolaemus donosobarrosi</i>
<i>Ctenoblepharys erroneus</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Phrynosaura erroneus</i>	Pincheira-Donoso	2005	<i>Liolaemus erroneus</i>
<i>Abas fabiani</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Ceiolaemus fabiani</i>	Veloso & Navarro	1988	<i>Liolaemus fabiani</i>
<i>Proctotretus fitzingerii</i>	Duméril and Bibron	1837	
<i>Ptychodeira fitzingeri</i>	Fitzinger	1843	
<i>Eulaemus fitzingeri</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus fitzingerii</i>
<i>Eulaemus affinis</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus erythrogaster</i>	Werner	1898	<i>Liolaemus fuscus</i>

<i>Proctotretus gracilis</i>	Bell	1843	
<i>Leiodera gracilis</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus gracilis</i>
<i>Proctotretus (Ptychodeira) gracilis</i>	Girard	1858	
<i>Leiodera gravenhorstii</i>	Gray	1845	
<i>Proctotretus stantoni</i>	Girard	1855	
<i>Proctotretus (Ptychodeira) stantoni</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus gravenhorsti</i>
<i>Liolaemus stantoni</i>	Koslowsky	1898	
<i>Vilcunia periglacialis</i>	Cei & Scolaro	1982	<i>Liolaemus hatcheri</i>
<i>Abas insolitus</i>	Núñez & Yáñez	1984	<i>Liolaemus insolitus</i>
<i>Liolaemus nigroventrolateralis</i>	Ortiz	1994	<i>Liolaemus isabelae</i>
<i>Ctenoblepharis jamesi</i>	Boulenger	1891	
<i>Velosaura jamesi</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Velosaura aymararum</i>	Núñez & Jaksic	1992	<i>Liolaemus jamesi</i>
<i>Liolaemus aymararum</i>	Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna & Díaz	1982	
<i>Proctotretus kingii</i>	Bell	1843	
<i>Leiolaemus kingii</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus kingii</i>
<i>Rhytidodeira kingii</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus heiroglyphicus</i>	Gravenhorst	1838	
<i>Liolaemus (Liolaemus) elegans</i>	Tschudi	1845	
<i>Proctotretus mosaicus</i>	Hombron & Jacquinet	1847	
<i>Proctotretus femoratus</i>	Girard	1855	<i>Liolaemus lemniscatus</i>
<i>Proctotretus (Ptychodeira) femorata</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus (Ptychodeira) mosaica</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) femoratus</i>	Steindachner	1867	
<i>Vilcunia lineomaculatus</i>	Laurent	1985	<i>Liolaemus lineomaculatus</i>
<i>Proctotretus magellanicus</i>	Hombron & Jacquinet	1847	
<i>Rhytidodeira magellanicus</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) magellanica</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus magellanicus</i>
<i>Liolaemus (Saccodeira) proximus</i>	Werner	1904	
<i>Saccodeira arenaria</i>	Werner	1910	
<i>Phrynosaura manuely</i>	Núñez, Navarro, Garin, Pincheira-Donoso & Meriggio	2003	<i>Liolaemus manuely</i>
<i>Proctotretus pallidus</i>	Philippi	1860	
<i>Liolaemus pallidus</i>	Tiedemann and Häupl	1980	<i>Liolaemus melanopleurus</i>
<i>Liolaemus modestus</i>	Philippi	1860	<i>Liolaemus belli</i>
<i>Proctotretus multimaculatus</i>	Duméril and Bibron	1837	
<i>Ortholaemus beaglyi</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus multimaculatus</i>
<i>Ctenoblepharis multimaculatus</i>	Cei, Lanza & Poggesi	1975	

C. S. Abdala & A. S. Quinteros — Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae

<i>Helocephalus nigriceps</i>	Philippi	1860	
<i>Ctenoblepharis nigriceps</i>	Donoso-Barros	1966	<i>Liolaemus nigriceps</i>
<i>Tropidurus nigromaculatus</i>	Wiegmann	1834	
<i>Tropidurus oxycephalus</i>	Wiegmann	1834	
<i>Proctotretus nigromaculatus</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Liolaemus conspersus</i>	Gravenhorst	1837	
<i>Ptychodeira nigromaculata</i>	Fitzinger	1843	
<i>Liolaemus (Liodeira) oxycephalus</i>	Fitzinger	1843	<i>Liolaemus nigromaculatus</i>
<i>Leiolaemus inconspicuus</i>	Gray	1845	
<i>Rhytidodeira nigromaculata</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus pallidus</i>	Philippi	1860	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) nigromaculatus</i>	Steindachner	1867	
<i>Leiolaemus lineatus</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus nigroviridis</i>
<i>Liolaemus simonsii</i>	Boulenger	1902	
<i>Liolaemus pulcher</i>	Pellegrin	1909	
<i>Liolaemus mocquardi</i>	Pellegrin	1909	<i>Liolaemus ornatus</i>
<i>Liolaemus multiformis simonsii</i>	Burt & Burt	1931	
<i>Liolaemus (Eulaemus) enigmaticus</i>	Pincheira-Donoso & Núñez	2005	
<i>Proctotretus pictus</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Chrysosaurus morio</i>	Guichenot	1848	<i>Liolaemus pictus</i>
<i>Proctotretus prasinus</i>	Cope	1864	
<i>Leiosaurus marmoratus</i>	Burmeister	1861	
<i>Phrynosaura marmorata</i>	Müller	1928	
<i>Ctenoblepharis marmorata</i>	Donoso-Barros	1971	
<i>Liolaemus marmoratus</i>	Cei	1979	<i>Liolaemus pseudoanomalus</i>
<i>Abas pseudoanomalus</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Ceiolaemus marmoratus</i>	Laurent	1984	
<i>Liolaemus barbarae</i>	Pincheira-Donoso & Núñez	2005	<i>Liolaemus puna</i>
<i>Ctenoblepharis rabinoi</i>	Cei	1974	<i>Liolaemus rabinoi</i>
<i>Phrynosaura reichei</i>	Werner	1907	
<i>Ctenoblepharis reichei</i>	Donoso-Barros	1972	<i>Liolaemus reichei</i>
<i>Liolaemus ruizleali</i>	Donoso-Barros & Cei	1971	<i>Liolaemus rothi</i>
<i>Ctenoblepharis schmidtii</i>	Marx	1960	<i>Liolaemus schmidtii</i>
<i>Proctotretus signifer</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Ptychodeira signifera</i>	Fitzinger	1843	
<i>Leiolaemus signifer</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus signifer</i>
<i>Eulaemus signifer</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus</i>	Cope	1875	

<i>Liolaemus multiformis</i>	Boulenger	1885	
<i>Liolaemus variabilis</i>	Pellegrin	1909	
<i>Liolaemus bolivianus</i>	Pellegrin	1909	<i>Liolaemus signifer</i>
<i>Liolaemus multiformis multiformis</i>	Burt & Burt	1931	
<i>Vilcunia silvanae</i>	Donoso-Barros & Cei	1971	<i>Liolaemus silvanae</i>
<i>Ctenoblepharis stolzmanni</i>	Steindachner	1891	
<i>Phrynosaura stolzmanni</i>	Laurent	1984	<i>Liolaemus stolzmanni</i>
<i>Stencercus tacnae</i>	Shreve	1941	<i>Liolaemus tacnae</i>
<i>Proctotretus tenuis</i>	Duméril and Bibron	1837	
<i>Leiolaemus maculatus</i>	Gray	1845	
<i>Tropidurus ptychopleurus</i>	Lichtenstein & Martens	1856	
<i>Proctotretus niger</i>	Hallowell	1856	
<i>Eulaemus maculatus</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus tenuis</i>
<i>Eulaemus tenuis</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) tenuis</i>	Steindachner	1867	
<i>Liolaemus tenuis micropunctatus</i>	Goetsch & Hellmich	1932	
<i>Liolaemus tenuis punctatissimus</i>	Müller & Hellmich	1933	
<i>Phrynosaura torresi</i>	Núñez, Navarro, Garin, Pincheira-Donoso & Meriggio	2003	<i>Liolaemus torresi</i>
<i>Proctotretus wiegmanni</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Ptychodeira wiegmanni</i>	Fitzinger	1843	
<i>Leiolaemus wiegmanni</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus wiegmanni</i>
<i>Rhytidodeira wiegmanni</i>	Girard	1858	
<i>Ortholaemus fitzroii</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) wiegmanni</i>	Steindachner	1867	

racteres moleculares [genes mitocondriales: tRNA, ND2, ND1, COI, y NADH deshidrogenasa subunidad II (ND2)] con 60 especies, las cuales representan los subgrupos propuestos. En esta filogenia se recuperan los subgéneros de Laurent (1983, 1985, 1992) *Eulaemus* y *Liolaemus*, presentando algunas variaciones respecto a la propuesta de Etheridge (1995). Basándose en caracteres esqueléticos (Lobo y Abdala, 2002) realizan un análisis filogenético, el cual incluyó 24 especies (representando a los subgrupos más inclusivos del género). En este análisis se recuperan los mismos grupos propuestos por Etheridge (1995). Espinoza *et al.* (2004), en un estudio sobre la evolución de la herbivoría, presentan relaciones filogenéticas de las especies de *Liolaemus* (basadas en caracteres moleculares y morfológicos). En este trabajo se recuperan también los subgéneros propuestos por Laurent (1983, 1985, 1992). Diversos

estudios se realizaron tomando como foco de trabajo alguno de los grupos o subgéneros dentro de *Liolaemus*. Halloy *et al.* (1998) realizaron un análisis filogenético del grupo *wiegmannii* (perteneciente al subgénero *Eulaemus*) y especies más relacionadas, basándose enteramente en caracteres (12) derivados del comportamiento de inmersión en la arena. El mismo grupo (pero sumando especies) es analizado por Etheridge (2000) basándose en 40 caracteres morfológicos. Las relaciones filogenéticas del grupo chileno (subgénero: *Liolaemus sensu stricto*) fue analizado por Lobo (2001) basándose en 62 caracteres morfológicos y utilizando 73 terminales. En este análisis Lobo propone 11 subgrupos monofiléticos, muchos de los cuales son los propuestos anteriormente por Ortiz (1981) y Cei (1986, 1993). Sumando caracteres y terminales, Lobo (2005) reanaliza las relaciones filogenéticas de las especies

que conforman el grupo chileno, encontrando 11 grupos monofiléticos, variando algunos con su propuesta anterior. También se realizaron estudios en diferentes grupos pertenecientes a alguno de los dos subgéneros, tal es el caso de los trabajos de Morando *et al.* (2003) para el grupo de *L. elongatus* – *kriegi*; Morando *et al.* (2004) para el grupo de *L. darwini*; Ávila *et al.* (2006) y Abdala (2007) para el grupo de *L. boulengeri*; Morando *et al.* (2007) para los grupos de *L. bibronii* y de *L. gracilis*, Quinteros (2011, 2013) para el grupo *alticolor* – *bibronii* y Abdala y Juárez (2013) para el grupo de *L. anomalus*. Otros estudios donde se han realizado filogenias, sin ser éstas el verdadero foco de estudio, son aquellos donde se trata de establecer la posición de alguna especie nueva descripta (Ávila *et al.*, 2004; Valladares *et al.*, 2002; Abdala y Díaz Gómez, 2006; Pincheira-Donoso *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2008; Abdala *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2011; Abdala *et al.*, 2012a, b y Abdala y Juárez, 2013), donde se plantea la evolución de algún aspecto ecológico de un grupo de especies (Cruz *et al.*, 2005; Pincheira-Donoso *et al.*, 2007; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008) o estudios donde la filogenia es utilizada para realizar estudios de biogeografía histórica (Díaz Gómez y Lobo, 2006). A pesar de todos estos trabajos resulta muy difícil obtener una filogenia completa del género, puesto que el crecimiento del número de especies descriptas ha sido cuantioso (Fig. 5).

Las tablas 4 y 5, resumen las propuestas de grupos dentro de los subgéneros *Liolaemus sensu stricto* y *Eulaemus*, enmarcados en un análisis filogenético formal.

### *Phymaturus* (Fig. 6)

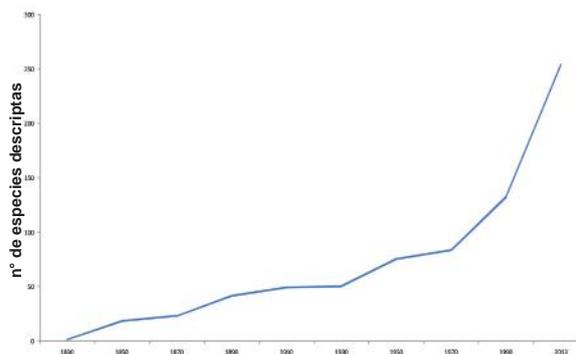
#### Síntesis histórica de las propuestas taxonómicas en *Phymaturus*

El género *Phymaturus* fue primeramente propuesto por Gravenhorst (1837), tomando como especie tipo a *Lacerta palluma* (Molina, 1782). Al revisar los ejemplares colectados por Darwin en el viaje del Beagle, Bell (1843) describe *Centrura flagellifer*, que resultó ser un sinónimo de *P. palluma*. A partir de ese momento, esta especie fue asignada a otros géneros (*Cordylus*, Meyer, 1795; *Urocentron*, Fitzinger, 1843, Tschudi, 1845; *Oplurus*, Guichenot, 1848), hasta que Boulenger (1885a) sinonimiza a estos géneros con *Phymaturus* (Tablas 2 y 6). El número

de especies para el género se incrementaría a dos, cuando Koslowsky (1898) describe *P. patagonicus*, y a tres con la descripción de *P. spurcus* (Barbour, 1921). Posteriormente, *P. spurcus* es sinonimizada con *P. patagonicus*, ésta última clasificada como una subespecie de *P. palluma* (Burt y Burt, 1931). Esta sinonimia quedaría vigente hasta el estudio de Lobo y Quinteros (2005b) que revalidan a *P. spurcus* como especie válida.

Durante más de 50 años el número de taxa integrantes de *Phymaturus* se mantuvo en dos subespecies de *P. palluma* (más *P. spurcus*), hasta que durante las décadas del 70 y 80 se describieron siete nuevas especies para el género (Ceí y Castro, 1973; Ceí y Roig, 1975; Ceí, 1980; Ceí, Etheridge y Videla, 1983 y Pereyra, 1985), totalizando hasta el momento nueve especies. De aquí en más hubo un nuevo vacío temporal en la composición taxonómica del género, desde que en 2005 y hasta la actualidad el número de especies aumentó casi quintuplicando su número, alcanzando actualmente las 43 especies (Fig. 7). Este aumento se debió a los trabajos de Ceí y Videla (2003), Scolaro y Ceí (2003), Pincheira-Donoso (2004), Lobo y Quinteros (2005a), Lobo y Abdala (2007), Scolaro y Iburgüengoytía (2008), Scolaro y Tappari (2009), Núñez *et al.* (2010), Lobo *et al.* (2010a), Scolaro y Pincheira-Donoso (2010), Ávila *et al.* (2011), Lobo *et al.* (2012 b, c), Troncoso Palacios y Lobo (2012) Scolaro *et al.* (2012), Lobo *et al.* (2013) y Troncoso-Palacios *et al.* (2013).

Una primera aproximación a las relaciones de *Phymaturus* corresponde al trabajo de Pereyra (1992), donde se estudiaron caracteres de la morfología externa, cariotipo y aloenzimas de seis especies/poblaciones, que fueron analizados mediante un análisis de distancias, por lo que no reflejan relaciones filogenéticas. De todas maneras mucha de la



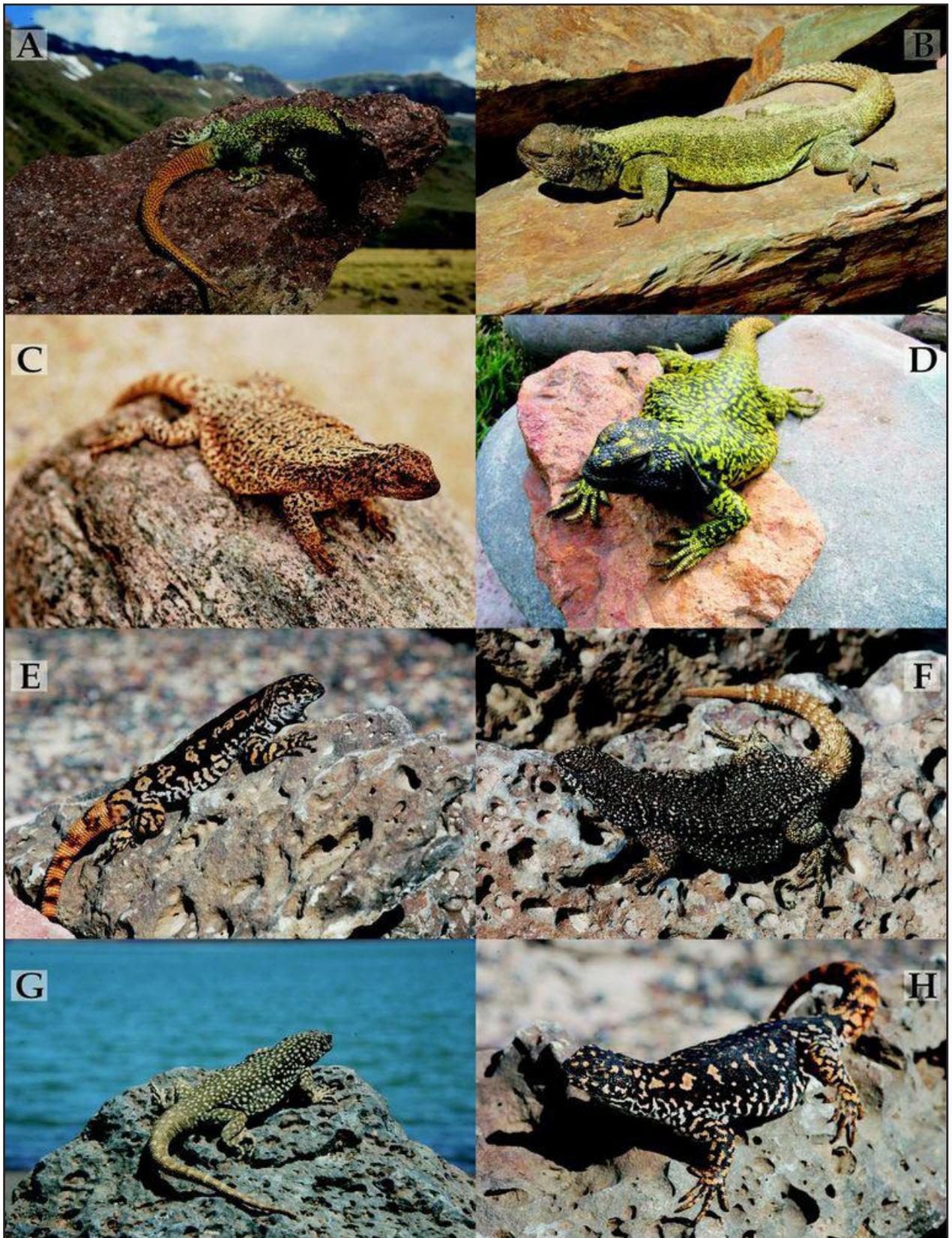
**Figura 5.** Curva de acumulación donde se observa el crecimiento del número de especies de *Liolaemus* descriptas a lo largo de su historia taxonómica.

**Tabla 4.** Grupos propuestos dentro de *Liolaemus sensu stricto*. Solo se incluyen trabajos donde se plantean hipótesis filogenéticas basadas en metodología cuantitativa (a excepción de los trabajos de Ceí).

Ortiz, 1981	Ceí, 1986; 1993	Lobo, 2001	Lobo, 2005	Avila et al., 2004	Morando et al., 2007	Avila et al., 2008; 2012	Lobo et al., 2010	Martinez et al., 2012	Quinteros, 2013
<i>elongatus</i> - <i>kriegi</i>	<i>elongatus</i> <i>kriegi</i>	<i>elongatus</i> <i>kriegi</i>	<i>elongatus</i> <i>capillitas</i> <i>kriegi</i>	<i>elongatus</i> <i>kriegi</i> <i>petrophilus</i>		<i>elongatus</i> * <i>kriegi</i> <i>petrophilus</i> <i>pumahuída</i>	<i>elongatus</i> <i>capillitas</i> <i>kriegi</i>		
<i>alticolor</i> - <i>walkeri</i>	<i>alticolor</i>	<i>alticolor</i>	<i>alticolor</i>		<i>bibronii</i>		<i>alticolor</i> - <i>bibronii</i>	<i>bibronii</i>	<i>alticolor</i> - <i>bibronii</i>
<i>constanzae</i> - <i>paulinae</i>	<i>bibronii</i>								
<i>leopardinus</i>		<i>leopardinus</i>	<i>leopardinus</i>				<i>leopardinus</i>		
<i>altissimus</i> - <i>fitzgeraldi</i>	<i>altissimus</i>	<i>altissimus</i>	<i>altissimus</i>				<i>belli</i>		
<i>nigroviridis</i> - <i>lorenzmulleri</i>	<i>nigroviridis</i>	<i>nigroviridis</i>	<i>nigroviridis</i>				<i>nigroviridis</i>		
<i>pictus</i>	<i>pictus</i>	<i>pictus</i>	<i>pictus</i>				<i>pictus</i>		
<i>tenuis</i>	<i>tenuis</i>	<i>tenuis</i>	<i>tenuis</i>						
<i>gravenhorstii</i> - <i>schroederi</i>	<i>gravenhorstii</i>	<i>gravenhorstii</i>	<i>gravenhorstii</i>				<i>gravenhorstii</i>		<i>gravenhorstii</i>
<i>chiliensis</i> - <i>nitidus</i>	<i>chiliensis</i>		<i>robertmertensi</i>				<i>robertmertensi</i>		<i>robertmertensi</i>
<i>monticola</i>		<i>monticola</i>					<i>monticola</i>		<i>lemniscatus</i>
<i>fuscus</i> - <i>lemniscatus</i>	<i>lemniscatus</i>								
<i>hellmichi</i>	<i>hellmichi</i>								
<i>nigromaculatus</i> <i>donosoi</i> <i>modestus</i>	<i>nigromaculatus</i> <i>copiapensis</i>	<i>nigromaculatus</i> <i>copiapensis</i>	<i>nigromaculatus</i>				<i>nigromaculatus</i>		

\* Tal como está definido el grupo *elongatus* es parafilético.





**Figura 6.** Algunos representantes de *Phymaturus* de la República Argentina descritos en los últimos 30 años. A) *Phymaturus verdugo* grupo de *P. palluma*. B) *Phymaturus mallimaccii* grupo de *P. palluma*. C) *Phymaturus laurenti* grupo de *P. palluma*. D) *Phymaturus dorsimaculatus* grupo de *P. palluma*. E) *Phymaturus spectabilis* grupo de *P. patagonicus*. F) *Phymaturus etheridgei* grupo *P. patagonicus*. G) *Phymaturus zapalensis* grupo *P. patagonicus*. H) *Phymaturus excelsus* grupo *P. patagonicus*. Fotos: C.S Abdala.

**Tabla 6.** Algunos actos nomenclatoriales a nivel específico dentro de *Phymaturus*. Sólo se incluyeron los nombres propuestos y los válidos actualmente (según Lobo *et al.* 2010a, 2012a; Troncoso Palacios *et al.*, 2013). No se incluye una lista completa de sinonimias (Para ello ver Etheridge y Frost, 2011).

<i>Oplurus bibronii</i> (Guichenot, 1848) → <i>P. palluma</i>	Boulenger	1885	<i>Phymaturus bibronii</i>
<i>Lacerta palluma</i>	Molina	1782	
<i>Cordylus palluma</i>	Meyer	1795	
<i>Centrura flagellifer</i>	Bell	1843	<i>Phymaturus palluma</i>
<i>Urocentron daudini</i>	Fitzinger	1843	
<i>Phymaturus gynechlomus</i>	Corbalán, Scolari & Debandi	2009	
<i>Phymaturus agilis</i>	Scolari, Ibarquengoytía & Pincheira-Donoso	2008	<i>Phymaturus spectabilis</i>

información estudiada por Pereyra (1992) fue re-analizada, posteriormente, bajo un criterio cladístico (parsimonia) por Lobo y Quinteros (2005a).

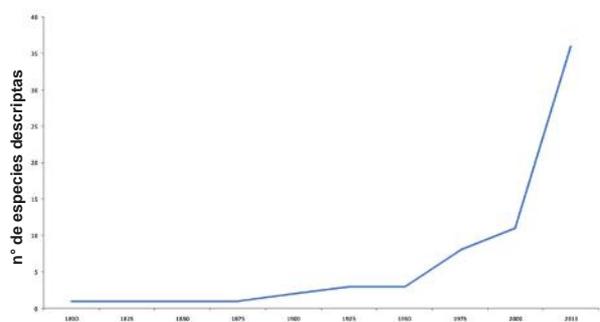
Etheridge (1995) propone dentro de *Phymaturus* a dos grupos: el grupo de *P. palluma*, (formado por: *P. antofagastensis*, *P. palluma*, *P. punae* y *P. mallimaccii*) y el grupo de *P. patagonicus* (formado por: *P. patagonicus*, *P. indistinctus*, *P. nevadoi*, *P. payunia*, *P. somuncurensis* y *P. zapalensis*). Desde esa clasificación propuesta por Etheridge (1995), y hasta el trabajo de Lobo y Quinteros (2005a), no se realizaron estudios referidos a las relaciones filogenéticas del género. Sólo un estudio sobre la dieta en especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* (Espinoza *et al.*, 2004) incluye una hipótesis filogenética donde se logran observar las relaciones de algunas especies de *Phymaturus*. La hipótesis encontrada por Espinoza *et al.* (2004) recupera dentro de *Phymaturus* a dos clados: 1 (*P. indistinctus* (*P. patagonicus* *P. somuncurensis*)), y 2 ((*P. punae* *P. mallimaccii*) (*P. antofagastensis* *P. palluma*)). El primer grupo reflejaría al grupo de *P. patagonicus* y el segundo al grupo de *P. palluma* propuestos por Etheridge (1995).

Lobo y Quinteros (2005a) realizan el primer análisis filogenético exhaustivo en el género *Phymaturus*. Las relaciones filogenéticas de ese trabajo se establecieron utilizando 22 taxa terminales (de *Phymaturus*), de los cuales ocho correspondían a poblaciones con status taxonómico dudoso, y 133 caracteres, obteniendo cuatro diferentes topologías (como resultado de la utilización de cuatro diferentes criterios de codificación de caracteres binarios polimórficos). Como resultado general Lobo y Quinteros (2005a) muestran un consenso de mayoría de estas topologías donde se recuperan los grupos de *P. palluma* y de *P. patagonicus* (el primero con valores

de apoyo muy altos), los mismos propuestos previamente por Etheridge (1995).

Recientemente, Lobo *et al.* (2012d) re-analizan la matriz de datos de Lobo y Quinteros (2005a) aumentando taxa y caracteres (totalizando 36 taxa terminales y 206 caracteres), e incluyendo además un estudio sobre el dimorfismo sexual en especies del género. En este trabajo Lobo *et al.* (2012d) recuperan nueve diferentes topologías (como resultado de la utilización de diferentes valores de K en las búsquedas bajo pesos implicados), de las cuales describen en detalle una hipótesis donde recuperan los dos grandes grupos propuestos por Etheridge (1995), con altos valores de apoyo y recuperados también en los estudios mencionados (Espinoza *et al.*, 2004 y Lobo y Quinteros, 2005a). En este trabajo (Lobo *et al.*, 2012d) se realiza la primera descripción formal de clados dentro de los grupos de *P. palluma* y de *P. patagonicus*, encontrando cinco grupos monofiléticos dentro del primero y cuatro dentro del segundo (Tabla 7).

El análisis filogenético más actual del género es el de Morando *et al.* (2013), donde se realiza un



**Figura 7.** Curva de acumulación donde se observa el crecimiento del número de especies de *Phymaturus* descritas a lo largo de su historia taxonómica.

**Tabla 7.** Grupos propuestos dentro de *Phymaturus*. Solo se incluyen las propuestas enmarcadas en un análisis filogenético formal.

Etheridge, 1995	Lobo & Quinteros, 2005	Lobo <i>et al.</i> , 2012	Morando <i>et al.</i> , 2013
<i>palluma</i>	<i>palluma</i>	Clado E	<i>verdugo - roigorum</i>
		Clado F	
		Clado G (clado puna)	
		Clado H	<i>mallimacci</i>
		Clado I	<i>vociferator</i>
<i>patagonicus</i>	<i>patagonicus</i>	Clado A	<i>indistinctus</i>
		Clado B	<i>spurcus</i>
		Clado C	
		Clado D	<i>payuniaie</i>

análisis basado en caracteres moleculares de 12 regiones génicas diferentes. Al igual que trabajos previos, Morando *et al.* (2013) recuperan los grupos de *P. Palluma* y de *P. patagonicus* como monofiléticos, y siguiendo lo realizado por Lobo *et al.* (2012d) describe y nombra los clados recuperados dentro de estos dos macrogrupos, encontrando tres clados dentro del grupo de *P. palluma* y tres clados dentro del grupo de *P. patagonicus*.

Seguramente, el número de investigadores que se dedican/dedicarán al estudio taxonómico y/o sistemático de los Liolaemidos se incrementará con el paso de los años. Lo que llevará a un mayor desarrollo de líneas de investigación desde cualquier rama de la Biología, aumentando el conocimiento desde otras perspectivas de este grupo.

#### Lista indentada de Liolaemidae

A continuación se propone una Clasificación de Liolaemidae (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) en forma de lista indentada. Esta clasificación se basó principalmente en los trabajos de Etheridge 1995; Schulte *et al.*, 2000; Lobo, 2001, 2005; Espinoza *et al.*, 2004; Abdala, 2007, Breitman, 2011 y Lobo *et al.*, 2012d. \* Por relaciones alternativas de esto grupos ver en Ávila *et al.* (2006, 2007, 2009, 2012). # Por relaciones alternativas de estos grupos ver Quinteros (2011, 2012, 2013). Esta lista está actualizada de Lobo *et al.*, 2010b. Las especies en negrita corresponden a especies que se distribuyen en la República Argentina.

**Ctenoblepharys** (N = 1)

*adpersa*

**Phymaturus** (N = 43)

**Grupo palluma:** *aguanegra*, *alicahuense*, *antofagastensis*, *bibroni*, *darwinii*, *damasense*, *denotatus*, *dorsimaculatus*, *extrilidus*, *mallimaccii*, *maulense*, *laurenti*, *paihuanense*, *palluma*, *punae*, *roigorum*, *querque*, *verdugo*, *vociferator*, *williamsi*.

**Grupo patagonicus:** *calcogaster*, *castillensis*, *ceii*, *delheyi*, *desuetus*, *etheridgei*, *excelsus*, *felixi*, *indistinctus*, *manuelae*, *nevadoi*, *patagonicus*, *payunia*, *sinervoi*, *sitesi*, *somuncurensis*, *spectabilis*, *spurcus*, *tenebrosus*, *videlai*, *zapalensis*.

**Liolaemus** (N = 257)

**Subgénero Liolaemus sensu stricto**

**Grupo alticolor–bibronii:** *alticolor*, *abdalai*, *aparicioi*, *araucaniensis*, *bibronii*, *bitaeniatus*, *chaltin*, *curicensis*, *cyaneinotatus*, *exploratorum*, *fuscus*, *gracilis*, *incaicus*, *lativitattus*, *lemniscatus*, *pagaburoi*, *paulinae*, *puna*, *pyriphlogos*, *ramirezae*, *saxatilis*, *tacnae*, *tandiliensis*, *variegatus*, *walkeri*, *yanalcu*

**Grupo bellii:** *bellii*, *curis*, *fitzgeraldi*, *modestus*, *moradoensis*

**Grupo leopardinus:** *frassinettii*, *leopardinus*, *ramonensis*, *valdesianus*

**Grupo nigromaculatus:** *atacamensis*, *ater*, *bisignatus*, *copiapensis*, *donosoi*, *hellmichi*, *kuhlmanni*, *melaniceps*, *nigromaculatus*, *platei*, *pseudolemniscatus*, *sieversi*, *silvai*, *velosoi*, *zapallarensis*

\***Grupo kriegi:** *buergeri*, *ceii*, *cristiani*, *kriegi*

**Grupo nigroviridis:** *constanzae*, *isabelae*, *juanortizi*, *lorenzmuelleri*, *maldonadae*, *melanopleurus*, *nigroviridis*

\***Grupo elongatus:** *austromendocinus*, *antumalguen*, *burmeisteri*, *carlosgarini*, *choique*, *elongatus*, *flavipiceus*, *gununakuna*, *parvus*, *petrophilus*, *punmahuida*, *riodamas*, *shitan*, *smaug*, *thermarum*, *tregenzai*

\***Grupo capillitas:** *capillitas*, *dicktracyi*, *helioderms*, *talampaya*, *tulkas*, *umbrifer*

**Grupo pictus:** *brattstroemi*, *argentinus*, *chiloensis*, *codoceae*, *major*, *pictus*, *septentrionalis*, *talcanensis*, *tenuis*, *coeruleus*, *neuquensis*

#**Grupo robertmertensi:** *chiliensis*, *nitidus*, *robertmertensi*, *sanjuanensis*

#**Grupo gravenhorstii:** *cyanogaster*, *gravenhorsti*, *schroederi*

**Grupo monticola:** *monticola*, *confusus*

**Grupo chillanensis:** *chillanensis*, *villaricensis*

**Subgénero Eulaemus**

**Sección lineomaculatus**

**Grupo lineomaculatus:** *avilae*, *lineomaculatus*, *hatcheri*, *kolengh*, *morandae*, *silvanae*

**Clado sin nombrar**

**Grupo magellanicus:** *caparensis*, *magellanicus*

**Grupo archeforus–kingii:** *archeforus*, *baguali*, *chacabucoense*, *escarchadosi*, *gallardoi*, *kingii*, *sarmiento*, *scolaroi*, *somuncurae*, *tari*, *tristis*, *uptoni*, *zullyi*

**Sección montanus**

**Serie montanus:** *andinus*, *annectens*, *audituvelatus*, *cazaniae*, *chlorosticus*, *disjunctus*, *dorbignyi*, *duellmani*, *eleodori*, *erguetae*, *erroneous*, *etheridgei*, *fabiani*, *famatinae*, *filiorum*, *fittkaui*, *forsteri*, *foxi*, *graciela*, *griseus*, *hajeki*, *halonastes*, *huacahuasicus*, *huayra*, *insolitus*, *inti*, *islugensis*, *jamesi*, *pachecoi*, *juanortizi*, *lopezi*, *manueli*, *melanogaster*, *molinai*, *montanus*, *multicolor*, *nigriceps*, *orientalis*, *ortizi*, *orko*, *pantherinus*, *patriciaturrae*, *pleopholis*, *poconchilensis*, *poecilochromus*, *polystictus*, *porosus*, *pulcherrimus*, *puritamensis*, *reichei*, *roberto*, *robustus*, *rosenmanni*, *ruibali*, *schmidti*, *scrocchii*, *signifier*, *stolzmanni*, *thomasi*, *torresi*, *tropidonotus*, *vallecurensis*, *vulcanus*, *williamsi*

**Serie *boulengeri***\* **Grupo *anomalus*: *acostai, anomalus, ditadai, lentus, millcayac, pipanaco, pseudoanomalus*****Grupo *chacoensis*****Grupo *melanops*****Grupo *goetschi*: *josei, martorii, puelche*****Clado *cuyanus*: *cuyanus, donosobarrosi, goetschi, mapuche*****Clado *fitzingerii*: *camarones, canqueli, casamiquelai, chehuachekenk, dumerili, fitzingerii, melanops, morenoi, purul, sehuen, tromen, xanthoviridis***\* **Grupo *telsen*: *boulengeri, hermannunezi, inacayali, lobo, rothi, sagei, senguier, sitesi, tehuelche, telsen*****Grupo *laurenti*****Grupo *darwinii*: *abauca, cinereus, diaguita, espinozai, koslowskyi, montanezi, pacha, quilmes, uspollatensis*****Clado *ornatus*: *albiceps, calchaqui, crepuscularis, irregularis, lavillai, ornatus*****Clado *grosseorum*: *chacoensis, darwinii, grosseorum, laurenti, olongasta***\* **Grupo *wiegmannii*: *arambarensis, azarai, cranwelli, cuyumhue, lutzae, multimaculatus, occipitalis, rabinoi, riojanus, salinicola, scapularis, wiegmanni*****Agradecimientos**

Los autores agradecen a Romina Semham, Sabrina Portelli, Fernando Lobo, Richard Etheridge y Juan Manuel Díaz Gómez por su ayuda en la confección del manuscrito y por discutir ideas sobre el mismo. Dos revisores realizaron comentarios y sugerencias que mejoraron sustancialmente el manuscrito.

**Literatura citada**

- Abdala, C.S. 2005. Dos nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) y redescipción de *Liolaemus boulengeri* (Koslowsky, 1898). *Cuadernos de Herpetología* 18: 3-33.
- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Abdala, C.S. & Díaz-Gómez, J.M. 2006. A new species of the *Liolaemus darwinii* group (Iguania: Liolaemidae) from Catamarca Province, Argentina. *Zootaxa* 1317: 21-33.
- Abdala, C.S., Quinteros, A.S., Arias, F. Portelli, S. & Palavecino, A.P. 2011. A new species of the *Liolaemus darwinii* group (Iguania: Liolaemidae) from Salta Province, Argentina. *Zootaxa* 2968: 26-38.
- Abdala, C.S., Acosta J. L., Acosta, J.C.; Álvarez, B.B., Arias, F., Avila, L.J., Blanco, M.G., Bonino, M., Boretto, J.M., Brancatelli, G., Breitman, M.F., Cabrera, M.R., Cairo, S., Corbalán, V., Hernando, A., Iburgüengoytia, N.R., Kacoliris, F., Laspiur, A., Montero, R., Morando, M., Pelegrin, N., Fulvio Pérez, C.H., Quinteros, A.S., Semhan, R.V., Tedesco, M.E., Vega, L. & Zalba, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 215-248.
- Abdala C.S., Semhan, R.V., Moreno Azocar, D.L., Bonino, M., Paz, M.M. & Cruz, F. 2012. Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonic clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the description of three new taxa. *Zootaxa* 3163: 1-32.
- Abdala, C.S., Díaz Gómez, J.M. & Heredia, V.I.J. 2012. From the far reaches of Patagonia: New phylogenetic analyses and description of two new species of the *Liolaemus fitzingerii* clade (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3301, 34-60.
- Abdala, C. S. & Juárez, V. 2013. Taxonomía y filogenia de un grupo de lagartos amenazados: el grupo de *Liolaemus anomalus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 27: 109-153.
- Abdala, V., Abdala, C. & Tulli, M.J. 2006. Muscular characters in the phylogeny of *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaemidae): a reappraisal. *Zootaxa* 1205: 55-68.
- Acosta, J.C., Avila, L.J. & Blanco, G. 1996. Ecología de *Liolaemus boulengeri* (Sauria: Tropiduridae) en el noroeste de la estepa patagónica (Ing. Jacobacci, Rio Negro, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 9: 100-107.
- Ahl, E. 1925. Neue Iguaniden aus dem Zoologischen Museum Berlin. *Zoologischer Anzeiger* 62: 85-88.
- Aparicio, J. & Ocampo, M. 2010. *Liolaemus* grupo *montanus* Etheridge, 1995 (Iguania – Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 4: 133-135.
- Aun, L. & Martori, R. 1998. Reproducción y dieta de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993. *Cuadernos de Herpetología* 12: 1-9.
- Avila, L.J.; Montero, R.; Morando, M.; Tedesco, M.E.; Acosta, J.C.; Federico, L.; Lobo, F. & Vega, L. 2000. Categorización de las lagartijas y anfisbenas de Argentina. *En: Lavilla, E.O.; Richard, E. & Scrocchi, G. (eds.). Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.*
- Ávila, L.J.; Morando, M.; Perez, C.H.F. & Sites, Jr., J.W. 2004. Phylogenetic relationships of lizards of the *Liolaemus petrophilus* group (Squamata, Liolaemidae), with description of two new species from western Argentina. *Herpetologica* 60: 187-203.
- Ávila, L.J., Morando, M. & Sites Jr., J.W. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the

- Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Ávila, L.J., Morando, M., Pérez, C.H.F. & Sites Jr., J.W. 2007. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Liolaemini) from southern Mendoza province, Argentina. *Zootaxa* 1452: 43-54.
- Ávila, L.J., Morando, M. & Sites Jr., J.W. 2008. New species of the iguanian lizard genus *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Herpetology* 42: 186-196.
- Ávila, L.J.; Morando, M.; Perez, D.R. & Sites, Jr., J.W. 2009. A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmannii* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa* 2234: 39-45
- Ávila, L.J., Martínez, L.E. & Morando, M. 2011. Lista de las lagartijas y anfisbaenas de Argentina: una actualización. Los que se van, Buenos Aires.
- Ávila, L.J.; Pérez, C.H.F.; Medina, C.D.; Sites, J.W., JR., & Morando, M. 2012. A new species of lizard of the *Liolaemus elongatus* clade (Reptilia: Iguania: Liolaemini) from Curi Leuvu River Valley, northern Patagonia, Neuquén, Argentina. *Zootaxa*: 37-52.
- Ávila, L. J., Martínez, L. E. & Morando, M. 2013. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa* 3616: 201-238.
- Barbour, T. 1921. On a small collection of reptiles from Argentina. *Proceedings of Biological Society of Washington* 34: 139-142.
- Bell, T. 1843. Reptiles, Part V. *En: Darwin, C. (ed.). The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under command of Captain Fitzroy, R.N., during the years 1832 to 1836.* Smith, Elder & Co., London.
- Bonino, M.F.; Moreno Azócar D.L.; Tulli M. J.; Abdala C. S.; Perotti M.G. & Cruz, F.B. 2011. Running in cold weather: morphology, thermal biology and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). *Journal of Experimental Zoology part A-Ecological Genetics and Physiology* 315: 495-503.
- Boretto, J.M. & Ibarzüengoytía, N.R. 2006. Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27: 25-36.
- Boretto, J.M.; Ibarzüengoytía, N.R.; Acosta, J.C.; Blanco, G.M.; Villavicencio, J. & Marinero, J.A. 2007. Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28: 427-432.
- Boulenger, G.A. 1885a. Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). Volume 2. Iguanidae, Xenosauridae, Zonuridae, Anguillidae, Anellidae, Helodermatidae, Varanidae, Xantusiidae, Teiidae. London: Printed by Order of the Trustees.
- Boulenger, G.A. 1885b. A list of reptiles and batrachians from the Province Rio Grande do Sul, Brazil, sent to the Natural-History Museum by Dr. H. von Ihering. *Annals and Magazine of Natural History, Series 5* 16: 191-196.
- Boulenger, G.A. 1891. Description of a new lizard of the genus *Ctenoblepharis* from Chili. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1891: 3.
- Boulenger, G.A. 1902. Descriptions of new batrachians and reptiles from the Andes of Peru and Bolivia. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7* 10: 394-402.
- Breitman, M.F., Ávila, L.J., Sites Jr., J.W. & Morando, M. 2011. Lizards from the end of the world: phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 365-376.
- Burmeister, H. 1861. Reise durch die La Plata-Staaten mit besonderer Rücksicht auf die Physische Beschaffenheit und den Culturzustand der Argentinische Republik. Ausgeführt in den Jahren 1857, 1858, 1859 un 1860. Volume 2.
- Burt, C.E. & Burt, M.D. 1931. South American lizards in the collection of the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 61: 227-395.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Segunda edición. Monografía 13, serie biología. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Organización de los Estados Americanos.
- Cabrera P.; Scrocchi G.J. & Cruz, F.B. 2013. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (Sauria: Liolaemidae): morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger* 252: 299-306.
- Cánovas, M.G.; Acosta, J.C.; Villavicencio, H.J. & Marinero, A.J. 2006. Dimorfismo sexual y morfometría de una población de *Liolaemus olongasta* (Iguania: Liolaeminae) en la Laja, Albardón, San Juan, República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 19: 57-61.
- Cei, J.M. 1974. Two new species of *Ctenoblepharis* (Reptilia, Iguanidae) from the arid environments of the central Argentina (Mendoza Province). *Journal of Herpetology* 8: 71-75.
- Cei, J.M. 1979. Remarks on the South American iguanid lizard *Liolaemus anomalus* Koslowsky, and the synonymy of *Phrynosaura wernerii* Müller (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 13: 183-186.
- Cei, J.M. 1980. New endemic iguanid lizards from the Famatina Mountains of western Argentina. *Journal of Herpetology* 14: 57-64.
- Cei, J.M. 1983. Una nueva subespecie de *Liolaemus anomalus* de la región árida halófila de Salinas Grandes (Provincia de Córdoba, Argentina). *Deserta* 7: 172-178.
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie* 4: 1-527.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Museo Regionale di Scienze Naturale, Torino, Monografie* 14: 1-949.
- Cei, J.M. & Castro, L.P. 1973. Taxonomic and serological researches on the *Phymaturus patagonicus* complex. *Journal of Herpetology* 7: 237-247.
- Cei, J.M. & Roig, V. 1975. A new lizard from the Sierra del Nevado mountains, central Argentina. *Journal of Herpetology* 9: 256.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1980. Two new subspecies of the *Liolaemus fitzingeri* complex from Argentina. *Journal of*

- Herpetology* 14: 37-43.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1982. A new species of the Patagonian genus *Vilcunia*, with remarks on its morphology, ecology and distribution. *Journal of Herpetology* 16: 354-363.
- Cei, J.M., Etheridge, R.E. & Videla, F. 1983. Especies nuevas de iguánidos del noroeste de la provincia de San Juan (Reserva provincial San Guillermo), Argentina. *Deserta* 7: 316-323.
- Cei, J.M. & Videla, F. 2003. A new *Phymaturus* species from volcanic Cordilleran mountains of the south-western Mendoza Province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 20: 291-314.
- Cei, J.M.; Lanza, B. & Poggesi, M. 1975. On the morphology and taxonomy of *Ctenoblepharis rabinoi* Cei and *Liolaemus multimaculatus* (Duméril et Bibron) from central and eastern Argentina. *Natura Milano* 66: 101-113.
- Conrad, J.L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310: 1-182.
- Cope, E.D. 1864. On the characters of the higher groups of Reptilia Squamata and especially of the Diploglossa. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 16: 224-231.
- Cope, E.D. 1868. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Ecuador and the Upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 96-140.
- Cope, E.D. 1875. 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* 8: 159-183.
- Corbalán, V.; Scolaro, J.A. & Debandi, G. 2009. A new species of the genus *Phymaturus* of the *flagellifer* group from central-western Mendoza, Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 2021: 42-56.
- Cruz, F.B. & Ramírez Pinilla, M. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae), del Chaco occidental, Salta, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 10: 33-39.
- Cruz, F. B., Fitzgerald L., Espinoza R.E. & Schulte, J.A. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- Cruz F.B., Belver, L.; Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., Blanco, G. & Cánovas, M.G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: Phylogenetic constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112 : 425-432.
- Cruz, F.B., Antenucci, D., Luna, F., Abdala, C.S. & Vega, L.E. 2011. Energetics in Liolaemini lizards: implications of a small body size and ecological conservatism. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 181: 373-382.
- Díaz Gómez, J.M. 2007. Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian Puna. *South American Journal of Herpetology* 2: 59-68.
- Díaz Gómez, J.M. 2011. Estimating ancestral ranges: Testing methods with a clade of Neotropical lizards (Iguania: Liolaemidae). *PLoS ONE* 6: e26412.
- Díaz Gómez, J.M. & Lobo, F. 2006. Historical biogeography of a clade of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) based on ancestral areas and dispersal-vicariance analysis (DIVA). *Papéis Avulsos de Zoologia* 46: 261-274.
- Donoso-Barros, R. 1966. Reptiles de Chile. Santiago: Ediciones de la Universidad de Chile.
- Donoso-Barros, R. 1972. Contribución al conocimiento del género *Ctenoblepharis* Tschudi y *Phrynosaura* Werner (Sauria, Iguanidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 44: 129-134.
- Donoso-Barros, R. 1973a. Una nueva lagartija magallánica (Reptilia, Iguanidae). *Neotropica* 19: 163-164.
- Donoso-Barros, R. 1973b. Un nuevo saurio de Bolivia (Lacertilia Iguanidae). *Neotropica* 19: 132-134
- Donoso-Barros, R. & Cei, J.M. 1971. New lizards from the volcanic Patagonian plateau of Argentina. *Journal of Herpetology* 5: 89-95.
- Duméril, A.H.M. 1855. Reptiles, 284-296. *En: du Petit-Thouars, A.A. (ed.), Voyage autor du monde sur la frégate La Venus, pendant les années 1836-1839, commandée par Abel Dupetit-Thouars. Volume 5. Zoologie (Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Poissons) Atlas.*
- Duméril, A.M.C. & Bibron, G. 1837. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles. Volume 4. Histoire de Quarante-six Genres et de Cent Quarante-six Espèces de la Famille des Iguaniens, de l'Ordre des Sauriens. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris.*
- Escobar, C.A.; Labra, A. & Niemeyer, H.M. 2001. Chemical composition of preloacal secretions of *Liolaemus* lizards. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1677-1690.
- Espinoza, R.E.; Wiens, J.J. & Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R.E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharis adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge, R.E. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmannii* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs* 14: 293-352.
- Etheridge, R.E. & de Queiroz, K. 1988. A phylogeny of Iguanidae, 283-367. *En: Estes, R. & Pregill, G. (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California.*
- Etheridge, R. & Frost, D.R. 2010. Catalogues of the pleurodont iguanian families: Liolaemidae. Version 1 (19 May 2010). Disponible en: <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/f/Liolaemidae.pdf>> Último acceso: 7 de julio de 2013.
- Fitzinger, L.J.F.J. 1843. *Systema Reptilium. Fasciculus Primus. Wien: Braumüller et Seidel.*
- Frost, D.R. & Etheridge, R.E. 1989 A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Miscellaneous Publication University of Kansas Museum of Natural History* 81: 1-62.
- Frost, D.R.; Etheridge, R.; Janies, D. & Titus, D.A. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of Polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata:

- Iguania). *American Museum Novitates* 3343: 1-38.
- Frutos, N. & Belver, L. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993 (Iguania: Liolaemini) en el noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21: 83-92.
- Frutos, N.; Camporro, L.A. & Avila, L.J. 2007. Ámbito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana* 71: 142-149.
- Girard, C.F. 1855. Abstract of a report to Lieut. James M. Gilliss, U.S.N., upon the reptiles collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chili. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7: 226-227.
- Girard, C.F. 1858. United States Exploring Expedition During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, Under the Command of Charles Wilkes, U.S.N. Vol. 20 (Herpetology). J. B. Lippincott, Philadelphia.
- Goetsch, W. & Hellmich, W. 1932. Variabilität bei chilenischen Eidechsen und Fröschen. *Zeitschrift für Inductive Abstammungs-Vererbungslehre* 62: 67-72.
- Gravenhorst, J.L.C. 1837. Beiträge zur genauern Kenntniss einiger EidechsenGattungen. *Nova Acta Physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum Halle* 18: 712-784.
- Gray, J.E. 1845. Catalogue of the specimens of Lizards in the collection of the British Museum. London: Trustees of the British Museum.
- Guichenot, A. 1848. Reptilianos, 1-136. En: Gay, C. (ed.), *Historia Física y Política de Chile*. Volume 2 (Zoología). Maulde and Renou, Paris.
- Habit, E.M. & Ortiz, J.C. 1996. Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia: Tropiduridae). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 67: 7-14.
- Hallowell, E. 1856. Notes on the reptiles in the collection of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, by Dr. Hammond, U.S.A. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8: 221-238.
- Halloy, S. & Laurent, R.F. 1988. Notes éco-éthologiques sur *Liolaemus huacahuasicus* Laurent (Iguanidae) du Nord-Ouest argentin. *Revue Française de Aquariologie* 14: 137-144.
- Halloy, M. 1996. Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropiduridae), a South American lizard. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 32: 43-57.
- Halloy, M. 2004. Comportamiento y filogenia: un ejemplo en lagartos arenícolas del género *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Liolaemidae). *Acta zoológica lilloana* 48: 103-121.
- Halloy, M. 2012. Visual display variations in neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to sex and season. *The Herpetological Journal* 22: 265-268.
- Halloy, M.; Boretto, J.M. & Ibargüengoytía, N. 2007a. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology* 2: 141-147.
- Halloy, M.; Etheridge, R. & Burghardt, G. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12: 1-37.
- Halloy, M.; Guerra, C. & Robles, C. 2007. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): ambiguity and keeping males interested? *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 43: 110-118.
- Halloy, M. & Halloy, S. 1997. An indirect form of parental care in a high altitude viviparous lizard, *Liolaemus huacahuasicus* (Tropiduridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 33: 139.
- Halloy, M. & Robles, C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 38: 118-129.
- Halloy, M. & Robles, C. 2003. Patrones de actividad y abundancias relativas en un lagarto del noroeste argentino, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 17: 67-73.
- Halloy, M.; Robles, C. & Cuezco, F. 2006. Diet in two syntopic neotropical lizard species of *Liolaemus* (Liolaemidae): interspecific and intersexual differences. *Revista Española de Herpetología* 20: 47-56.
- Hombron, J. & Jacquinot, H. 1847. Reptiles. En: Dumont d'Urville, M.J. (ed.) *Voyage au Pole Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zéélé*. 1837-40, Paris.
- Ibargüengoytía, N.R. 2004. Prolonged cycles as a common reproductive pattern in viviparous lizards from Patagonia, Argentina. Reproductive cycle of *Phymaturus patagonicus*. *Journal of Herpetology* 38:73-79.
- Ibargüengoytía N.R. 2005. Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Arid Environments* 62: 435-448.
- Ibargüengoytía, N.R.; Acosta, J.C.; Boretto, J.M.; Villavicencio, H.J.; Marinero, J.A. & Krenz, J.D. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 620-1630.
- Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1996. Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): biennial female reproductive cycle? *Herpetological Journal* 6: 137-143.
- Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1998. Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of southern South America: plastic cycles in response to climate? *Herpetological Journal* 8: 99-105.
- Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1999. Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropiduridae). *Herpetological Journal* 9: 111-117.
- Jaksic, F.M. & Núñez, H. 1979. Escaping behavior and morphological correlates in two *Liolaemus* species of central Chile (Lacertilia: Iguanidae). *Oecologia* 42: 119-122.
- Kacolis, F.; Williams, J.D.; Ruiz de Arcaute, C. & Cassinol, C. 2009a. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolaemidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4: 229-234.
- Kacolis, F.P.; Berkunsky, I. & Williams, J.D. 2009b. Methods for assessing population size in sand dune lizards (*Liolaemus multimaculatus*). *Herpetologica* 65: 219-226.
- Kacolis, F.; Guerrero, E. & Williams, J. 2009c. Nadando debajo de la arena: observaciones sobre un peculiar comportamiento en *Liolaemus multimaculatus*. *Cuadernos de Herpetología* 23: 97-99.
- Koslowsky, J. 1896. Sobre algunos reptiles de patagonia y otras

- regiones Argentinas. *Revista del Museo de La Plata* 7: 447-457.
- Koslowsky, J. 1898. Enumeración sistemática y distribución de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 8: 161-200.
- Kozykariski, M.L.; Belver, L.C. & Avila, L.J. 2011. Diet of the desert lizard *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemini) in northern La Rioja Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 1237-1239.
- Labra, A. 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology* 112: 993-999.
- Labra, A., Beltrán, S. & Niemeyer, H.M. 2001. Chemical exploratory behavior in the lizard *Liolaemus bellii*. *Journal of Herpetology* 35: 51-55.
- Labra, A., Escobar, C.A., Aguilar, P.M. & Niemeyer, H.M. 2002. Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 141-147.
- Labra, A. & Niemeyer, H.M. 1999. Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1799-1811.
- Lambrot, M. 1985. Variación morfológica dentro y entre dos razas cromosómicas de *Liolaemus monticola* (Iguanidae) separadas por una barrera biogeográfica. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 18: R-143.
- Lambrot, M. 1991. Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by riverine barriers in the Andean Range. *Copeia* 1991: 1044-1059.
- Lambrot, M. 1993. Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. *Evolución Biológica, Bogotá* 7: 133-151.
- Laspiur, A. & Acosta, J.C. 2007. Dimorfismo sexual de *Liolaemus cuyanus* Cei & Sclaro, 1980 (Iguania: Liolaemidae) en una población de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología* 14: 47-50.
- Laspiur, A.; Ripoll, Y. & Acosta, J.C. 2006. Dimorfismo sexual de *Liolaemus riojanus* (Iguania: Liolaemidae) en una población de un desierto arenoso del Monte de San Juan, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 20: 87-94.
- Laurent, R.F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1: 15-18.
- Laurent, R.F. 1984. Fenogramas de algunas especies representativas del género *Liolaemus* y géneros vecinos (Iguanidae, Reptilia). *Acta Zoologica Lilloana* 38: 5-17.
- Laurent, R.F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 1: 1-37.
- Laurent, R.F. 1992. Reflexiones sobre las ventajas y los defectos del cladismo. *Acta Zoologica Lilloana* 41: 1-3.
- Laurent, R.F. 1995. A tentative arrangement of subgenera of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 31: 10-14.
- Lesson, R.P. 1830. Observations générales sur les reptiles recueillis dan la voyage de la corvette La Coquille, 1-66. En: Duperrey, L.I. (ed.), Voyage autour du Monde, exécuté par Ordre du Roi, sur la Corvette de sa Majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824, 1825. Volume 2 (Zoologie) and Atlas. Tome 2, Partie 1, Chapt. 9, Livraison 17. Arthur Bertrand, Paris.
- Lobo, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 11: 137-150.
- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro grupo *chiliensis* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoologica Lilloana* 49: 65-87.
- Lobo, F. & Abdala, C. 2002. La información cladística de un set de datos morfológicos en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 16: 137-150.
- Lobo, F. & Abdala, C.S. 2007. Descripción de una nueva especie de *Phymaturus* del grupo de *P. palluma* de la provincia de Mendoza, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21: 103-113.
- Lobo, F. & Quinteros, S. 2005a. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia* 45: 143-177.
- Lobo, F. & Quinteros, S. 2005b. Taxonomic studies of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae): Redescription of *Phymaturus patagonicus* Koslowsky 1898, and revalidation and redescription of *Phymaturus spurcus* Barbour 1921. *Journal of Herpetology* 39: 535-540.
- Lobo, F.; Abdala, C.S. & Valdecantos, S. 2010a. Taxonomic studies of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae): Description of four new species. *South American Journal of Herpetology* 5: 102-126.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E. & Quinteros, S. 2010b. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for Liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1-30.
- Lobo, F.; Cruz, F.B. & Abdala, C. 2012. Multiple lines of evidence show that *Phymaturus agilis* Sclaro, Ibargüengoytia, and Pincheira-Donoso, 2008 is a junior synonym of *Phymaturus spectabilis* Lobo & Quinteros, 2005. *Cuadernos de Herpetología* 26: 21-27.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E.; Sanabria, E.A. & Quiroga, L.B. 2012. A new *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from the southern extreme of the Argentine Puna. *Copeia* 2012: 12-22.
- Lobo, F.; Nenda, S.J. & Slodki, D. 2012. A new lizard of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Argentina. *Herpetologica* 68: 121-133.
- Lobo, F.; Abdala, C.S. & Valdecantos, S. 2012. Morphological diversity and phylogenetic relationships within a South-American clade of iguanian lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zootaxa* 3315: 1-41.
- Lobo, F.; Laspiur, A. & Acosta, J.C. 2013. Description of new Andean species of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Northwestern Argentina. *Zootaxa* 3683: 117-132.
- Marinero, J.A.; Acosta, J.C.; Buff, R. & Gomez, P. 2005. *Liolaemus sanjuanensis*. Reproduction. *Herpetological Review* 36: 452.
- Martins E.P.; Labra, A.; Halloy, M. & Thompson, J.T. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- Martínez, L.E.; Ávila, L.J.; Pérez, C.H.F.; Pérez, D.R.; Sites, Jr., J.W. & Morando, M. 2011. A new species of *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) endemic to the Auca Mahuida volcano, Northwestern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3010: 31-46.
- Martori, R. & Aun, L. 2010. Reproducción y variación de grupos de tamaño en una población de *Liolaemus koslowskyi* (Squamata: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 24: 39-55.
- Martori, R.A. & Aun, L. 1997. Reproduction and fat body cycle

- of *Liolaemus wiegmanni* in central Argentina. *Journal of Herpetology* 31: 578-581.
- Marx, H. 1960. A new iguanid lizard of the genus *Ctenoblepharis*. *Fieldiana Zoology* 39: 407-409.
- Meyer, F.A.A. 1795. Synopsis Reptilium Novam ipsorum Sistens Generum Methodum, nec non Gottingensium hujus Ordinis Animalium Enumerationem.
- Molina, G.I. 1782. Saggio sulla Storia Naturale del Chili. Bologne: Stamperia di S. Tommaso d'Aquino.
- Morando, M. 2004. Sistemática y filogenia de grupos de especies de los géneros *Phymaturus* y *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae: Liolaemidae). Tesis Doctoral Universidad Nacional de Tucumán.
- Morando, M.; Ávila, L.J. & Sites, Jr., J.W. 2003. Sampling strategies for delimiting species: genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian. South America. *Systematic Biology* 52: 159-185.
- Morando, M.; Ávila, L.J.; Baker, J. & Sites, Jr., J. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for introgression on incomplete lineage sorting. *Evolution* 58: 842-861.
- Morando, M.; Avila, L.J.; Turner, C.R. & Sites, Jr., J.W. 2007. Molecular evidence for a species complex in the Patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43:952-973.
- Morando, M.; Avila, L.J.; Perez, C.H.F.; Hawkins, M.A. & Sites, Jr., J.W. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): Implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 694-714.
- Moreno Azócar D.L.; Vanhooydonck B.; Bonino M.F.; Perotti M.G.; Abdala C.S.; Schulte J.A. & Cruz, F.B. 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171: 773-788.
- Müller, L. 1928. Herpetologische Mitteilungen. *Zoologischer Anzeiger* 77: 61-84.
- Müller, L. & Hellmich, W. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. VIII. Bemerkungen über *Liolaemus tenuis* (Duméril et Bibron). *Zoologischer Anzeiger* 104: 304-310.
- Navarro, J. & Núñez, H. 1992. Acerca de la ausencia de poros prelocales en *Liolaemus cristiani*, nominación del alotipo y cariotipo de la especie. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 323: 35-38.
- Núñez, H. & Jaksic, F. 1992. Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 43: 63-91.
- Núñez, H. & Yáñez, J.L. 1983. *Ctenoblepharis audituvelatus* new species, a lizard from northern Chile (Reptilia: Iguanidae). *Copeia* 1983: 454-457.
- Núñez, H. & Yáñez, J. 1984. *Abas* y *Velosaura* nuevos géneros de lagartos Iguanidae y proposiciones sistemáticas respecto de los grupos aliados (Reptilia: Squamata). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural Chile* 40: 97-105.
- Núñez, H.; Veloso, A.; Espejo, P.; Veloso, C.; Cortés, A. & Araya, S. 2010. Nuevas especies de *Phymaturus* (grupo *palluma*) para la zona Cordillerana Central de Chile (Reptilia, Sauria, Liolaemidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 59: 41-74.
- Núñez, H.; Navarro, J.; Garin, C.; Pincheira-Donoso, D. & Meriggio, D. 2003. *Phrynosaura manueli* and *Phrynosaura torresi*, new species of lizards from northern Chile (Squamata: Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 52: 67-88.
- O'Grady, S.P.; Morando, M.; Avila, L. & Dearing, M.D. 2005. Correlating diet and digestive tract specialization: Examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology* 108: 201-210.
- Ortiz, J.C. 1981. Estudio multivariado de las especies de *Liolaemus* del grupo nigromaculatus (Squamata, Iguanidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 14: 247-265.
- Ortiz, J.C. 1994. Una nueva especie de lagarto altoandino del género *Liolaemus* (Sauria, Tropicuridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 65: 191-195.
- Paz, M. 2012. Actualización filogenética del grupo de *Liolaemus boulengeri* (Iguania: Liolaemidae). Tesina de Licenciatura. Universidad Nacional de Tucumán.
- Pellegrin, J. 1909. Description de cinq lézards nouveaux des hauts plateaux du Pérou et de la Bolivie, appartenant au genre *Liolaemus*. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Paris* 15: 324-329.
- Pereyra, E.A. 1985. Nuevo iguánido del género *Phymaturus* del noroeste Argentino. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 2: 3-4.
- Pereyra, E.A. 1992. Nueva especie de lagarto andino: *Liolaemus vallecurensis* (Tropicuridae, Liolaeminae). *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural Santiago* 321: 10-14.
- Pincheira-Donoso, D. 2004. Una nueva especie del género *Phymaturus* (Iguania: Tropicuridae: Liolaemini) del centro-sur de Chile. *Multequina* 13: 57-70.
- Pincheira-Donoso, D. & Núñez, H. 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus* (Iguanidae Tropicuridae, Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional. Museo Nacional de Historia Natural* 59: 7-486.
- Pincheira-Donoso, D.; Scolaro, J.A. & Schulte II, J.A. 2007. The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: Molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. *Zootaxa* 1452: 25-42.
- Pincheira-Donoso, D.; Scolaro, J.A. & Sura, P. 2008. A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa* 1800: 1-85.
- Pyron, R.A.; Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *Evolutionary Biology* 13:
- Quinteros, A.S. 2011. Filogenia morfológica y molecular del grupo *alticolor* (Iguania: Liolaemidae). Evolución de caracteres del dimorfismo sexual. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- Quinteros, A.S. 2012. Taxonomy of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae), with descriptions of two new species. *Herpetologica* 68: 100-120.
- Quinteros, A.S. 2013. A morphology-based phylogeny of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3670: 1-32.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1991. Estudio histológico de los tractos reproductivos y actividad cíclica anual reproductiva de

- machos y hembras de dos especies del género *Liolaemus* (Reptilia, Sauria, Iguanidae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1991. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus*. *Journal of Herpetology* 25: 205-208.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1992. Variaciones histológicas en los tractos reproductivos de hembras de algunas especies ovíparas de *Liolaemus* (Reptilia: Iguanidae) en diferentes estados de actividad reproductiva. *Acta Zoológica Lilloana* 42: 115-122.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1994. Reproductive and fat body cycles of the oviparous lizard *Liolaemus scapularis*. *Journal of Herpetology*, 28: 521-524.
- Robles, C. & Halloy, M. 2008. Seven-year relative abundance in two syntopic neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* and *L. ramirezae* (Liolaemidae), from Northwestern Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 22: 73-79.
- Robles, C. & Halloy, M. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 4: 253-258.
- Robles, C. & Halloy, M. 2010. Core area overlap in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to territoriality and reproductive strategy. *The Herpetological Journal* 20: 243-248.
- Robles, C. & Halloy, M. 2012. Lack of evidence for mate choice in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): weight, color and familiarity. *Salamandra* 48: 115-121.
- Rocha, C.F.D. 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do habitat de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). *Anais do Seminário Regional de Ecologia de São Carlos* 6: 269-281.
- Rocha, C.F.D. 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 23: 292-294.
- Rocha, C.F.D. 1990. Reproductive effort in the Brazilian sand lizard *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). *Ciência e Cultura São Paulo* 42: 1203-1206.
- Salica, M.J. & Halloy, M. 2009. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to reproductive state. *Revista Española de Herpetología* 23: 141-149.
- Schulte, J.A.; Macey, J.R.; Espinoza, R.E. & Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Schulte, J. A.; Valladares, J.P & Larson, A. 2003. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanians lizards. *Herpetologica* 59: 399-419.
- Schulte II, J.A.; Losos, J.B.; Cruz, F.B. & Nuñez, H. 2004. The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini) *Journal of Evolutionary Biology* 17: 408-420.
- Scolaro, J.A. & Cej, J.M. 2003. Una excepcional nueva especie de *Phymaturus* de la precordillera de Chubut, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Facena* 19: 157-162.
- Scolaro, J.A. & Iburgüengoytía, N.R. 2008. A new fragment for the understanding of the puzzling evolutive process of the *Phymaturus* genus: a new species of the patagonicus group from Patagonia, Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 1939: 38-50.
- Scolaro, J.A.; Iburgüengoytía, N.R. & Pincheira-Donoso, D. 2008. When starvation challenges the tradition of niche conservatism: On a new species of the saxicolous genus *Phymaturus* from Patagonia Argentina with pseudo arboreal foraging behaviour (Iguania, Liolaemidae). *Zootaxa* 1786: 48-60.
- Scolaro, J.A. & Pincheira-Donoso, D. 2010. Lizards at the end of the world: Two new species of *Phymaturus* of the patagonicus clade (Squamata, Liolaemidae) revealed in southern Patagonia of Argentina. *Zootaxa* 2393: 17-32.
- Scolaro, J.A. & Tappari, O.F. 2009. Una nueva especie del género *Phymaturus* del "grupo patagonicus" en los afloramientos rocosos del sudoeste de la provincia de Río Negro, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Naturalia Patagónica* 5: 80-93.
- Scolaro, J.A.; Méndez de la Cruz, F. & Iburgüengoytía, N. 2012. A new *Phymaturus* of the patagonicus clade (Squamata, Liolaemidae) revealed in southern Patagonia of Argentina. *Zootaxa* 3451: 17-30.
- Scrocchi, G.J.; Abdala, C.S. Nori, J. & Zaher, H. 2010. Reptiles de la provincia de Río Negro, Argentina. Fondo Editorial Rionegrino, Viedma.
- Semhan, R.V.; Halloy, M. & Abdala, C.S. 2013. Diet and reproductive states in a high altitude Neotropical lizard, *Liolaemus crepuscularis* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 8: 102-108.
- Shreve, B. 1941. Notes on Ecuadorian and Peruvian reptiles and amphibians with descriptions of new forms. *Proceedings of the New England Zoological Club* 18: 71-83.
- Steindachner, F. 1867. Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. 3. Reptilien. Wien: K. K. Hof- und Staatsdruckerei.
- Steindachner, F. 1891. Über einige neue und seltene Reptilien- und Amphibien-Arten. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch Naturwissenschaftliche Classe* 100: 289-314.
- Tiedemann, F. & Häupl, M. 1980. Typenkatalog der Herpetologischen Sammlung Teil II: Reptilia. *Kataloge der Wissenschaftlichen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien* 4: 5-70.
- Townsend, T.M.; Mulcahy, D.G.; Noonan, B.P.; Sites Jr., J.W.; Kuczynski, C.A.; Wiens, J.J. & Reeder, T.W. 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 363-380.
- Troncoso-Palacios, J.; Lobo, F.; Etheridge, R.; Acosta, J.C. & Laspiur, A. 2013. The rediscovery of *Oplurusibroni* Guichenot, 1848 a valid species of the liolaemid genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3652: 547-561.
- Tschudi, J.J. 1845. Reptilium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraquae observata vel collecta sunt in itinere a Dr. J. J. de Tschudi. *Archiv für Naturgeschichte* 11: 150-170.
- Tulli, M.J.; Abdala, V. & Cruz, F.B. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in

- Liolaemini lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 843-855.
- Tulli, M.J.; Abdala, V. & Cruz, F.B. 2012. Effects of different substrates on sprint performance of lizards. *Journal of Experimental Biology* 215: 774-784.
- Valdecantos M.S.; Lobo, F. & Martínez, V. 2007. Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 21: 31-44.
- Valdecantos, M.S. & Lobo, F. 2007. Dimorfismo sexual en *Liolaemus multicolor* y *L. irregularis* (Iguania: Liolaemidae). *Revista Española de Herpetología* 21: 55-69.
- Valdecantos, M.S.; Martínez, V.; Lobo, F.J. & Cruz, F.B. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38: 126-134.
- Valladares, J.P.; Etheridge, R.E.; Schulte II, J.A.; Manriquez, G. & Spotorno, A. 2002. Nueva especie de lagartija del norte de Chile, *Liolaemus molinai* (Reptilia: Liolaeminae). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 473-489.
- Vega, L.E. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 7: 49-53.
- Vega, L. & Bellagamba, P.J. 2005. Ciclo reproductivo de *Liolaemus gracilis* Bell, 1843 (Iguanidae: Tropiduridae) en las dunas costeras de Buenos Aires, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 18:3-13.
- Veloso, A.; Sallaberry, M.; Navarro, J.; Iturra, P.; Valencia, J.; Penna, M. & Díaz, N. 1982. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. *En: El Hombre y Los Ecosistemas de Montaña*, 135-268. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, Montevideo.
- Vidal, M.A.; Ortiz, J.A.; Ramírez, C.C. & Lamborot, M. 2005. Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis*. *Amphibia-Reptilia* 26: 343-351.
- Videla, F. 1983. Hábitos alimentarios en iguánidos del oeste árido de la Argentina. *Deserta* 7: 192-202.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Cánovas, M.G. & Marinero, J.A. 2003. Dimorfismo sexual de *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemidae) en el centro-oeste de Argentina. *Revista Española de Herpetología* 17: 87-92.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Cánovas, M.G. & Marinero, J.A. 2007. *Liolaemus pseudoanomalus*. Reproduction. *Herpetological Review* 38: 79-80.
- Werner, F. 1898. Die Reptilien und Batrachier der Sammlung Plate. *Zoologische Jahrbücher. Supplementheft. Jena* 4: 244-278.
- Werner, F. 1904. Reptilien und Batrachien, Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreisen 1892/93. I. Band. Allgemeines, Chordonier, Echinodermen unhd Coelenteraten 9: 1-21.
- Werner, F. 1907. Estudios sobre reptiles chilenos. *Anales de la Universidad de Chile* 121: 147-155.
- Werner, F. 1910. Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums im Hamburg II. Eidechsen. *Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg* 27: 1-46.
- Wiegmann, A.F.A. 1834. Herpetologica Mexicana seu descriptio amphibiorum Novae Hispaniae quae itineribus comitis de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. Schiede in Museum Zoologicum Berolinense pervenerunt. Pars prima, Saurorum species amplectens, adiecto Systematis Saurorum Prodromo, additisque multis in hunc amphibiorum ordinem observationibus.
- Young-Downey, A.R. 1998. Phylogenetic studies on *Liolaemus* (Sauria: Tropiduridae): an interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. Ph.D. University of Miami, Coral Gables, Florida.

# Lagartijas de la provincia de Santa Cruz, Argentina: distribución geográfica, diversidad genética y estado de conservación

María Florencia Breitman<sup>1</sup>, Ignacio Minoli<sup>1</sup>, Luciano J. Avila<sup>1</sup>, Cintia D. Medina<sup>1</sup>, Jack W. Sites, Jr.<sup>2</sup>, Mariana Morando<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Grupo de Herpetología Patagónica, CENPAT-CONICET, Boulevard Almirante Brown 2915, U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

<sup>2</sup> Departamento de Biología y Museo de Ciencias Naturales M.L. Bean, 401 WIDB, Universidad Brigham Young, 84602, Provo, Utah, Estados Unidos de América.

Recibido: 07 Julio 2013

Revisado: 08 Agosto 2013

Aceptado: 05 Noviembre 2013

Editor Asociado: J. Goldberg

(Comisión Directiva AHA)

## RESUMEN

Este trabajo resume las características geográficas, genéticas y de conservación de los saurios de la provincia de Santa Cruz; se presentan también comentarios acerca del estado del arte de la investigación en la provincia y las perspectivas futuras de los mismos. Utilizando ~ 1500 registros de presencia, se realiza un inventario biológico actualizado y se incluyen mapas de distribución, fotografías de las especies, comentarios genéticos y estatus de conservación para las lagartijas de Santa Cruz. El número de especies de lagartijas distribuidas en esta provincia es de 29 (27 especies y dos subespecies), sin embargo tres de éstas no presentan registros actuales. En base a los patrones genéticos se identifican al menos diez especies candidatas, linajes no descritos que poseen suficiente diferenciación genética como para representar especies nuevas, cuyo estatus específico tiene que ser evaluado en futuras investigaciones. Este trabajo combina la información tradicionalmente presentada en inventarios biológicos con información genética, de distribución y estatus de conservación. Más allá de la novedosa integración realizada, este trabajo tiene la potencialidad de guiar el desarrollo de estudios detallados, en los que se puedan identificar (entre otras) zonas tanto para conservación como para explotación sustentable, así como también puede acelerar la descripción de nuevos taxa llenando los vacíos en el conocimiento de la taxonomía alfa.

Palabras clave: Inventario; Liolaemini; Patagonia; Patrones génicos; Taxonomía alfa.

## ABSTRACT

In this paper we present a revision of the geographic distribution, genetic characteristics and conservation status of lizards from the Santa Cruz province. We summarize the state-of-the-art in herpetological research, as well as future directions for research in this province. We present an updated checklist using ~1500 records of lizards, and include distributional maps, species photographs, comments on genetic variability and the conservation status of all recognized taxa. Twenty-nine species of lizards (27 species and two subspecies) are cited for this territory, although three of them lack of recent references, and from the genetic patterns we identify at least ten candidate species. These are defined as non-described lineages characterized by sufficient genetic differentiation to likely represent new species, but intensive taxonomic work is needed in order to confirm their specific status. In combining traditional information presented in checklists with genetic data, distributional patterns, and conservation status, we hope that this novel data integration approach will lead other investigators to develop similar studies. These types of studies represent the first step towards identification of priority conservation areas, as well as identification of those that are more appropriate for intense anthropogenic use; moreover this study will accelerate the description of new taxa, thereby filling gaps in alpha taxonomic knowledge.

Key words: Check list; Liolaemini; Patagonia; Genetic patterns; Alfa taxonomy.

## Introducción

La Patagonia es la región más austral de América del Sur continental y su geografía se caracteriza por la presencia de estepas y semidesiertos, llanos, mesetas y serranías. Esta región ha sido modificada por la actividad humana desde fines del siglo XIX y en la actualidad se enfrenta a cambios ambientales cuyo impacto sobre la biodiversidad es de compleja evaluación. La desertificación ha sido uno de los principales problemas ambientales de la Patagonia de los últimos 100 años, provocada casi exclusivamente por el sobrepastoreo ovino (Paruelo y Aguiar, 2003; Paruelo *et al.*, 2006). La desertificación, sumada a otros factores, provocó la extinción local de especies, modificó la estructura de la vegetación, aumentó la erosión del suelo y disminuyó la productividad biológica del ecosistema (Paruelo y Aguiar, 2003; Paruelo *et al.*, 2006). Sin embargo, en los últimos años nuevos impactos se suman a este proceso de degradación ambiental, los cuales incluyen proyectos de extracción de petróleo (<http://www.argentinalibredefracking.org/>), la expansión de la minería a gran escala y a cielo abierto (<http://www.ongamiradespierta.com.ar/>), y el emprendimiento de proyectos hidroeléctricos ([http://es.wikibooks.org/wiki/Impactos\\_ambientales/Proyectos\\_hidroel%C3%A9ctricos](http://es.wikibooks.org/wiki/Impactos_ambientales/Proyectos_hidroel%C3%A9ctricos)). El efecto negativo de estas prácticas se verá amplificado por el cambio climático global, que tiene y tendrá fuertes consecuencias para las lagartijas de Patagonia (Sinervo *et al.*, 2010; Bonino, 2013), área donde la información acerca de las dinámicas de los sistemas naturales es aún escasa (Pascual *et al.*, 1998).

A pesar de la singularidad de la biodiversidad patagónica, y al hecho de que se encuentra enormemente afectada por las actividades humanas, el conocimiento que poseemos de la misma es aún escaso y fragmentario; lo que se refleja, por ejemplo, en la escasez de inventarios biológicos y en la poca información genética, geográfica y de límites de especies de los taxa que la habitan. Los inventarios básicamente resumen la riqueza de especies de ciertas zonas (Rivas *et al.*, 2012) y representan el primer paso hacia el conocimiento de la biota de una determinada unidad geográfica. El acceso a inventarios es especialmente importante para aquellas regiones donde la sistemática alfa es aún poco conocida (Pérez *et al.*, 2011). Estos inventarios, si bien son dinámicos y representan el conocimiento dado en un determinado momento de la historia

(Rivas *et al.*, 2012), son el pilar fundamental a la hora de desarrollar cualquier tipo de trabajo ambiental, biogeográfico o de conservación (Avila *et al.*, 2013a). Entre la fauna de pequeños vertebrados de la Patagonia, las lagartijas son uno de los grupos más conspicuos. A nivel mundial, estos animales son considerados organismos modelo para poner a prueba hipótesis ecológicas y evolutivas a diferentes niveles (poblaciones, comunidades) y escalas (espaciales y temporales; revisado en Camargo *et al.*, 2010). Es importante incorporar este grupo animal a los planes de manejo y de conservación de la Patagonia, debido no sólo a sus características de termorregulación y vagilidad, sino también a la importante biomasa que representan y al rol que juegan en las interrelaciones dentro de las redes tróficas (Corbalán *et al.*, 2011).

Recientemente se ha publicado un inventario biológico para Argentina, donde se presenta la lista de reptiles que habitan este territorio y las provincias donde ocurren (Avila *et al.*, 2013a), pero sin mapas detallados de distribución; lo cual dificulta la implementación de la misma a escala local/provincial. Si bien en los últimos años, se publicaron inventarios para algunas provincias del centro del país (Tiranti y Avila, 1997; Avila *et al.*, 1998; Avila y Carrizo, 2003; Corbalán y Debandi, 2008; entre otros), la disponibilidad de este tipo de información para las provincias patagónicas es todavía insuficiente (Pérez *et al.*, 2011). En general, los inventarios biológicos resumen datos de presencia (y a veces de distribución) de especies en ciertas zonas (Rivas *et al.*, 2012), lo cual es notoriamente útil; sin embargo, incorporar información acerca del estado de conservación y las características genéticas de las especies incrementaría marcadamente la utilidad de los mismos (Pauls *et al.*, 2013). De ser así, los inventarios (que resuman información de distribución, conservación y patrones genéticos) podrían consolidarse como el primer paso hacia la identificación de zonas tanto para conservación como para la explotación sustentable. Esto se debe a que la incorporación de patrones genéticos en inventarios biológicos, pondrá en evidencia las zonas que incluyen especies candidatas (o linajes todavía no descritos para la ciencia) y entonces se podrá estimar el efecto del, por ejemplo, cambio climático global sobre la biodiversidad de cierta área (Pauls *et al.*, 2013).

La presencia de lagartijas en la provincia de Santa Cruz ha sido constantemente reportada desde

hace más de dos siglos; de hecho, algunas de las primeras lagartijas descritas para la Argentina fueron las inventariadas para esta provincia (Bell, 1843). Estos primeros ejemplares provinieron de la zona de Puerto Deseado siendo coleccionados durante la expedición del Beagle; expedición ampliamente reconocida por la presencia de Charles Darwin. Desde entonces, el conocimiento acerca de las lagartijas se fue incrementando muy lentamente (Koslowsky, 1896, 1898) hasta comenzar un renacimiento que se ha extendido desde fines del siglo XX hasta el presente (resumido por Cei, 1986; pero ver Cei y Scolaro, 1996; Scolaro y Cei, 1997; Cei *et al.*, 2003; Pincheira-Donoso y Núñez, 2005; Abdala y Lobo, 2006; Kozykariski *et al.*, 2008; Feltrin *et al.*, 2009, 2010; Victoriano *et al.*, 2010; Breitman *et al.*, 2011a, b, c, 2013; entre otros). En la actualidad se desarrollan diferentes líneas de investigación para reptiles de la provincia de Santa Cruz, las cuales incluyen aspectos de conservación (Corbalán *et al.*, 2011), comportamiento (Bonino *et al.*, 2011), ecología y fisiología (Espinoza *et al.*, 2004; Iburgüengoytía y Casalins, 2007; Medina *et al.*, 2009; Iburgüengoytía *et al.*, 2010; Medina e Iburgüengoytía, 2010; Bonino *et al.*, 2011; Fernández *et al.*, 2011) y filogenéticos/filogeográficos (Avila *et al.*, 2006; Morando *et al.*, 2007; Breitman *et al.*, 2011a, 2012; Olave *et al.*, 2011); sin embargo no existe un inventario actualizado de especies donde se presenten sus distribuciones.

El presente trabajo tiene como objetivo actualizar el estado del conocimiento de la diversidad de especies de lagartijas y sus distribuciones en el extremo austral de la Patagonia, tomando como límite político el paralelo 46, debajo del cual se encuentra la Provincia de Santa Cruz, territorio que desde el punto de vista geográfico también se encuentra delimitado por el valle del Río Deseado. En este trabajo se presenta una actualización de la presencia de especies de lagartijas en Santa Cruz, se incorporan datos y mapas de distribución geográfica, patrones genéticos, estatus de conservación y fotografías. También se realizan comentarios acerca del estado del arte y futuras perspectivas de la investigación de estos animales en la provincia. El presente trabajo tendrá relevancia en el desarrollo de futuras investigaciones en la provincia.

## Materiales y Métodos

### Área de estudio

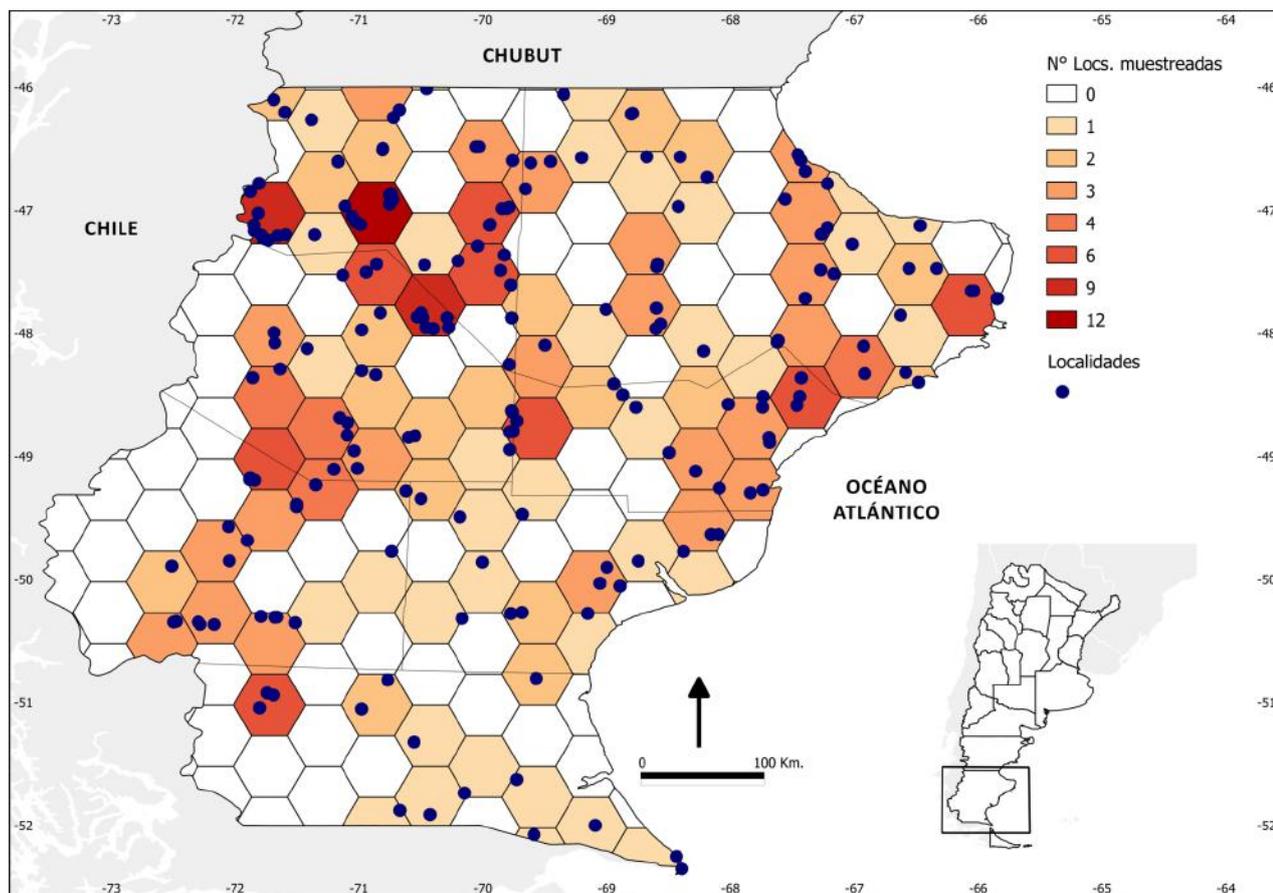
La provincia de Santa Cruz se encuentra en el ex-

tremo sur de la Patagonia Argentina (Fig. 1), entre los grados 46°–52° 23' Sur y 73° 37'–65° 44' Oeste, cubriendo aproximadamente 434.943 km<sup>2</sup>. Tres provincias fitogeográficas bien definidas se encuentran en su territorio: (a) la Provincia Patagónica, de mayor extensión, que ocupa la mayoría del territorio exceptuando la zona sur y la zona cordillerana; (b) la Provincia Altoandina, presente en las zonas montañosas del oeste; y (c) entre ambas, la Provincia Subantártica (Cabrera, 1976; Roig, 1998).

El clima en el centro y este de la provincia es árido, mientras que en el oeste (hasta 50 km al este del límite con Chile) es frío y húmedo. Las lluvias son escasas (800 mm anuales) y ocurren principalmente en otoño e invierno. Las temperaturas medias anuales varían entre 5–10 °C, oscilando en enero entre 12–20 °C y en julio entre -15– -7 °C. Este área se caracteriza por la presencia de fuertes vientos, los cuales soplan del Oeste, Noroeste y Suroeste. Las nevadas son frecuentes en toda la provincia, siendo mayores en el oeste de la misma. La luminosidad solar varía notablemente según la época del año, amaneciendo en verano a las 5:30 y anocheciendo a las 23:00 hs, y en invierno a las 9:30 y 17:30 hs, respectivamente.

### Métodos

Se utilizaron los 1565 registros de la colección LJA-MM-CNP (CENPAT – CONICET, Chubut) para la provincia de Santa Cruz (Apéndice 1), debido a que esta colección tiene una importante representatividad geográfica y taxonómica de la herpetofauna del sur Argentino. Con estos datos, se realizó un mapa de densidad de muestreo (Fig. 1) y otro representando la riqueza de especies para todo el territorio de Santa Cruz, utilizando el programa Quantum-GIS v1.8 (Quantum GIS Geographic Information System, 2012). Se realizaron mapas de distribución para cada especie con el programa DIVA-GIS® (<http://diva-gis.org/>). La abundancia relativa de cada especie fue estimada cualitativamente en función del número de ejemplares colectados en cada localidad (periodos de colecta de aproximadamente una hora, llevados a cabo por 3 a 5 personas), a partir de lo que se considera: (1) especie de presencia rara, a la representada por  $n \leq 5$ ; (2) especie de presencia común, a la representada por  $5 < n < 15$ ; y (3) especie de presencia abundante, a la representada por  $n \geq 15$  (nuestra clasificación). Cada especie es acompañada por la fotografía de un individuo macho adulto tomada al momento de la captura.



**Figura 1.** Mapa de la provincia de Santa Cruz incluyendo las localidades muestreadas representadas en la colección herpetológica LJAMM-CNP del Centro Nacional Patagónico. Colores más oscuros dentro de la grilla dibujada sobre el territorio, indican mayor número de localidades muestreadas. Grillas sin color indican que ninguna localidad ha sido muestreada dentro de la grilla.

Para cada especie se presentan comentarios sobre aspectos genéticos, los cuales se resumen principalmente de trabajos que utilizaron el fragmento mitocondrial Citocromo-b (Morando *et al.*, 2003; Avila *et al.*, 2006; Breitman *et al.*, 2011a, 2011b, 2011c, 2012, 2013; Escudero *et al.*, 2012; Martínez, 2012; Avila *et al.*, 2013b; Breitman, 2013); este fragmento ha demostrado ser útil en una gran variedad de estudios filogeográficos y taxonómicos en animales (Avice, 2000; pero ver Zink y Barrowclough, 2008; Edwards y Bensch, 2009; Barrowclough y Zink, 2009; Galtier *et al.*, 2009; resumido en Breitman, 2013). La variación génica de las especies fue principalmente estimada a partir del cálculo de estadísticos que miden la diversidad haplotídica ( $h$ ) y la diversidad nucleotídica ( $p$ ) (Avice, 2000). En función de los valores relativos de ambos estadísticos para cada especie (y de la distribución geográfica de las secuencias), se pueden hipotetizar diferentes eventos demográficos pasados: cuellos de botella o barridos selectivos (valores bajos de  $h$  y  $p$ ; o valores bajos de  $h$  y altos de  $p$ ), estabilidad/estructuración

poblacional (valores altos de  $h$  y  $p$ ), y expansiones poblacionales (valores altos de  $h$  y valores bajos de  $p$ ) (Avice, 2000). También en base a la distancia genética ( $\sim > 3\%$ ) y la distribución geográfica de grupos de haplotipos dentro de una especie, se hipotetizan especies candidatas (Morando *et al.*, 2003; Martínez, 2012; Breitman *et al.*, 2012; Breitman, 2013). Se consideró a la especie como endémica/microendémica, cuando su distribución no supera los 20.000 km<sup>2</sup> (Giraudo *et al.*, 2012). El estatus de conservación de cada especie fue tomado de Abdala y colaboradores (2012). En la discusión se presenta también el estado del arte y las perspectivas futuras de la investigación en lagartijas de Santa Cruz.

## Resultados

Se registraron 29 especies de lagartijas para el territorio de Santa Cruz (27 especies y dos subespecies). La mayoría de las especies pertenecen a la familia Liolaemidae (clado Liolaemini *sensu* Schulte *et al.*, 2003) y específicamente al género *Liolaemus* (25 especies, de las cuales 19 pertenecen a la sección *L.*

*lineomaculatus*); tres especies representan dos géneros dentro de la familia Leiosauridae (clado Leiosaurae *sensu* Schulte *et al.*, 2003); y, solo una especie representa la familia Phyllodactylidae (Gamble *et al.*, 2008). Dos especies (*Leiosaurus bellii* y *Liolaemus exploratorum*) y una subespecie (*L. pictus argentinus*) están incluidas en este trabajo debido a que fueron citadas para la Provincia de Santa Cruz (Koslowsky, 1898; Cei y Williams, 1984; Cei, 1986); sin embargo, no se ha corroborado la presencia de las mismas en este territorio durante ninguno de los trabajos de campo realizados en los últimos diez años, así como tampoco han sido citadas en trabajos posteriores a los anteriormente mencionados indicando material de referencia en colecciones científicas.

La mayor riqueza de especies se encuentra al norte de la provincia de Santa Cruz (Fig. 2); en particular, se registró el mayor número de especies (celdas verde oscuro representando 5 a 7 especies, Fig. 2) en: (1) el departamento Lago Buenos Aires; (2) al norte del departamento Río Chico; (3) al sur y este del departamento de Deseado; (4) al noroeste y centro del departamento Magallanes; y (5) en el centro del departamento Lago Argentino (Fig. 2).

### Distribución, características genéticas y estado de conservación de las lagartijas de Santa Cruz

#### *Diplolaemus bibronii* Bell, 1843 (Fig. 3)

Distribución: Habita las provincias de Santa Cruz y Chubut (Fig. 3). La especie es de presencia rara en el campo y está escasamente representada en colecciones.

Patrón genético: Las poblaciones de esta especie en Santa Cruz son el resultado de colonizaciones relativamente recientes, presentan diversidad nucleotídica baja y diversidad haplotídica alta (M. Morando, datos no publicados).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

#### *Diplolaemus darwinii* Bell, 1843 (Fig. 3)

Distribución: Presente en la provincia de Santa Cruz (Fig. 3) y citada para el sur de Chubut (Avila *et al.*, 2001; Ibarquengoytía y Schulte, 2001). Esta especie es de presencia rara en las localidades donde se la encuentra y es aún más rara de encontrar que *Diplolaemus bibronii*.

Patrón genético: Si bien los datos son escasos, parece haber flujo génico entre las poblaciones, y señales leves de expansión poblacional al suroeste de

la distribución (M. Morando, datos no publicados).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

#### *Leiosaurus bellii* Duméril y Bibron, 1837 (Fig. 3)

Distribución: Desde Mendoza hasta Chubut, incluyendo La Pampa, Neuquén y Río Negro. La cita más antigua de esta especie para la provincia de Santa Cruz es de Koslowsky (1898) sin embargo no hay citas geográficas exactas con ejemplares de referencia coleccionados en los últimos años en colecciones públicas que aseguren su presencia en Santa Cruz. La especie es de presencia rara en las localidades donde se la encuentra.

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

#### *Homonota darwinii darwinii* (Boulenger, 1885) (Fig. 3)

Distribución: Presente en Santa Cruz, Chubut, Río Negro, Neuquén y Mendoza (Fig. 3). La subespecie es de presencia abundante en las localidades donde se la encuentra; si bien la ocupación del ambiente para la especie es desconocida en las regiones más australes de su distribución, es encontrada frecuentemente debajo de piedras, en grietas de rocas o restos antropogénicos dispersos en el ambiente.

Patrón genético: La presencia de la subespecie en Santa Cruz es el resultado de colonizaciones relativamente recientes, presenta diversidad nucleotídica baja y diversidad haplotídica alta (M. Morando, datos no publicados).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

#### *Liolaemus archeforus* Donoso Barros y Cei, 1971 (Fig. 3)

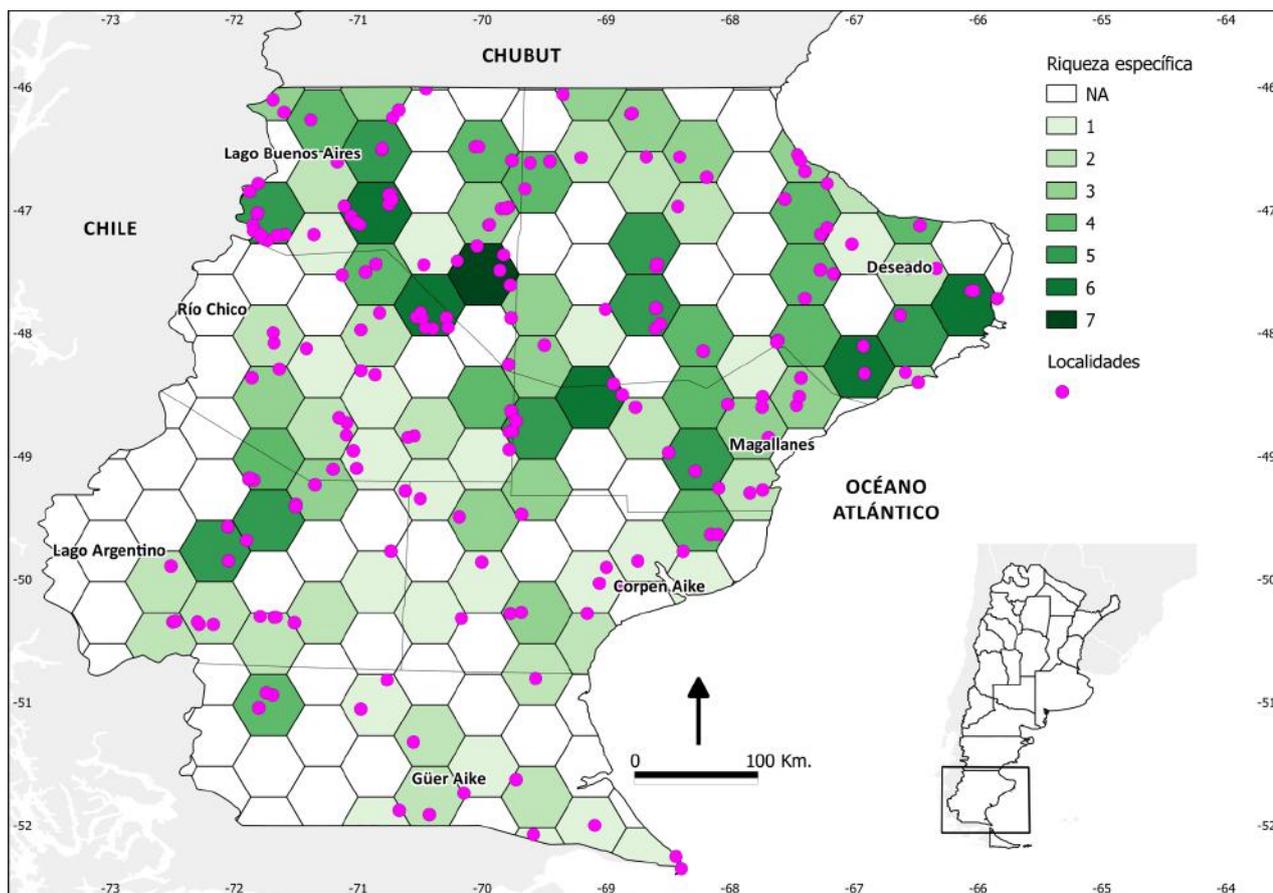
Distribución: Presente al noroeste de Santa Cruz, restringida a la Meseta del Lago Buenos Aires y a localidades al norte de ésta (Fig. 3). Representa un microendemismo. La especie es de presencia abundante en su localidad tipo.

Patrón genético: La especie se encuentra estructurada en dos grupos (uno de distribución norte y otro de distribución sur asociado a la Meseta del Lago Buenos Aires). Ambos linajes presentan señales leves de expansión demográfica (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

#### *Liolaemus avilae* Breitman, Parra, Pérez y Sites, 2011 (Fig. 3)

Distribución: Restringida a la Meseta del Lago



**Figura 2.** Mapa de riqueza de especies para la provincia de Santa Cruz. Los colores oscuros muestran las áreas de mayor riqueza de especies. Mapa realizado en base a los registros de la colección LJAMM-CNP (Apéndice 1).

Buenos Aires, al noroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 3). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Si bien sólo se conocen dos localidades para esta especie, las secuencias mitocondriales de los individuos allí colectados, sugieren alta estructuración y estabilidad poblacional (Breitman *et al.*, 2011b, 2012; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus baguali*** Cei y Scolaro, 1983 (Fig. 4)

Distribución: Restringida al centro oeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 4). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Esta especie presenta señales de estabilidad poblacional; los individuos de algunas localidades parecen estar muy diferenciados genéticamente, y es posible que representen haploclosos o especies candidatas (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus bibronii*** (Bell, 1843) (Fig. 4)

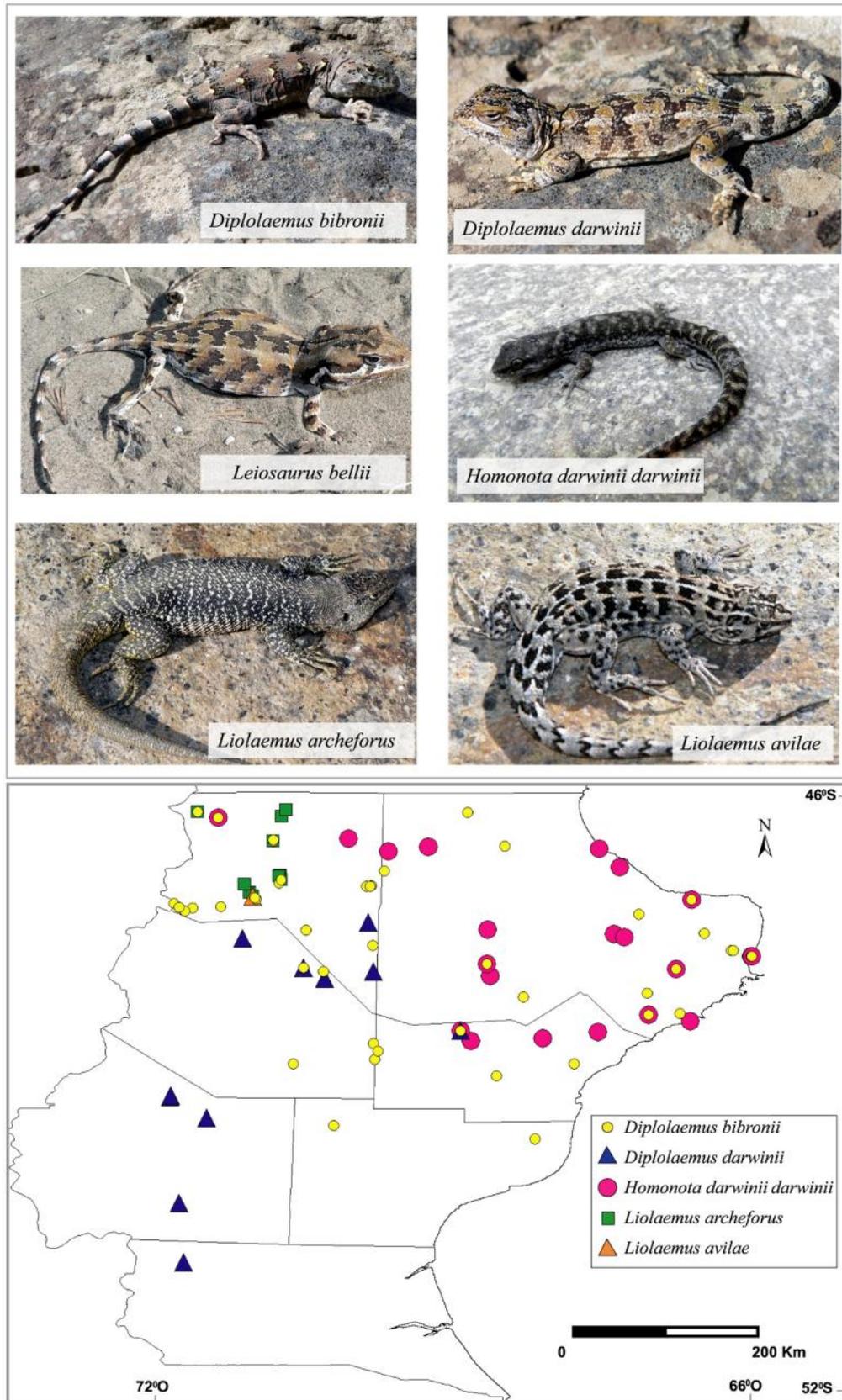
Distribución: Presente en Santa Cruz, Chubut, Río Negro, Neuquén y Mendoza (Fig. 4). Es una especie fácil de encontrar en Santa Cruz; en ambientes poco alterados, la especie es de presencia abundante.

Patrón genético: Las poblaciones de *Liolaemus bibronii* en Santa Cruz son el resultado de una colonización relativamente reciente. La especie presenta diversidad nucleotídica baja y diversidad haplotídica alta (Morando *et al.*, 2003; Martínez, 2012).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus boulengeri*** Koslowsky, 1896 (Fig. 4)

Distribución: Inicialmente considerada una especie de amplia distribución, con poblaciones desde el sur de Mendoza hasta Santa Cruz. Trabajos recientes (e.g. Abdala, 2003, 2005) muestran que la especie nominal debería restringirse al suroeste de



**Figura 3.** Arriba, fotografías de individuos macho de las especies *Diplolaemus bibronii*, *Diplolaemus darwinii*, *Leiosaurus bellii*, *Homonota darwinii darwinii*, *Liolaemus archeforus* y *Liolaemus avilae*. Abajo, mapa de distribución de individuos depositados en la colección LJAMM-CNP de dichas especies.

la provincia de Río Negro, Chubut y norte de Santa Cruz (Fig. 4). La especie es de presencia común en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Las poblaciones de la provincia de Santa Cruz comparten un linaje exclusivo de ADN mitocondrial. Estudios genéticos y morfológicos sugieren que la mayoría de estas poblaciones representan una especie diferente al resto de las poblaciones del norte patagónico (Avila *et al.*, 2006; M. Olave, datos no publicados).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus caparensis*** Breitman, Pérez, Parra, Morando, Sites y Avila, 2011 (Fig. 3)

Distribución: Restringida al suroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 4). Representa un microendemismo, su presencia sólo fue reportada para una localidad. La especie es de presencia común en la localidad donde se la encuentra.

Patrón genético: En su única localidad conocida presenta alta variación genética (Breitman *et al.*, 2011c; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus chacabucoense*** Núñez y Scolaro, 2009 (Fig. 4)

Distribución: En el Valle del Río Chacabuco, Chile (Núñez y Scolaro, 2009) y restringida a una pequeña área aledaña sobre la cordillera argentina en Santa Cruz (Breitman *et al.*, 2013; Fig. 4). Representa un microendemismo. La especie es de presencia rara en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Esta especie es de divergencia relativamente reciente (menos de 0,5 millones de años) y presenta baja variabilidad nucleotídica (Breitman *et al.*, 2011a; Breitman, 2013). Son necesarios estudios detallados para evaluar el estatus específico del taxón.

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus escarchadosi*** Scolaro y Cei, 1997 (Fig. 4)

Distribución: Restringida al sur de la provincia de Santa Cruz (Fig. 4). La especie es de presencia común y a veces abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Dentro de la especie, se diferencian dos linajes, uno de distribución norte y otro de distribución sur, este último presenta señales de

expansión demográfica reciente. Las poblaciones del noroeste presentan alta variabilidad haplotídica y nucleotídica, sugiriendo que esta área podría representar un refugio periglacial; las localidades del noreste presentan haplotipos diferenciados respecto del resto de la población (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus exploratorum*** Cei y Williams, 1984 (Fig. 5)

Distribución: Descrita en base a material coleccionado por Julio Koslowsky a fines del siglo XIX. En su descripción se la cita para la región del lago Buenos Aires (Cei y Williams, 1984), pero la procedencia exacta de la serie tipo es desconocida. Esta especie no ha sido posteriormente encontrada.

Estatus de conservación: Insuficientemente conocida (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus fitzingerii*** (Duméril y Bibron, 1837) (Fig. 5)

Distribución: Se encuentra en parte de la provincia del Chubut y Santa Cruz (Fig. 5). Restringida a ambientes de sustratos arenosos con grandes arbustos. La especie es de presencia variable (rara, común y abundante) en las localidades donde se la encuentra; pero en la mayoría de las localidades fue de presencia abundante.

Patrón genético: Las poblaciones de esta especie en Santa Cruz son el resultado de colonizaciones relativamente recientes (Plioceno-Pleistoceno) y algunos haplotipos tienen frecuencia muy alta (Avila *et al.*, 2006).

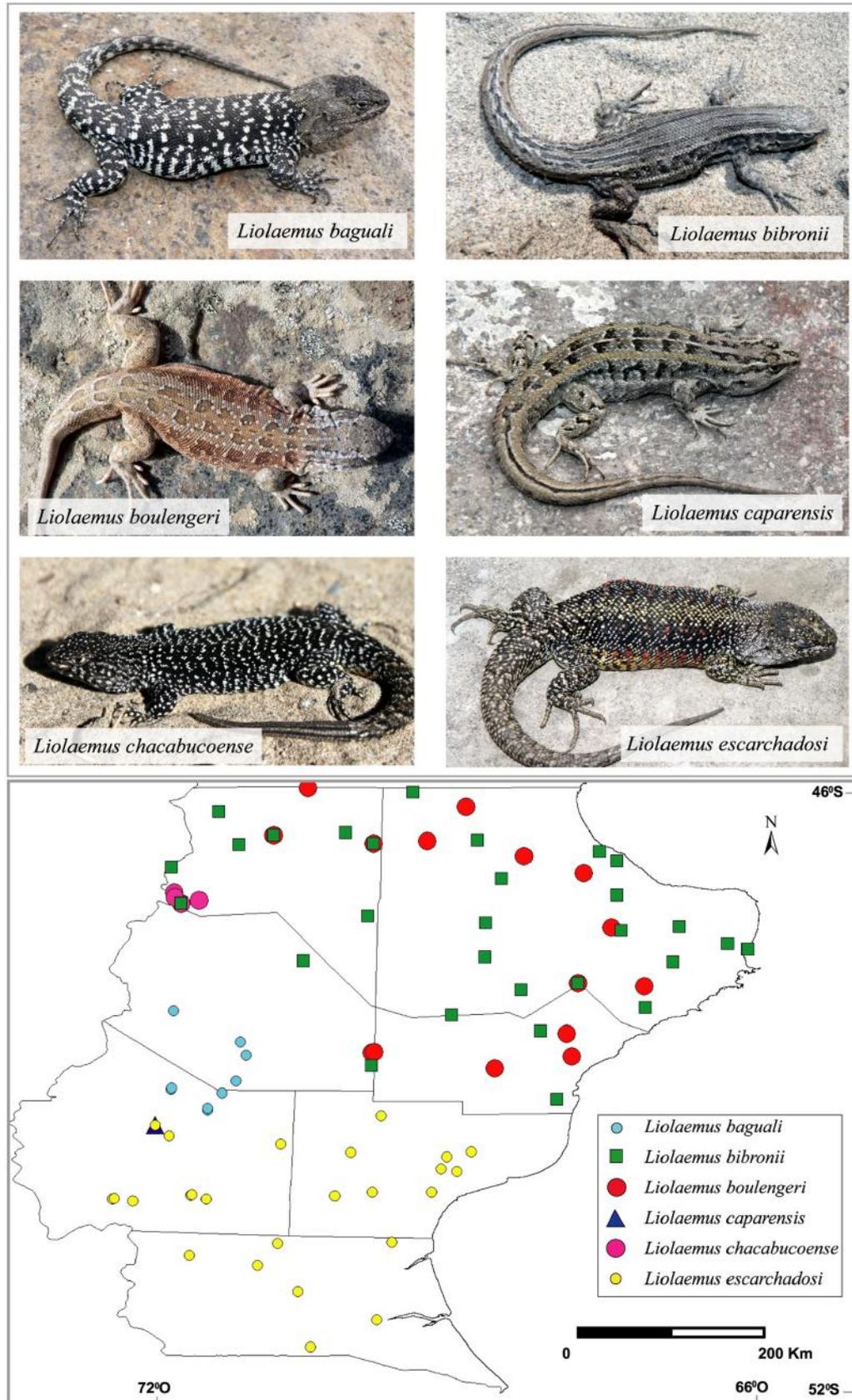
Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus gallardoi*** Cei y Scolaro, 1982 (Fig. 5)

Distribución: Restringida al noroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 5). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común y a veces abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Presenta señales fuertes de expansión poblacional. Las tres localidades del suroeste de la distribución poseen variantes genéticas (haplotipos) fuertemente diferenciadas del resto. Las tres localidades del este de la distribución presentan alta variabilidad haplotídica y nucleotídica, sugiriendo que esta área podría haber servido de refugio glacial (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).



**Figura 4.** Arriba, fotografías de individuos macho de las especies *Liolaemus baguali*, *Liolaemus bibronii*, *Liolaemus boulengeri*, *Liolaemus caparensis*, *Liolaemus chacabucoense* y *Liolaemus escarchadosi*. Abajo, mapa de distribución de individuos depositados en la colección LJAMM-CNP de dichas especies.

***Liolaemus hatcheri*** Stejneger, 1909 (Fig. 5)

Distribución: Restringida al centro-oeste de la provincia de Santa Cruz, específicamente a la meseta del Aguila-Asador; se encontró una población sobre la meseta central de Santa Cruz (Fig. 5). La especie es de presencia común y a veces abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Se distinguen cuatro grupos (norte, sur, centro-este y centro-oeste) con alta diferenciación genética entre ellos; las poblaciones del centro-oeste de la provincia son las más homogéneas genéticamente. La población del este podría incluir individuos de ancestría mixta entre poblaciones relacionadas a *L. lineomaculatus* y *L. hatcheri*. Estas poblaciones han sobrevivido en la región desde al menos fines del Plioceno y muestran signos de expansión poblacional (Breitman *et al.*, 2012; Breitman, 2013)

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus kingii*** (Bell, 1843) (Fig. 5)

Distribución: Ampliamente distribuida en Santa Cruz, y sur y oeste de Chubut (Fig. 5). La especie es de presencia abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Presenta alta variabilidad nucleotídica y haplotídica; se reconocen distintos linajes dentro de la especie. El linaje que incluye la localidad tipo de *Liolaemus kingii* está restringido a las localidades costeras desde Puerto Deseado hasta el límite con la provincia del Chubut; mientras que el resto de las localidades representan diversos linajes con grados variables de diferenciación genética. Estos linajes muestran señales de expansión demográfica y podrían representar especies candidatas. Las localidades del centro norte de la provincia (sobre la Meseta Central) poseen una alta variación genética con evidencia de probable hibridización, mientras que las poblaciones del noreste de la provincia (cerca del límite con Chubut) también presentan alta variabilidad genética; ambas áreas necesitan ser estudiadas en detalle (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus kolengh*** Abdala y Lobo, 2006 (Fig. 5)

Distribución: Restringida a una localidad en la Meseta del Lago Buenos Aires, noroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 5). Representa un mi-

croendemismo. La especie es de presencia abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: En la localidad tipo la variación genética es baja (solo dos haplotipos). Estudios genéticos sugieren que un evento de especiación reciente dio origen a esta especie y que el número de individuos de este linaje se ha mantenido relativamente pequeño y constante (Breitman *et al.*, 2012; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: Vulnerable (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus lineomaculatus*** (Boulenger, 1885) (Fig. 6)

Distribución: En Santa Cruz, Chubut, oeste de Río Negro y sur de Neuquén, también al sur de Chile (Fig. 6). La especie es de presencia común o rara, dependiendo de la localidad donde se la encuentra.

Patrón genético: La especie *Liolaemus lineomaculatus* representa la especie nominal del complejo de especies que incluye dos recientemente descritas (*L. avilae* y *L. morandae*), el linaje que abarca la localidad tipo de esta especie (Puerto Deseado) y cuatro linajes independientes que son considerados especies candidatas, la mayoría presente en la provincia de Santa Cruz. El linaje que incluye a la especie nominal estaría restringido al noreste de la provincia de Santa Cruz (Breitman *et al.*, 2012; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus magellanicus*** Hombron y Jacquinot, 1847 (Fig. 6)

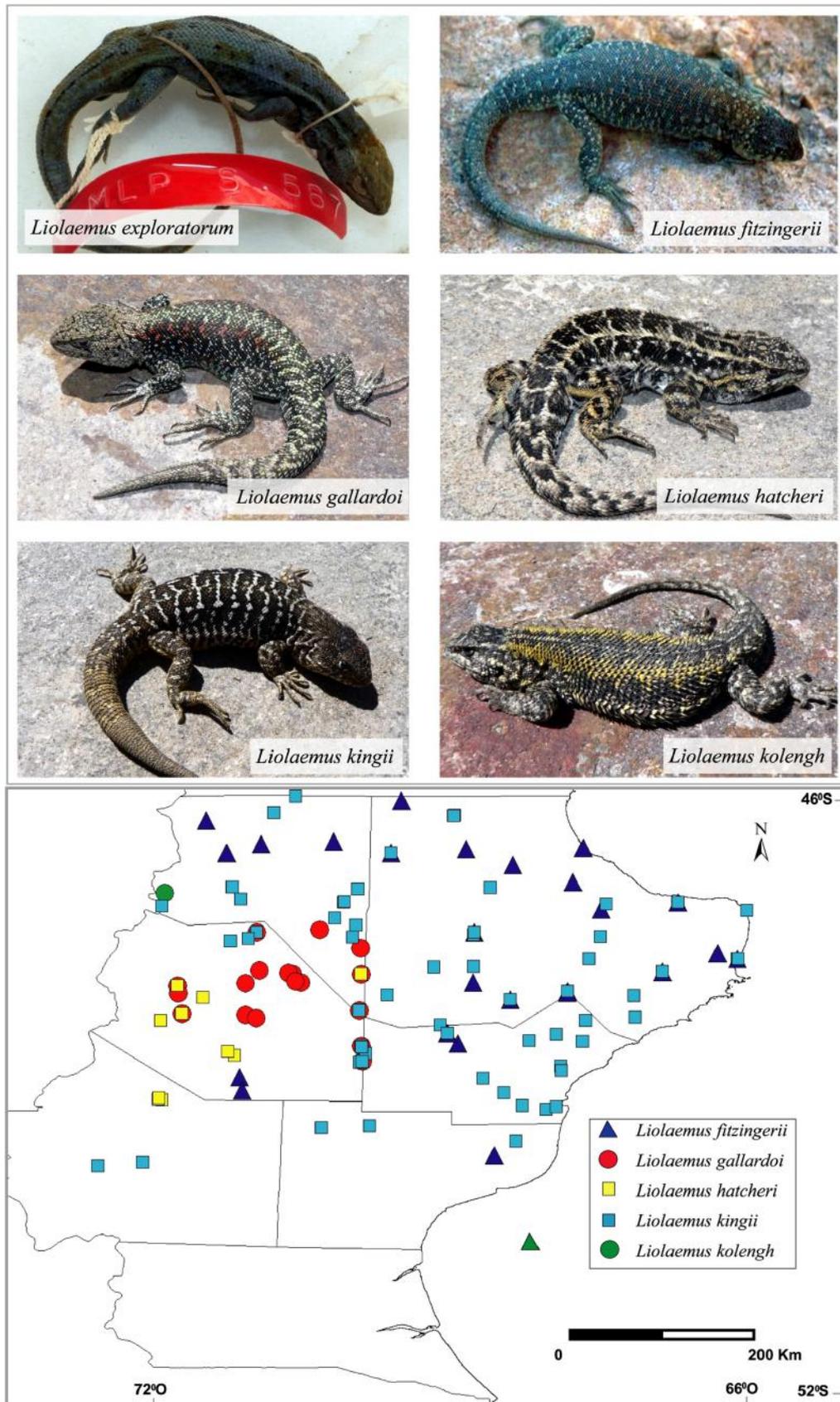
Distribución: Al sur de Santa Cruz, sur de Chile y en la isla de Tierra del Fuego, siendo la única especie de lagartija que habita la isla (Fig. 6). La especie es de presencia rara en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Si bien la información es escasa, es probable que *L. magellanicus* represente dos especies, una con distribución continental y otra en la Isla de Tierra del Fuego (Breitman *et al.*, 2011a; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus morandae*** Breitman, Parra, Pérez y Sites, 2011 (Fig. 6)

Distribución: Al sur de la provincia del Chubut y al norte de la provincia de Santa Cruz (Fig. 6). La especie es de presencia rara en las localidades donde se la encuentra.



**Figura 5.** Arriba, fotografías de individuos macho de las especies *Liolaemus exploratorum*, *Liolaemus fitzingerii*, *Liolaemus gallardoi*, *Liolaemus hatcheri*, *Liolaemus kingii* y *Liolaemus kolengh*. Abajo, mapa de distribución de individuos depositados en la colección LJAMM-CNP de dichas especies.

Patrón genético: Presenta alta variabilidad haplotídica y nucleotídica, especialmente entre las poblaciones de los extremos de su distribución (Breitman *et al.*, 2011b, 2012; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus pictus argentinus*** Duméril y Bibron, 1837 (Fig. 6)

Distribución: Los registros de la subespecie en la provincia de Santa Cruz se basan en ejemplares coleccionados por Julio Koslowsky a fines del siglo XIX (Koslowsky, 1898). Un análisis morfológico posterior de estos animales (colectados en los alrededores del Lago Buenos Aires, en Santa Cruz) encuentra que los mismos pertenecen a la subespecie *Liolaemus pictus argentinus* (Cei y Williams, 1984); sin embargo, la especie no fue coleccionada posteriormente. En las provincias del norte Patagónico (Neuquén, Río Negro y Chubut) los individuos se encuentran asociados a ambientes boscosos. La subespecie es de presencia abundante en las localidades donde se la encuentra.

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus sarmientoi*** Donoso Barros, 1973 (Fig. 6)

Distribución: Restringida al sur y a una franja este-oeste en el centro de la provincia de Santa Cruz (Fig. 6). La especie es de presencia común y a veces abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Se reconocen cuatro linajes diferenciados dentro de la distribución de la especie. Las localidades que se encuentran al sur del Río Challa/Río Chico corresponden a la especie nominal, y los tres restantes linajes podrían representar especies candidatas que están siendo estudiados en detalle (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus scolaroi*** Pincheira-Donoso y Núñez, 2005 (Fig. 6)

Distribución: Restringida a una localidad en Chile Chico y en localidades cercanas en Argentina (Fig. 6). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común o rara, dependiendo de la localidad donde se la encuentre.

Patrón genético: No parece haber diferenciación genética (en base a marcador mitocondrial) entre esta especie y *Liolaemus zullyae*. Es necesario

realizar estudios detallados para poner a prueba si existe hibridización entre estas especies, o si ambas representan una única especie que posee dos morfotipos de machos bien diferenciados (Breitman *et al.*, 2011a; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: Insuficientemente conocida (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus senguer*** Abdala, 2005 (Fig. 7)

Distribución: Especie distribuida en el suroeste de Chubut y norte de Santa Cruz, donde sólo se registra una localidad (Fig. 7). La especie es de presencia rara en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: La especie se diferencia genéticamente del resto de las especies del complejo *boulengeri*; sin embargo, esta diferenciación es reciente (Avila *et al.*, 2013b; M. Olave, datos no publicados).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus silvanae*** (Donoso Barros y Cei, 1971) (Fig. 7)

Distribución: Restringida a la meseta del lago Buenos Aires, al noroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 7), pero también citada para la meseta del Lago Strobel (Abdala y Díaz Gómez, 2001). Representa un microendemismo. La especie es de presencia abundante en su localidad tipo.

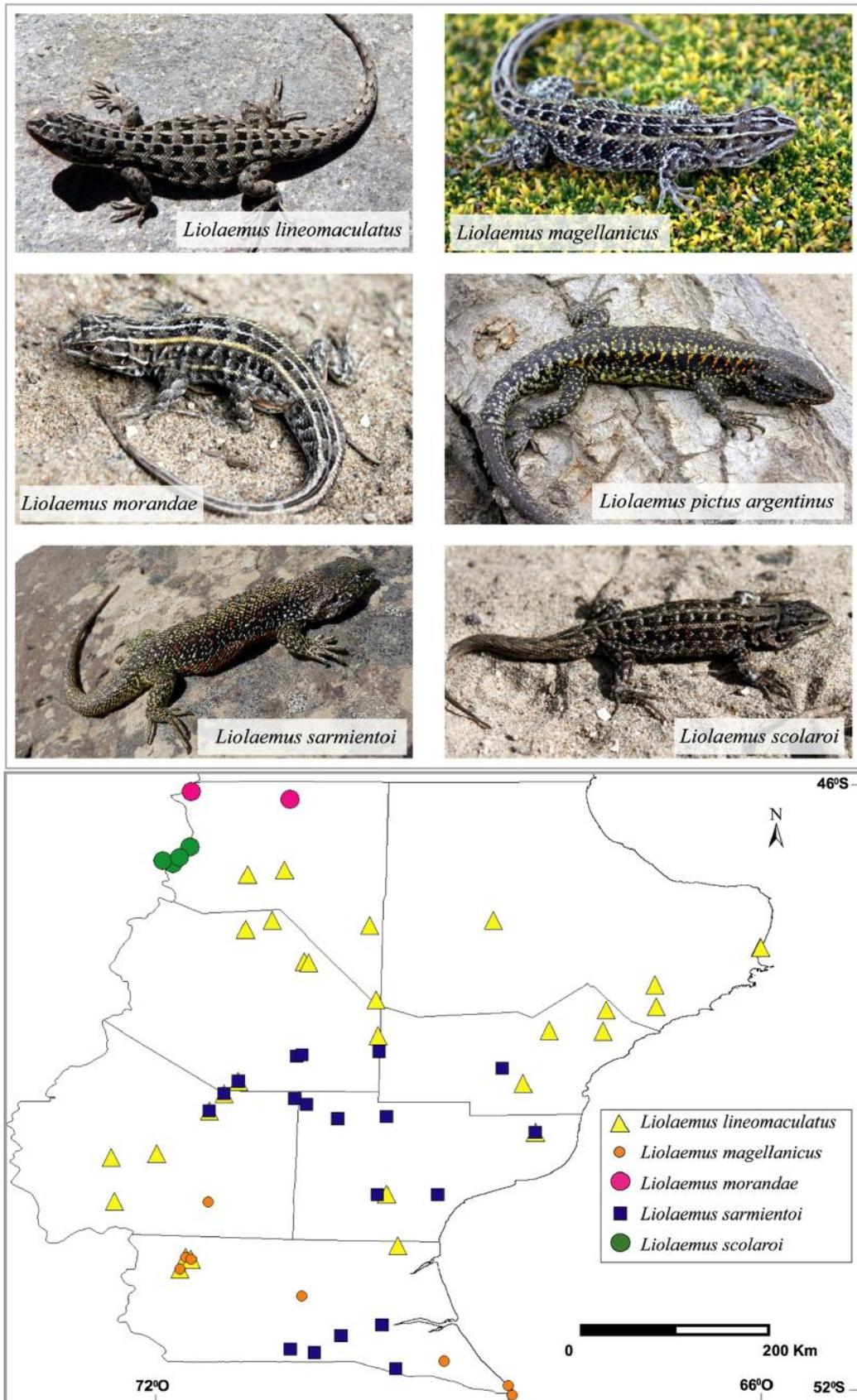
Patrón genético: La especie presenta alta variabilidad genética (en su localidad tipo), lo que sugiere (sumado a características geográficas y geológicas de la zona) que ha persistido *in situ* durante los ciclos glaciales Pleistocénicos (Breitman *et al.*, 2012; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: Vulnerable (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus tari*** Scolaro y Cei, 1997 (Fig. 7)

Distribución: Habita la Meseta del Viento y mesetas aledañas, al suroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 7). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común y a veces abundante en las localidades donde se la encuentra.

Patrón genético: Los individuos colectados en la localidad más austral de la distribución (Meseta Campo Las Piedras) presentan alta diferenciación genética (Breitman, 2013). Como para la mayoría de las especies de Santa Cruz, es necesario realizar estudios genéticos y morfológicos detallados en esta especie.



**Figura 6.** Arriba, fotografías de individuos macho de las especies *Liolaemus lineomaculatus*, *Liolaemus magellanicus*, *Liolaemus morandae*, *Liolaemus pictus argentinus*, *Liolaemus sarmientoi* y *Liolaemus scolarioi*. Abajo, mapa de distribución de individuos depositados en la colección LJAMM-CNP de dichas especies.

Estatus de conservación: Insuficientemente conocida (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus tristis*** Scolaro y Cei, 1997 (Fig. 7)

Distribución: Restringida al centro-norte de la provincia de Santa Cruz (Fig. 7). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común o rara, dependiendo de la localidad donde se la encuentre.

Patrón genético: La especie presenta signos de estabilidad poblacional; las dos localidades más septentrionales presentan la mayor diversidad genética (Breitman, 2013).

Estatus de conservación: Insuficientemente conocida (Abdala *et al.*, 2012).

***Liolaemus zullyae*** (Cei y Scolaro, 1996) (Fig. 7)

Distribución: Restringida al noroeste de la provincia de Santa Cruz (Fig. 7). Representa un microendemismo. La especie es de presencia común o rara, dependiendo de la localidad donde se la encuentre.

Patrón genético: No parece haber diferenciación genética entre esta especie y *Liolaemus scolaroii*. Es necesario realizar estudios detallados para poner a prueba si existe hibridación entre estas especies o si ambas representan una única especie con dos morfotipos de machos bien diferenciados (Breitman *et al.*, 2011a; Breitman, 2013).

Estatus de conservación: No amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

## Discusión

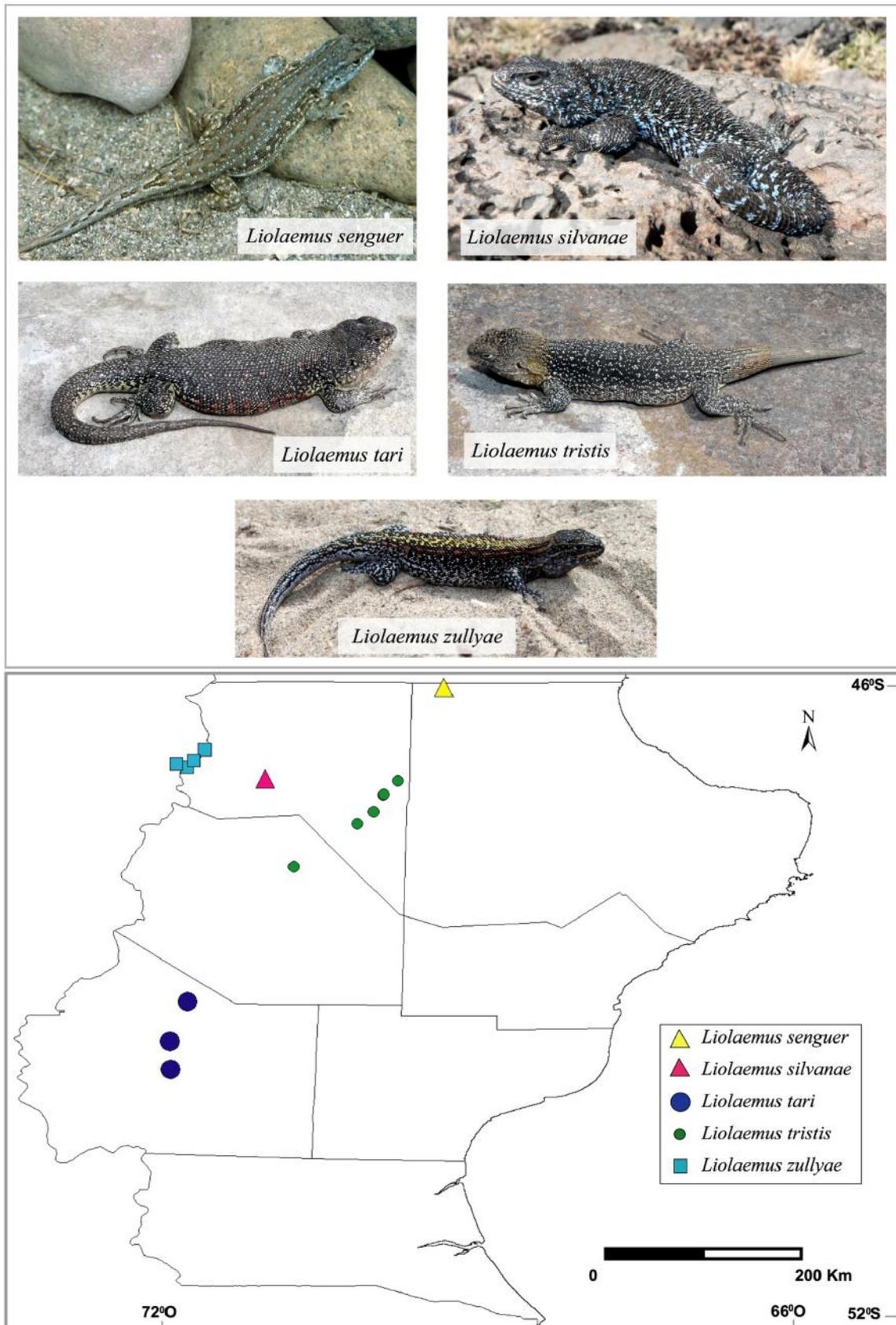
### Patrones de distribución geográfica y de diversidad genética

Del total de 29 especies/subespecies de lagartijas distribuidas en la Provincia de Santa Cruz, 19 pertenecen a la sección *Liolaemus lineomaculatus*. De las especies/subespecies que no pertenecen a la sección *L. lineomaculatus*, la especie *Diplolaemus darwinii* representa el único linaje antiguo que persistió en el área durante los últimos millones de años (M. Morando, datos no publicados), otras seis especies/ subespecies (*D. bibronii*, *Homonota darwinii darwinii*, *L. bibronii*, *L. boulengeri*, *L. fitzingerii* y *L. senguer*) son linajes de arriba más reciente (Avila *et al.*, 2006; Morando *et al.*, 2007; M. Morando, datos no publicados) y se co-distribuyen en el centro norte de la provincia. Las seis especies/sub especies anteriormente mencionadas, presentan un número

alto de variantes alélicas (alta diversidad haplotídica) pero las diferencias entre ellas son muy escasas (1-2 pares de bases, *i.e.* baja diversidad nucleotídica); sugiriendo que la presencia de estas especies en el noroeste de Santa Cruz es el resultado de expansiones geográficas ocurridas aproximadamente dentro del último millón de años (Martínez, 2012; Morando, datos no publicados). Las restantes tres especies y subespecies que no pertenecen a la sección *L. lineomaculatus* (*Leiosaurus bellii*, *Liolaemus pictus argentinus* y *L. exploratorum*) poseen registros históricos para la provincia de Santa Cruz, pero no han sido colectadas ni observadas recientemente; por lo tanto no se incluyen en los comentarios posteriores.

En su conjunto, la distribución de las 19 especies de la sección *Liolaemus lineomaculatus* abarca la mayor parte del territorio provincial. En general todas las especies representan linajes antiguos dentro de *Liolaemus* (Breitman *et al.*, 2012); la mayoría de las especies (a excepción de *L. chacabucoense* y *L. kolengh*) presentan alta diversidad genética (alta diversidad nucleotídica y haplotídica). Varias de las especies de la sección *L. lineomaculatus* (*L. archeoforus*, *L. gallardoi*, *L. hatcheri*, *L. kingii*, *L. kolengh*, *L. lineomaculatus*, *L. silvanae* y *L. tari*) presentan evidencia de persistencia *in situ*, en refugios periglaciares durante los diferentes ciclos glaciares Pliocénicos-Pleistocénicos (Breitman *et al.*, 2012; Breitman, 2013). Para otras especies (*L. sarmientoi*) se encuentra evidencia de colonizaciones recientes desde el este (en la plataforma continental actualmente sumergida).

En diferentes zonas de la provincia de Santa Cruz se observan linajes diferenciados (especies, especies candidatas o haplocados) que ocurren en simpatria, y para muchas de éstas, se hipotetiza hibridación (pasada y/o actual). Debido a que este área ha sido fuertemente afectada por los diferentes ciclos glaciares ocurridos desde el Mioceno en adelante (Rabassa, 2008), es posible que los mismos hayan propiciado el aislamiento geográfico y la diferenciación entre estos linajes (Breitman *et al.*, 2012), los cuales (en algunos casos) posteriormente entraron en contacto secundario propiciando la hibridación. Justamente es en las zonas de contacto (ver Figuras 3 a 7) donde existe la potencialidad de que los procesos evolutivos actúen de manera tal que generen nueva diversidad, por lo que son áreas de especial interés para realizar estudios detallados incluyendo diferentes aspectos de la historia natural. Cabe destacar que una buena proporción de las mesetas del



**Figura 7.** Arriba, fotografías de individuos macho de las especies *Liolaemus senguier*, *Liolaemus silvanae*, *Liolaemus tari*, *Liolaemus tristis* y *Liolaemus zullyae*. Abajo, mapa de distribución de individuos depositados en la colección LJAMM-CNP de dichas especies.

oeste de la Provincia continúan inexploradas, y si bien existen al menos diez especies candidatas para el territorio explorado de Santa Cruz (Breitman *et al.*, 2011a, 2012; Breitman, 2013), es muy posible que se encuentren nuevas especies o poblaciones de lagartijas en los ambientes inexplorados.

### **Situación de conservación de las especies analizadas y recomendaciones de manejo**

Si bien conocer profundamente las características biológicas de las especies de lagartijas que habitan Santa Cruz continúa siendo algo lejano, en base a los datos actualmente disponibles y presentados en este trabajo, se pueden realizar algunas generalizaciones:

1-Las seis especies/subespecies de amplia distribución al centro y norte de la provincia (*D. bibronii*, *H. darwinii darwinii*, *L. bibronii*, *L. boulengeri*, *L. fitzingerii* y *L. senguier*) son el resultado de expansiones relativamente recientes y de presencia abundante. *Diplolaemus bibronii* es de presencia rara, pero se colectó en un gran número de localidades del norte de Santa Cruz. Todas estas especies no representan linajes únicos, ni parecen estar amenazadas.

2-*Diplolaemus darwinii* representa un linaje ancestral dentro de la familia a la que pertenece, cuya densidad parece ser baja, y si bien son necesarios estudios detallados para comprender mejor la biología de esta especie, se recomienda controlar que no se realicen capturas en números elevados para su estudio.

3-Todas las especies pertenecientes a la sección *Liolaemus lineomaculatus* son endémicas del extremo sur de Patagonia, algunas presentan distribuciones muy restringidas a ciertas mesetas del oeste y, a excepción de cinco especies, se encuentran no amenazadas. La mayoría de las especies presentan alta variabilidad genética (excepto *L. chacabucoense* y *L. kolengh*) y en algunas zonas varias especies se encuentran en simpatría, donde variados procesos evolutivos pueden estar actuando. Las especies *L. kolengh* y *L. silvanae* sólo se encuentran en sus respectivas localidades tipo (ambas asociadas a la Meseta del Lago Buenos Aires); ambas han sido catalogadas como Vulnerables, debido principalmente a que su hábitat se utiliza para la actividad ganadera (Abdala *et al.*, 2012). Ambas especies presentan adaptaciones al frío y representan linajes ancestrales que aún no han sido estudiados en detalle (Breitman *et al.*, 2012). Otras tres especies de la sección, *L. scolaroi*, *L. tari* y *L. tristis* (distribuidas al oeste de la provincia),

fueron catalogadas como insuficientemente conocidas. En líneas generales, se recomienda profundizar el estudio de todas las especies de la sección, pero controlando el número permitido de individuos a coleccionar por localidad. Consideramos que es de suma importancia estudiar las especies que se encuentran insuficientemente conocidas y resguardar el hábitat de las especies *L. kolengh* y *L. silvanae*.

4- Existen cinco áreas con alta riqueza de especies para el territorio de Santa Cruz (áreas verde oscuro; Fig. 2): (1) el departamento Lago Buenos Aires; (2) al norte del departamento Río Chico; (3) al sur y este del departamento de Deseado; (4) al noroeste y centro del departamento de Magallanes; y (5) en el centro del departamento de Lago Argentino. Si bien existen zonas protegidas (provinciales y nacionales) en la provincia, ninguna de ellas se superpone con estas áreas. Sin embargo, el área de la Meseta del Lago Buenos Aires (dentro del departamento del Lago Buenos Aires) coincide con una de las regiones de Santa Cruz propuestas para conservación por Corbalán y colaboradores (área 7; Corbalán *et al.*, 2011). Por último, la región norte del departamento Lago Buenos Aires, ha sido también identificada como área valiosa en términos de la flora, fauna, procesos ecológicos, sitios paleontológicos y arqueológicos, biodiversidad y centros de endemismo (ver Corbalán *et al.*, 2011 y las referencias incluidas en ese trabajo; Domínguez *et al.*, 2006). El estudio de estas áreas de alta riqueza de especies es de vital importancia para entender las relaciones dentro de las comunidades de lagartijas.

### **Pasado y presente de la investigación taxonómica y genética de saurios de Santa Cruz**

La investigación herpetológica en la provincia de Santa Cruz es una de las que registra antecedentes más antiguos dentro de la actual República Argentina. A principios del siglo XIX, el arribo del H.M.S. Beagle a lo que es hoy parte del territorio de Santa Cruz, trajo consigo a un naturalista que luego pasaría a la historia de los grandes hombres de la ciencia, Charles Darwin. A fines de 1833 y principios de 1834, Darwin coleccionó una importante cantidad de lagartijas en Santa Cruz. Este material, fue luego utilizado para realizar la descripción formal de varias especies nuevas para la ciencia, tarea realizada por Duméril y Bibrón (1837) y Bell (1843), incluyendo a las especies *Diplolaemus bibronii*, *D. darwinii*, *Liolaemus bibronii*, *L. fitzingerii* y *L. kingii*. Luego, el

conocimiento sobre la herpetofauna de Santa Cruz avanzó muy lentamente, con la descripción de unas pocas especies (*L. lineomaculatus*, Boulenger, 1885; *L. hatcheri*, Stejneger, 1909) y la mención de esas especies en varios trabajos generales sobre Patagonia o en los resultados de algunas expediciones generales de colecta (e.g. Koslowsky, 1896; Anderson, 1898).

Sin duda alguna, el “renacimiento” de los estudios sobre herpetología en Santa Cruz comienzan con los trabajos de José Miguel Cei quién, particularmente desde 1965 en adelante, enfocó la mayoría de sus estudios a la herpetología patagónica (Scolaro y Videla, 2007). A principios de la década del ‘70, J. M. Cei colaboró con R. Donoso Barros en la descripción de varias especies patagónicas incluyendo *Liolaemus archeforus* en Santa Cruz (Donoso Barros y Cei, 1971); sin embargo, la mayoría de sus contribuciones fueron mayoritariamente publicadas mediante colaboraciones con su colega J. A. Scolaro, incluyendo las descripciones de *Liolaemus baguali*, *L. escarchadosi*, *L. gallardoi*, *L. silvanae*, *L. tari*, *L. tristis* y *L. zullyae* (Donoso Barros y Cei, 1971; Cei y Scolaro, 1982a, b, 1983, 1996; Scolaro y Cei, 1997). Por otro lado, varias especies fueron descritas para territorios cercanos a Santa Cruz, pero en la vecina República de Chile que posteriormente fueron encontrados dentro de la provincia, incluyendo *Liolaemus magellanicus*, *L. sarmientoi*, *L. scolaro* y *L. chacabucoense* (Hombron y Jacquinet, 1847; Donoso Barros, 1973; Pincheira-Donoso y Núñez, 2005; Núñez y Scolaro, 2009). Los trabajos de Cei no solo representaron un gran avance para la taxonomía, sino que también abrieron caminos para futuras investigaciones biogeográficas, herpetológicas y evolutivas (Scolaro y Videla, 2007). En 1986, Cei publicó una de sus mayores contribuciones a la herpetología argentina, incluyendo la mayoría de la información por entonces recopilada para Santa Cruz; allí se actualizaron las distribuciones de las especies en la provincia (Cei, 1986) y se brindó información de historia natural y de la biología de las especies. Posteriormente a esta monografía varias descripciones de nuevas especies fueron publicadas (Cei y Scolaro, 1996; Scolaro y Cei, 1997; Abdala y Lobo, 2006; Breitman *et al.*, 2011b,c) como así también algunos pocos trabajos sobre aspectos sistemáticos (Scolaro y Cei, 1987; Scolaro, 1992; Etheridge y Espinoza 2000; Pincheira Donoso y Nuñez, 2005; Lobo *et al.*, 2010) o ecológicos, en particular de ecología térmica para las especies de la provincia (ej. Medina *et al.*, 2009; Ibargüengoytía *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2011). También se publi-

có información sobre distribución geográfica o de algunos aspectos ecológicos de la herpetofauna (e.g. Corbalán *et al.*, 2011, Pincheira Donoso y Nuñez 2005, Pincheira Donoso *et al.*, 2008, 2009, 2011).

La investigación de los patrones genéticos de la herpetofauna de Santa Cruz es mucho más reciente y estuvo asociada al desarrollo de hipótesis evolutivas dentro del marco de la sistemática y la taxonomía. Uno de los primeros trabajos que incluyó datos genéticos de especies de esta provincia fue el publicado por Schulte y colaboradores (2000). En dicho trabajo se presenta un árbol génico (en base a marcadores mitocondriales) para ~ 60 especies del género *Liolaemus* (incluyendo una muestra de *L. fitzingeri* colectada en Santa Cruz). Los resultados de ese trabajo fueron congruentes con la propuesta de la división de *Liolaemus* en dos subgéneros o grupos (Laurent, 1983) basada en datos morfológicos. A partir de allí, el desafío molecular se centró el publicar árboles de genes mucho más inclusivos, tanto en términos de taxa, como de marcadores, incorporando secuencias nucleares y mitocondriales analizadas con una variedad de metodologías: Bayesianas, de Máxima Verosimilitud y Máxima Parsimonia (Morando *et al.*, 2003; Schulte *et al.*, 2003; Espinoza *et al.*, 2004; Avila *et al.*, 2006; Breitman *et al.*, 2011a; Breitman, 2013; Pyron *et al.*, 2013). Más recientemente, de acuerdo al cambio de paradigma en esta disciplina (Edwards *et al.*, 2007), se propone analizar los datos moleculares dentro de un contexto coalescente para recuperar árboles de especies (Maddison, 1997; Liu y Pearl, 2007; Liu *et al.*, 2008; Carstens y Dewey, 2010; entre otros; ver ejemplos en *Liolaemus* en: Breitman *et al.*, 2011a; Camargo *et al.*, 2012). No existe todavía un gran número de publicaciones donde se realicen estudios genéticos detallados para cada una de las especies de lagartijas que habitan Santa Cruz (ver Morando *et al.*, 2003; Avila *et al.*, 2006; Breitman *et al.*, 2012; Breitman *et al.*, en revisión). Sin embargo, son varias las tesis doctorales que se desarrollaron (Martínez, 2012; Breitman, 2013) y se desarrollan (M. Olave, I. Minoli, comunicación personal) para entender la sistemática de los *Liolaemus* de la Patagonia y de esta provincia, por lo que publicaciones derivadas de las mismas deberían estar disponibles en los próximos años. Por otro lado, los géneros *Diplolaemus*, *Leiosaurus* y *Homonota* que habitan la provincia también están siendo estudiados y las filogenias de los mismos también estarán disponibles en el corto plazo (M. Morando, comunicación personal).

Además de estudios genéticos y taxonómicos, diferentes grupos de trabajo evalúan las lagartijas de Santa Cruz desde diferentes marcos conceptuales, incluyendo: ecología (Espinoza *et al.*, 2004), fisiología (ej. Iburgüengoytía y Casalins, 2007; Medina *et al.*, 2009; Iburgüengoytía *et al.*, 2010; Medina e Iburgüengoytía, 2010; Fernández *et al.*, 2011), comportamiento (Bonino *et al.*, 2011; Bonino, 2013), historia de vida (ej. Cei, 1973, 1986; Scolaro y Cei, 1987, 1997; Scolaro, 2005, 2006; Piantoni *et al.*, 2006; Iburgüengoytía y Casalins, 2007; Iburgüengoytía *et al.*, 2007; entre otros) y conservación (Corbalán *et al.*, 2011; Abdala *et al.*, 2012). Como todo en ciencia, las respuestas encontradas abren abanicos de nuevas preguntas y líneas de investigaciones futuras, entre las que creemos se encuentran: (1) la profundización del estudio de los patrones bio/filogeográficos de cada especie, prestando especial atención a los procesos de flujo génico e hibridización en las zonas de contacto; (2) el estudio morfológico de la variación fenotípica (en especial para las especies de la sección *L. lineomaculatus*), y la variación de la misma en función del ambiente y la competencia; (3) el estudio comportamental, enfocado especialmente a entender los procesos de selección sexual y/o selección natural; (4) la profundización de estudios fisiológicos; por ejemplo, el entendimiento de las rutas hormonales y fisiológicas que permiten la subsistencia de linajes en lugares donde existe o existió permafrost; (5) el estudio detallado de las áreas identificadas como refugio ante las glaciaciones; (6) el estudio de los cambios demográficos futuros en función de los cambios térmicos proyectados para el futuro; (7) el estudio del uso del espacio a nivel poblacional; y muchas otras.

Dado que en la actualidad las lagartijas de Santa Cruz están siendo estudiadas con diferentes enfoques metodológicos, creemos que el continuo desarrollo de estas investigaciones sumado a su futura integración, conducirá a un sólido entendimiento de las relaciones entre especies dentro de los ecosistemas. Si se logra entender la dinámica de los sistemas naturales, se podrá predecir más adecuadamente el impacto que tendrán las actividades comerciales en la Patagonia (Pascual *et al.*, 1998); situación que sería ideal dentro del marco de cambio climático global en el que nos encontramos (Sinervo *et al.*, 2010).

### Agradecimientos

A todo el Grupo de Herpetología Patagónica, por su ayuda en la colección y preservación de especímenes,

en especial a: N. Feltrin, N. Frutos, M. Kozykariski, R. Martínez, M. Nicola, V. Paiaro, C.H.F. Pérez y C. Zanotti. Al Dr. Cristian Abdala por habernos cedido amablemente la foto de *Liolaemus senger*. Agradecemos los comentarios del M. Vaira, M. Olave y dos revisores anónimos. A las autoridades de Fauna de Santa Cruz por los permisos de colecta. A los organismos que otorgaron fondos para trabajos de campo y viajes de capacitación: CONICET (beca doctoral y postdoctoral), ANPCYT-FONCYT PICT 2006-00506, 33789, CONICET PEI 2001-6397, PIP 2005-6469, Subsidio Apoyo Cooperación Internacional. Ministerio de Educación Provincia del Chubut. A la National Science Foundation (NSF-PIRE) y los científicos e instituciones que ganaron este premio (ordenadas alfabéticamente): Universidad Brigham Young, Centro Nacional Patagónico (AR), Universidad Dalhousie, Instituto Botánico Darwinion (AR), Universidad Austral de Chile, Universidad de Concepción (CH), Universidad Nacional del Comahue (AR), Universidad Nacional de Córdoba (AR), y Universidad de Nebraska; y al premio OISE 0530267.

### Literatura citada

- Abdala, C.S. 2003. Cuatro nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae), pertenecientes al grupo *boulengeri*, de la Patagonia, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 17: 3-32.
- Abdala, C.S. 2005. Dos nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) y redescipción de *Liolaemus boulengeri* (Koslowky, 1898). *Cuadernos de Herpetología* 19: 3-33.
- Abdala, C.S. & Díaz Gómez, J.M. 2001. *Liolaemus silvanae* (Donoso Barros & Cei, 1971) (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 15: 143-144.
- Abdala, C.S. & Lobo, F. 2006. Description of a new patagonian lizard species of the *Liolaemus silvanae* group (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 1: 1-8.
- Abdala, C.S.; Acosta, J.L.; Acosta, J.C.; Alvarez, B.; Arias, F.; Avila, L.J.; Blanco, G.; Bonino, M.; Boretto, J.; Brancatelli, G.; Breitman, M.F.; Cabrera, M.; Cairo, S.; Corbalán, V.; Hernando, A.; Iburgüengoytía, N.; Kakoliris, F.P.; Laspiur, A.; Montero, R.; Morando, M.; Pellegrin, N.; Pérez, C.H.F.; Quinteros, S.; Semhan, R.; Tedesco, M.E.; Vega, L. & Zalba, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 215-247.
- Anderson, L.G. 1898. List of Reptiles and Batrachians collected by the Swedish Expedition to Tierra del Fuego. 1895-1896 under direction of Otto Nordenskiöld. *Oversight af Kongl Vetenskaps-Akademiens Forhandlingar* 7: 457-462.
- Avila, L.J.; Acosta, J.C. & Murua, F. 1998. Herpetofauna de la provincia de San Juan, Argentina. Lista comentada y distribución geográfica. *Cuadernos de Herpetología* 12: 11-29.
- Avila, L.J. & Carrizo, G.R. 2003. Lista comentada y distribución

- geográfica de la herpetofauna de la provincia de San Luis, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 47: 93-116.
- Avila, L.J.; Morando, M. & Perez, D.R. 2001. New records and natural history notes for lizards and snakes from Patagonia, Argentina. *Herpetological Review* 32: 64-65.
- Avila, L.J.; Morando, M. & Sites Jr., J.W. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Avila, L.J.; Martínez, L.E. & Morando, M. 2013a. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa* 3616: 201-238.
- Avila, L.J.; Olave, M.; Pérez, C.H.F.; Pérez, D.R. & Morando, M. 2013b. Molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus rothi* complex and a new species of lizard from Auca Mahuida Volcano (Squamata: Liolaemini). *Zootaxa* 3608: 221-238.
- Avise, J.C. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge.
- Barrowclough, G.F. & Zink, R.M. 2009. Funds enough, and time: mtDNA, nuDNA and the discovery of divergence. *Molecular Ecology* 18: 2934-2936.
- Bell, T. 1843. Reptiles: 1-51. *En: Darwin, C. (ed.), The Zoology of the Voyage of the H.M.S. "Beagle"*. Smith Eider, London.
- Bonino, M.F. 2013. Patrones y procesos fisioecológicos en Liolaemini (Squamata: Iguania) de la Patagonia. Efectos potenciales del cambio climático global y relaciones con la distribución. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.
- Bonino, M.F.; Moreno Azócar, D.L.; Tulli, M.J.; Abdala, C.S.; Perotti, M.G. & Cruz, F.B. 2011. Running in cold weather: morphology, thermal biology, and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). *Journal of Experimental Zoology* 315: 495-503.
- Boulenger, G.A. 1885. Catalogue of the Lizards in the British Museum (Natural History). London.
- Breitman, M.F. 2013. Filogenia, Filogeografía y patrones de diversificación en la sección *Liolaemus lineomaculatus* (Iguania: Squamata: Liolaemini) de América del Sur austral (Patagonia). Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.
- Breitman, M.F.; Avila, L.J.; Sites Jr., J.W. & Morando, M. 2011a. Lizards from the end of the world: phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 364-376.
- Breitman, M.F.; Parra, M.; Pérez, C.H.F. & Sites Jr., J.W. 2011b. Two new species of lizards from the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini) from southern Patagonia. *Zootaxa* 3120: 1-28.
- Breitman, M.F.; Pérez, C.H.F.; Parra, M.; Morando, M.; Sites Jr., J.W. & Avila, L.J. 2011c. New species of lizard from the *magellanicus* clade of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini) from southern Patagonia. *Zootaxa* 3123: 32-48.
- Breitman, M.F.; Avila, L.J.; Sites Jr., J.W. & Morando, M. 2012. How lizards survived blizzards: phylogeography of the *Liolaemus lineomaculatus* group (Liolaemidae) reveals multiple breaks and refugia in southern Patagonia, and their concordance with other co-distributed taxa. *Molecular Ecology* 21: 6068-6085.
- Breitman, M.F.; Morando, M.; Sites Jr., J.W. & Avila, L.J. 2013. Taxonomic revision of the *L. lineomaculatus* section (Liolaemidae): is the current morphological arrangement accurate?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 168: 612-668.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME, Buenos Aires.
- Camargo, A.; Sinervo, B. & Sites Jr., J.W. 2010. Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Molecular Ecology* 19: 3250-3270.
- Camargo, A.; Avila, L.J.; Morando, M. & Sites, J.W., Jr. 2012. Accuracy and precision of species trees: effects of locus, individual and base pair sampling on inference of species trees in lizards of the *Liolaemus darwini* group (Squamata, Liolaemidae). *Systematic Biology* 61: 272-288.
- Carstens, B.C. & Dewey, T.A. 2010. Species delimitation using a combined coalescent and information-theoretic approach: an example from North American *Myotis* bats. *Systematic Biology* 59: 400-414.
- Cei, J.M. 1973. Herpetología patagónica. VI. Los *Liolaemus* del grupo *fitzingeri* en Santa Cruz y Chubut (Sauria, Iguanidae). *Physis* 32: 447-458.
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, Monografie* 4:
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1982a. Un nuevo iguánido tropidurino del género *Liolaemus*, grupo *kingi-archeforus*, de la región del Lago Belgrano, Santa Cruz, Argentina. *Revista de la Universidad Nacional de Río Cuarto* 2: 257-268.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1982b. A new species of the Patagonian genus *Vilcunia*, with remarks on its morphology, Ecology and distribution. *Journal of Herpetology* 16: 354-363.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1983. Una nueva forma geográfica de *Liolaemus kingii* de Santa Cruz, Argentina (Lacertilia, Iguanidae). *Neotropica* 29: 209-214.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1996. A new species of *Liolaemus* of the *archeforus* group from the precordilleran valley of the Zeballos river, Santa Cruz Province, Argentina (Reptilia, Tropiduridae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturale* 14: 389-401.
- Cei, J.M. & Williams, J.D. 1984. Las colecciones herpetológicas de la expedición patagónica del Perito Moreno (Marzo-Abril de 1986) y las formas argentinas de *Liolaemus* del grupo *pictus*. *Revista del Museo de La Plata Sección Zoología* 13: 183-194.
- Cei, J.M.; Scolaro, J.A. & Videla, F. 2003. A taxonomic revision of recognized argentine species of the Leiosaurid genus *Diplolaemus* (Reptilia, Squamata, Leiosauridae). *Facena* 19: 87-106.
- Corbalán, V. & Debandi, G. 2008. La lacertofauna de Mendoza: lista actualizada, distribución y riqueza. *Cuadernos de Herpetología* 22: 5-24.
- Corbalán, V.; Tognelli, M.F.; Scolaro, J.A. & Roig-Juñet, S.A. 2011. Lizards as conservation targets in Argentinean Patagonia. *Journal for Nature Conservation* 19: 60-67.
- Domínguez, M.C.; Roig-Juñet, S.; Tassin, J.J.; Ocampo, F.C. &

- Flores, G.E. 2006. Areas of endemism of the Patagonia steppe: an approach based on insect distributional patterns using endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1527-1537.
- Donoso-Barros, R. 1973. Una nueva lagartija magallánica (Reptilia, Iguanidae). *Neotropica* 19: 163-164.
- Donoso-Barros, R. & Cei, J.M. 1971. New lizard from the volcanic patagonian plateau of Argentina. *Journal of Herpetology* 5: 89-95.
- Duméril, A.M.C. & Bibron, G. 1837. *Erpétologie générale ou Histoire Naturelle Complete des reptiles*, V. Encyclopédique Roret, Paris.
- Edwards, S.V.; Liu, L. & Pearl, D.K. 2007. High resolution species trees without concatenation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 5936-5941.
- Edwards, S. & Bensch, S. 2009. Looking forwards or looking backwards in avian phylogeography? A comment on Zink and Barrowclough 2008. *Molecular Ecology* 18: 2930-2933.
- Escudero, P.A.; Minoli, I.; Frutos, N.; Avila, L.J. & Morando, M. 2012. Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini: *Liolaemus*). *Cuadernos de Herpetología* 26: 79-89.
- Espinoza, R.E.; Wiens, J.J. & Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R. & Espinoza, R.E. 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* 126: 1-64.
- Feltrin, N.; Pérez, C.H.F.; Breitman, M.F. & Avila, L.J. 2009. *Liolaemus baguali* (ncn). Spinal injury. *Herpetological Review* 40: 223.
- Feltrin, N.; Pérez, C.H.F.; Breitman, M.F. & Avila, L.J. 2010. *Liolaemus hatcheri* (ncn). Multiple Mortality. *Herpetological Review* 4: 81.
- Fernández, J.B.; Smith Jr., J.; Scolaro, A. & Ibagüengoytía, N.R. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36: 15-22.
- Galtier, N.; Nabholz, B.; Glémin, S. & Hurst, G.D. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: A reappraisal. *Molecular Ecology* 18: 4541-4550.
- Gamble, T.; Bauer, A.M.; Greenbaum, E. & Jackman, T.R. 2008. Out of the blue: a novel, trans-Atlantic clade of geckos (Gekkota, Squamata). *Zoologica Scripta* 37: 55-366.
- Giraud, A.R.; Duré, M.; Schaefer, E.; Lescano, J.N.; Etchepare, E.; Akmentins, M.S.; Natale, G.S.; Arzmeñdia, V.; Bellini, G.; Ghirardi, R. & Bonino, M. 2012. Revisión de la metodología utilizada para categorizar especies amenazadas de la herpetofauna Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 117-130.
- Hombro, J. & Jacquinot, H. 1847. Reptiles: 1837-1840. *En: Gide, E.T. (ed.), Voyage au Pôle Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zélée*. Paris.
- Ibagüengoytía, N. & Schulte, J.A. 2001. *Diplolaemus darwini*. Argentina: Chubut. *Herpetological Review* 32: 57.
- Ibagüengoytía, N.R. & Casalins, L.M. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology* 41: 77-80.
- Ibagüengoytía, N.R.; Renner, M.; Boretto, J.M.; Piantoni, C. & Cussac, V. 2007. Thermal effect on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 28: 235-246.
- Ibagüengoytía, N.R.; Marlin Medina, S.; Fernández, J.B.; Gutiérrez, J.A.; Tappari, F. & Scolaro, A. 2010. Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35: 21-27.
- Koslowky, J. 1896. Sobre algunos reptiles de Patagonia y otras regiones argentinas. *Revista del museo de La Plata* 7: 447-457.
- Koslowky, J. 1898. Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 8: 161-200.
- Kozykariski, M.L.; Pérez, C.H.F.; Breitman, M.F. & Avila, L.J. 2008. Algunas observaciones etológicas del parto de *Liolaemus lineomaculatus* (Sauria: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 22: 95-97.
- Laurent, R.F. 1983. Contribución al conocimiento del género *Liolaemus* wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1: 16-18.
- Liu, L. & Pearl, D.K. 2007. Species trees from gene trees: reconstructing Bayesian posterior distributions of a species phylogeny using estimated gene tree distributions. *Systematic Biology* 56: 504-514.
- Liu, L.; Pearl, D.K.; Brumfield, R.T. & Edwards, S.V. 2008. Estimating species trees using multiple-allele DNA sequence data. *Evolution* 62: 2080-2091.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E. & Quinteros, S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1-30.
- Maddison, W.P. 1997. Gene trees in species trees. *Systematic Biology* 46: 523-536.
- Martínez, L.E. 2012. Métodos empíricos para delimitar especies: el complejo *Liolaemus bibronii* (Squamata: Liolaemini) como ejemplo. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.
- Medina, S.M.; Gutierrez, J.; Scolaro, A. & Ibagüengoytía, N. 2009. Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus bibronii* in Patagonia Argentina. *Journal of Thermal Biology* 34: 32-40.
- Medina, M. & Ibagüengoytía, N.R. 2010. How do viviparous lizards reproduce in Patagonia? A comparative study of three species of *Liolaemus*. *Journal of Arid Environments* 74: 1024-1032.
- Morando, M.; Avila, L.J. & Sites Jr., J.W. 2003. Sampling strategies for delimiting species: Genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian South America. *Systematic Biology* 52: 159-185.
- Morando, M.; Avila, L.J.; Turner, C. & Sites Jr., J.W. 2007. Molecular evidence for a species complex in *Liolaemus bibronii* & phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 952-973.
- Núñez, H. & Scolaro, J.A. 2009. *Liolaemus (Donosolaemus) chacabucoense*, nueva especie de lagartija para la región de

- Aisén, Chile (Reptilia, Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 58: 67-74.
- Olave, M.; Martínez, L.E.; Avila, L.J.; Sites Jr., J.W. & Morando, M. 2011. Evidence of hybridization in the Argentinean lizards *Liolaemus gracilis* and *Liolaemus bibronii* (Iguania: Liolaemini): An integrative approach based on genes and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 381-391.
- Paruelo, J.M. & Aguiar, M.R. 2003. El impacto humano sobre los ecosistemas: el caso de la desertificación en Patagonia. *Ciencia Hoy* 13: 48-59.
- Paruelo, J.M.; Golluscio, R.A.; Jobbagy, E.G.; Canevari, M. & Aguiar, M.R. 2006. Situación ambiental en la estepa Patagónica: 302-330. *En: Brown, A.; Martínez Ortiz, U.; Acerbi, M. & Corcuera, J. (eds.), La Situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.*
- Pascual, M.A.; Orensanz, J.M.; Parma, A. & Saba, S. 1998. The Patagonia Challenge: Melding Conservation with Development: 410-425. *En: Fielder, P. L. & Kareiva, P. M. (eds.), Conservation Biology. Chapman & Hall, Estados Unidos.*
- Pauls, S.U.; Nowak, C.; Bálint, M. & Pfenninger, M. 2013. The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology* 22: 925-946.
- Pérez, C.H.F.; Frutos, N.; Kozykariski, M.; Morando, M.; Pérez, D.R. & Avila, L.J. 2011. Lizards of Río Negro Province, northern Patagonia, Argentina. *Check List* 7: 202-219.
- Piantoni, C.; Ibagüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 2006. Growth and age of the southernmost distributed gecko of the world (*Homonota darwini*) studied by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia* 27: 393-400.
- Pincheira-Donoso, D. & Núñez, H. 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae). *Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural. Chile. Santiago* 59: 1-486.
- Pincheira-Donoso, D.; Hodgson, D.J. & Tregenza, T. 2008. The evolution of body size in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology* 8: 68-78.
- Pincheira-Donoso, D.; Hodgson, D.; Stipala, J. & Tregenza, T. 2009. A phylogenetic analysis of sex-specific evolution of ecological morphology in *Liolaemus* lizards. *Ecology Research* 24: 1223-1231.
- Pincheira-Donoso, D.; Fox, S.F.; Scolaro, J.A.; Ibagüengoytía, N.; Acosta, J.C.; Corbalán, V.; Medina, M.; Boretto, J.; Villavicencio, H.J. & Hodgson, D.J. 2011. Body size dimensions in lizard ecological and evolutionary research: exploring the predictive power of mass estimation equations in two Liolaemidae radiations. *Herpetological Journal* 21: 35-42.
- Pyron, R.A.; Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 2013: 13-93.
- Rabassa, J. 2008. Late Cenozoic glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego: 151-204. *En: Rabassa, J. (ed.), Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. Elsevier Press, Oxford.*
- Rivas, G.A.; Molina, C.R.; Ugueto, G.N.; Barros, T.R.; Barrio-Amorós, C.L. & Kok, P.J.R. 2012. Reptiles of Venezuela: an updated and commented checklist. *Zootaxa* 3211: 2-64.
- Roig, A.F. 1998. La vegetación de la Patagonia: 48-174. *En: Correa, M.N. (Dir.), Flora Patagónica: Colección científica del INTA, VIII, Parte I, M. N. INTA, Buenos Aires.*
- Schulte, J.A.; Macey, J.R.; Espinoza, R.E. & Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Schulte, J.A.; Valladares, J.P. & Larson, A. 2003. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanian lizards. *Herpetologica* 59: 399-419.
- Scolaro, J.A. 1992. Morphological differences between *Vilcunia* and *Liolaemus magellanicus* and *L. lineomaculatus*: a discriminant analysis. *Acta Zoologica Lilloana* 41: 287-293.
- Scolaro, J.A. 2005. Reptiles Patagónicos: Sur. Guía de Campo. Universidad Nacional de la Patagonia, Trelew.
- Scolaro, J.A. 2006. Reptiles Patagónicos Norte: una guía de campo. Universidad Nacional de la Patagonia, Comodoro Rivadavia.
- Scolaro, J.A. & Cei, J.M. 1987. A multivariate analysis of morphometric and exosomatic characters of Iguanid lizards of the Patagonian *Liolaemus kingi* complex. *Journal of Herpetology* 21: 343-348.
- Scolaro, J.A. & Cei, J.M. 1997. Systematic status and relationships of *Liolaemus* species of the *archeforus* and *kingii* groups: a morphological and taxonomical approach (Reptilia: Tropiduridae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali* 15: 369-406.
- Scolaro, J.A. & Videla, F. 2007. In Memoriam: Prof. Dr. José Miguel Alfredo María Cei (1918-2007). *Cuadernos de Herpetología* 21: 63-65.
- Sinervo, B.; Mendez-De la Cruz, F.; Miles, D.B.; Heulin, B.; Bastiaans, E.; Villagran-Santa Cruz, M.; Lara-Resendiz, R.; Martínez-Méndez, N.; Calderon-Espinosa, M.L.; Nelsi Mesa-Lázaro, R.; Gadsden, H.; Avila, L.J.; Morando, M.; De la Riva, I.J.; Victoriano Sepulveda, P.; Duarte Rocha, C.F.; Ibagüengoytía, N.; Aguilar Puntriano, C.; Massot, M.; Lepetz, V.; Oksanen, T.A.; Chapple, D.; Bauer, A.; Branch, W.; Clobert, J. & Sites Jr., J.W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.
- Stejneger, L. 1909. Batrachians and reptiles, Part II, 1905-1911. *En: Scott, W.B. (ed.), Reports of the Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899. Zoology, Princeton University.*
- Tiranti, S.I. & Avila, L.J. 1997. Reptiles of La Pampa province, Argentina: an annotated checklist. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 33: 97-117.
- Victoriano, P.F.; Coronado, T.M. & Ortiz, J.C. 2010. A multivariate analysis of taxonomic limits in *Diplolaemus* Bell 1843. *Gayana* 74: 23-36.
- Zink, R.M. & Barrowclough, G.F. 2008. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2107-2121.

**Apéndice 1.** Lista de localidades de Santa Cruz con individuos depositados en la Colección Herpetológica LJAMM del Centro Nacional Patagónico. Datos clasificados por especie y departamento. Se presentan las coordenadas geográficas (expresadas en grados decimales) para cada sitio de colecta y los números de colección de los individuos.

*Diplolaemus bibronii*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Corpen Aike: Ruta Nacional 3, 49.4 km S San Julián, cerca Entrada Estancia La Silvita (-49.63214 S; -68.09091 W): LJAMM 11452. Ruta Provincial 73, 89.7 km SE empalme Ruta Nacional 40, 1 km ex Hotel La Horqueta, 1 km NW empalme Ruta Nacional 288 (-49.49214 S; -70.18008 W): LJAMM 9302-04. Departamento Deseado: Ruta Provincial 39, 8.5 km N arroyo Pirámide, 29.5 km S Ruta Provincial 43 (-46.82378 S; -69.65139 W): LJAMM 9625. Ruta Provincial 14, 3.9 km E empalme Ruta Provincial 68, 2.4 km E Estancia El Polvorín (-47.12261 S; -66.46303 W): LJAMM 9694. Ruta Provincial 47, 55.4 km SW Tellier, 3 km S puente sobre Río Deseado, en empalme Ruta Provincial 89 (-47.85033 S; -66.62217 W): LJAMM 9836. Camino desde Bahía Laura a Estancia La Enriqueta, 9.4 km W empalme Ruta Provincial 83 (-48.31786 S; -66.58075 W): LJAMM 9877. Ruta Provincial 75, 2.8 km W empalme Ruta Provincial 87 (-48.14275 S; -68.213 W): LJAMM 10093. Ruta Provincial 12, 9.8 km N empalme Ruta Provincial 75, aprox. 3 km S Gobernador Moyano (-47.79358 S; -68.59222 W): LJAMM 10105. Ruta Provincial 16, 42.1 km N Las Heras, 2 km W Estancia Sarai (-46.20961 S; -68.78733 W): LJAMM 10213. Ruta Nacional 281, 45 Km NW Tellier (-47.47228 S; -66.33143 W): LJAMM 13206. Ruta Nacional 281, 14 km SE Jaramillo (-47.273 S; -67.0124 W): LJAMM 13207. Ruta Provincial 43, 16 Km E Las Heras (-46.56403 S; -68.40163 W): LJAMM 13208. 1 Km W Tellier (-47.65347 S; -66.05161 W): LJAMM 3087, 13205. 5,5. km N Puerto Deseado (-47.71697 S; -65.84108 W): LJAMM 7432-35, 9757-65. Ruta Provincial 62, 37,1 km S empalme Ruta Provincial 47, 28.1 km S Estancia La Chaira (-48.32656 S; -66.91108 W): LJAMM 9873-5. Ruta Provincial 47, 93.3 km S empalme Ruta Provincial 62, entrada a Estancia La Chaira, 37.4 km NE empalme Ruta Provincial 87 (-48.10261 S; -66.92003 W): LJAMM 9955-6. Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40 (tramo antiguo consolidado), 38.7 km S Perito Moreno (roquedales al NW de la ruta, Arroyo Telken (-46.94833 S; -70.74533 W): LJAMM 3981. Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40, 69.7 km S limite Santa Cruz-Chubut (-46.49278 S; -70.80208 W): LJAMM 4723. Ruta Nacional 40, 44.4 km S Perito Moreno (-46.91256 S; -70.72208 W): LJAMM 6511. Ruta Provincial 41, 61 km W empalme Ruta Nacional 40, cerca cruce Río El Correntoso (-47.20567 S; -71.64789 W): LJAMM 7362. Ruta Provincial 41, 72 km W empalme Ruta Nacional 40, 1 km W Ruta Provincial A Hipólito Irigoyen (Lago Posadas) (-47.24225 S; -71.72622 W): LJAMM 7363. Ruta Provincial 41, 4 km SE paso Roballos, roquedales en mallín a 0.5 km puente sobre el Río Ghio (-47.16475 S; -71.83925 W): LJAMM 7373. Ruta Provincial 41 camino a paso Roballos, pasando estancia La Juanita, a 10 km al S del paso (-47.20017 S; -71.78519 W): LJAMM 7374. Ruta Provincial 39, 39.6 km E Bajo Caracoles

(-47.442 S; -70.46528 W): LJAMM 7417. Ruta Provincial 39, 132.3 km NE Bajo Caracoles, pasando estancia Vista Alegre (-46.98461 S; -69.83744 W): LJAMM 7430. Ruta Provincial 39, 137.1 km NE Bajo Caracoles, pasando estancia La Juanita (-46.97319 S; -69.78283 W): LJAMM 7431. Ruta a El Portezuelo, Ruta Provincial 45, 15.2 km SE Laguna de los Gendarmes (-46.20117 S; -71.59175 W): LJAMM 9264. Ruta Provincial 45, 7.7 km SE empalme Ruta Provincial 72, 6.3 km NW Estancia Bahía (-46.26281 S; -71.37761 W): LJAMM 9289. Ruta Provincial 39, 7.5 km N Estancia La María, 16 km S Arroyo Pirámides (-46.98261 S; -69.79992 W): LJAMM 9624. Ruta Provincial 41, 35.3 km E Paso Roballos, cerca Río Correntoso (-47.19706 S; -71.3509 W): LJAMM 13051. Ruta Nacional 40, 71 km S limite Santa Cruz-Chubut (-46.50725 S; -70.80378 W): LJAMM 4571-2. Subida a Meseta Lago Buenos Aires, camino a Puesto Lebrun, 3.3 km W casco Estancia La Vizcaína (-47.11486 S; -70.98192 W): LJAMM 9214-5. Estancia Piedra Grande, 59 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.60503 S; -69.76792 W): LJAMM 9581-3. Departamento Magallanes: Ruta Nacional 3, 57 km N San Julián (-48.84528 S; -67.68389 W): LJAMM 4573. Cruce Ruta Provincial 25 y Ruta Provincial 77, cerca de Estancia Cerro Perdido (-48.96869 S; -68.49117 W): LJAMM 7178. Ruta Provincial 77, 66.6 km NW empalme Ruta Provincial 25, 9.1 km SE Estancia Vega Grande (-48.49839 S; -68.86383 W): LJAMM 10026. Ruta Provincial 12, 16.6 km N empalme Ruta Provincial 25 (-48.71086 S; -69.72056 W): LJAMM 9527-8. Departamento Río Chico: Ruta Provincial 12, 5 km N empalme Ruta Provincial 25, 40 km E Gob. Gregores (-48.79814 S; -69.753 W): LJAMM 7177. Ruta Provincial 12, 28.1 km N empalme Ruta Provincial 25 (-48.62914 S; -69.7615 W): LJAMM 9524. Camino vecinal a Estancia La Bajada, 26.9 km empalme Ruta Nacional 40 (-47.87206 S; -70.28413 W): LJAMM 11605. Ruta Nacional 40, 50.4 km N empalme Ruta Provincial 37, roquedales W Pampa La Chispa, 0.5 km S desvío Estancia El Tranquilo (-47.83214 S; -70.49187 W): LJAMM 11598-9. Ruta Provincial 29, 35.5 km SW Gobernador Gregores (-48.84406 S; -70.59489 W): LJAMM 9290-1.

*Diplolaemus darwini*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Guer Aike: Estancia La Correntina, 5 km W Ruta Provincial 40 (-50.92219 S; -71.73725 W): LJAMM 7209, 7220-22. Departamento Lago Argentino: Ruta Nacional 40, 5 km W Río Bote (-50.29972 S; -71.78694 W): LJAMM 7210. 4 km N estancia Altavista por camino estancia San Adolfo, meseta de San Adolfo, 8.6 km N Ruta Provincial 31 (-49.18714 S; -71.8755 W): LJAMM 7260. 5 km N Estancia Altavista por camino a Estancia San Adolfo, 8.6 km N Ruta Provincial 31. Subida a Meseta NE hasta los 900 (Meseta de San Adolfo) (-49.17547 S; -71.87289 W): LJAMM 9316. 17.9 km N Estancia La Patricia, 1 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.36189 S; -69.82031 W): LJAMM 9643. Sierra del Bagual, camino 1 km E de Ruta Nacional 40 (-49.41025 S; -71.49953 W): LJAMM 9390-3. Departamento Lago Buenos Aires: Camino a estancia Flecha Negra, 9 km N camino entre Estancia La Morocha y Estancia Santa Rosa (-47.87317 S; -69.76083 W): LJAMM 9566-8. Departamento Magallanes: Ruta Provincial 77, 66.6 km NW empalme Ruta Provincial 25, 9.1 km SE Estancia Vega Grande (-48.49839 S; -68.86383 W): LJAMM 10025. Departamento Río Chico: Ruta Provincial 39, 17.9 km W Bajo Caracoles camino a Hipólito Irigoyen (Lag. Posadas) (-47.52586 S; -71.12503

W): LJAMM 7325. Camino vecinal a Estancia La Bajada, 39.1 km E empalme Ruta Nacional 40, entre Estancias El Tranquilo y La Bajada (-47.95158 S; -70.27113 W): LJAMM 11608. Ruta Nacional 40, 50.4 km N empalme Ruta Provincial 37, roquedales W Pampa La Chispa, 0.5 km S desvió Estancia El Tranquilo (-47.83214 S; -70.49187 W): LJAMM 11669.

*Homonota darwinii darwinii*: Santa Cruz; Departamento Deseado: Ruta Nacional 3, 34 km S Río Deseado (-47.48386 S; -67.26767 W): LJAMM 4601. Ruta Provincial 43, 20.6 km W Las Heras (-46.57 S; -69.19592 W): LJAMM 9210. Ruta Provincial 75, 46.6 km NW empalme Ruta Provincial 87, 1 km S Estancia Bajo Pantanoso, 18 km SE Ruta Provincial 12 (-47.92172 S; -68.55897 W): LJAMM 10094. Ruta Nacional 3, 58.8 km S Fitz Roy (-47.51519 S; -67.16168 W): LJAMM 11430. Ruta Provincial 12, 9.8 km N empalme Ruta Provincial 75, aprox. 3 km S Gobernador Moyano (-47.79358 S; -68.59222 W): LJAMM 10106-9. Ruta Provincial 12, 25.8 km N empalme Ruta Provincial 49, 27 km N Estancia Aguada del Cuero (-47.43475 S; -68.58308 W): LJAMM 10133-43. Ruta Nacional 3, 45.8 km S Caleta Olivia (-46.78122 S; -67.21136 W): LJAMM 11424-5. Cañadón Seco, Ruta provincial 12 (-46.59122 S; -67.42596 W): LJAMM 13197-8. Ruta Provincial 43, 54.5 km W Las Heras (-46.61406 S; -69.60769 W): LJAMM 9212-3. Ruta Provincial 14, 3.9 km E empalme Ruta Provincial 68, 2.4 km E Estancia El Polvorin (-47.12261 S; -66.46303 W): LJAMM 9695-703. 5,5 km N Puerto Deseado (-47.71497 S; -65.83919 W): LJAMM 9779-813, 7445-56. Ruta Provincial 47, 55.4 km SW Tellier, 3 km S puente sobre Río Deseado, en empalme Ruta Provincial 89 (-47.85033 S; -66.62217 W): LJAMM 9837-40, 9848-52. Bahía Laura (-48.39681 S; -66.47617 W): LJAMM 9878-85. Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Provincial 43, El Pluma (-46.48064 S; -70.02564 W): LJAMM 13196. Ruta Provincial 45, 7.7 km SE empalme Ruta Provincial 72, 6.3 km NW Estancia Bahía (-46.26281 S; -71.37761 W): LJAMM 9266-8, 9279. Departamento Magallanes: Ruta Provincial 77, 66.6 km NW empalme Ruta Provincial 25, 9.1 km SE Estancia Vega Grande (-48.49839 S; -68.86383 W): LJAMM 10012-24, 10638. Ruta Provincial 75, 28.8 km NW empalme Ruta Nacional 3, cerca cruce Río Seco en Estancia Loma Alta (-48.57561 S; -68.01233 W): LJAMM 10060-5. Ruta Nacional 3, 45.4 km S Tres Cerros (-48.5115 S; -67.43505 W): LJAMM 11431-2. Ruta Provincial 77, 47.4 km NW empalme Ruta Provincial 25 (-48.60075 S; -68.75969 W): LJAMM 9995-6.

*Liolaemus archeforus*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40, 36 km S limite Santa Cruz-Chubut (-46.24494 S; -70.71522 W): LJAMM 4566. Meseta Lago Buenos Aires, 18.7 SW Puesto Lebrun (-47.09139 S; -71.02025 W): LJAMM 9272. Ruta Nacional 40, 39.7 km N empalme Ruta Provincial 43, Cordón El Pluma (-46.18225 S; -70.66792 W): LJAMM 13054-6, 13058. Ruta Nacional 40 (tramo antiguo consolidado), 38.7 km S Perito Moreno (roquedales al NW de la ruta, Arroyo Telken (-46.87483 S; -70.74533 W): LJAMM 3982-6. Ruta Nacional 40, 71 km S limite Santa Cruz-Chubut (-46.50725 S; -70.80378 W): LJAMM 4621-2, 4624-5, 4627-9, 4654. Ruta Nacional 40, 44.4 km S Perito Moreno (-46.91256 S; -70.72208 W): LJAMM 6512-3. Meseta Lago Buenos Aires, 14.7 km W casco Estancia La Vizcaína, camino a puesto

Lebrun (-47.04653 S; -71.04978 W): LJAMM 9216-7. Ruta Nacional 40, 34.4 km S Perito Moreno, 8.4 km S Estancia Telken (-46.86697 S; -70.73286 W): LJAMM 9254-7. Ruta a El Portezuelo, Ruta Provincial 45, 15.2 km SE Laguna de los Gendarmes (-46.20117 S; -71.59175 W): LJAMM 9262-3, 9288. Puesto Lebrun (ahora Puesto Viejo) 27.3 km W casco Estancia La Vizcaína. Meseta del Lago Buenos Aires (-46.96439 S; -71.10756 W): LJAMM 9320, 9238-42, 9244-7.

*Liolaemus avilae*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Meseta Lago Buenos Aires, 18.7 SW Puesto Lebrun (-47.09139 S; -71.02025 W): LJAMM 9250-3, 9274-7, 9399.

*Liolaemus baguali*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Argentino: Ruta Nacional 40, 27.3 km N Tres Lagos, Sierras del Bagual (-49.38689 S; -71.49878 W): LJAMM 7229-33, 7258. 4 km N estancia Altavista por camino estancia San Adolfo, meseta de San Adolfo, 8.6 km N Ruta Provincial 31 (-49.18714 S; -71.8755 W): LJAMM 7261-2, 7318-23. Ruta Nacional 40, escarpa rocosa 3 km estancia La Lucia, 54.8 km N Tres Lagos, cerro Cordón (-49.23042 S; -71.34203 W): LJAMM 7266-8, 7270-5, 7339. 5 km N Estancia Altavista por camino a Estancia San Adolfo, 8.6 km N Ruta Provincial 31. Subida a Meseta NE hasta los 900 (Meseta de San Adolfo) (-49.17547 S; -71.87289 W): LJAMM 9347-8, 9350-7. Sierra del Bagual, camino 1 km E de Ruta Nacional 40 (-49.41025 S; -71.49953 W): LJAMM 9394-6. Departamento Río Chico: Ruta Provincial 81, 57.1 km SW empalme Ruta Nacional 40, camino a Estancia Entre Ríos (-48.36017 S; -71.85264 W): LJAMM 11582. Camino a Lago Strobel, Meseta del Lago Strobel, 31 km NW empalme Ruta Nacional 40, 29 km NW empalme ruta provincial 29, 22 km NW Estancia Las Coloradas (-48.68556 S; -71.15017 W): LJAMM 11564-9, 11571-3, 11578. Cerro El Puntudo, entrada estancia Las Tunas, costa N lago Cardiel, 14 km W Ruta Nacional 40 (-48.82658 S; -71.09083 W): LJAMM 7345-8. Ruta Nacional 40, 72.8 km N empalme Ruta Provincial 31 y Ruta Nacional 288 (-49.104 S; -71.1985 W): LJAMM 9422-4, 9426, 9429, 9433-4, 9436, 9437.

*Liolaemus bibronii*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Deseado: Empalme Ruta Nacional 281 con Ruta Nacional 3, 7 km NW Jaramillo (-47.13831 S; -67.21225 W): LJAMM 5912. Ruta Provincial 43, 16 km E Las Heras (-46.56403 S; -68.67119 W): LJAMM 5913. 1 km W Tellier (-47.65347 S; -66.05161 W): LJAMM 5915. Ruta Nacional 3, 45.8 km S Caleta Olivia (-46.78122 S; -67.21136 W): LJAMM 11423. Ruta Provincial 12, 25.8 km N empalme Ruta Provincial 49, 27 km N Estancia Aguada del Cuero (-47.43475 S; -68.58308 W): LJAMM 10123-4. Ruta Nacional 3, 58.8 km S Fitz Roy (-47.51519 S; -67.16168 W): LJAMM 11426-8. Ruta Provincial 43, 16 Km E Las Heras (-46.56403 S; -68.67119 W): LJAMM 2822/BYU 47185, 2825/BYU 47186, 2827/BYU 47188. Ruta Nacional 281, 45 Km NW Tellier (-47.47228 S; -66.55397 W): LJAMM 2826/BYU 47187, 5909-10. Ruta Nacional 3, 6 km N Tres Cerros (-48.07089 S; -67.61822 W): LJAMM 4558-9, 4680, 4724. Ruta Nacional 3, 30 km S Caleta Olivia (-46.68233 S; -67.38992 W): LJAMM 4562-4. 5.5 km N Puerto Deseado por camino costero (-47.71697 S; -65.84108 W): LJAMM 7475-6, 9886-96. Camino a Yacimiento Los Perales, 3 km S empalme Ruta Nacional 26 hacia Ruta Provincial 18 (-46.05606 S; -69.34192 W): LJAMM 9159-61. Ruta Provincial 47, 55.4 km SW

- Tellier, 3 km S puente sobre Río Deseado, en empalme Ruta Provincial 89 (-47.85033 S; -66.62217 W): LJAMM 9897–9903. Ruta Provincial 62, 37.1 km S empalme Ruta Provincial 47, 28.1 km S Estancia La Chaira (-48.32656 S; -66.91108 W): LJAMM 9904–8. Ruta Provincial 75, 2.8 km W empalme Ruta Provincial 87 (-48.14275 S; -68.213 W): LJAMM 9919, 10072–82. Ruta Provincial 12, 9.8 km N empalme Ruta Provincial 75, aprox. 3 km S Gobernador Moyano (-47.79358 S; -68.59222 W): LJAMM 9921–3. Ruta Provincial 12, 86.5 km N empalme Ruta Provincial 49, 87.5 km SW Pico Truncado (-46.96753 S; -68.41622 W): LJAMM 9924–5. Departamento Lago Argentino: 17.9 km N Estancia La Patricia, 1 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.36189 S; -69.82031 W): LJAMM 9641–2. Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40, 71 km S limite Santa Cruz–Chubut (-46.50725 S; -70.80378 W): LJAMM 4553. Ruta Provincial 41, 2 km W empalme camino a Hipólito Irigoyen (Lago Posadas) (-47.22497 S; -71.76978 W): LJAMM 7370. camino paso Roballos – Los Antiguos, 49.1 km N puente metálico sobre el Río Ghio (-46.84628 S; -71.87125 W): LJAMM 7397. Ruta Provincial 45, 7.7 km SE empalme Ruta Provincial 72, 6.3 km NW Estancia Bahía (-46.26281 S; -71.37761 W): LJAMM 9278. Ruta Provincial 43, 92 km E empalme Ruta Nacional 40, al E del El Pluma (-46.59439 S; -69.75422 W): LJAMM 4555–7, 4659–61. Ruta Provincial 43, 19 km W Perito Moreno (-46.60631 S; -71.16481 W): LJAMM 5918. Ruta Provincial 43, El Pluma (-46.48064 S; -70.049 W): LJAMM 5905–6. Departamento Magallanes: Ruta Provincial 25, 4 km W empalme Ruta Nacional 3, 7 km W San Julián (-49.29547 S; -67.83497 W): LJAMM 7140. Ruta Provincial 75, 28.8 km NW empalme Ruta Nacional 3, cerca cruce Río Seco en Estancia Loma Alta (-48.57561 S; -68.01233 W): LJAMM 9917–8. Ruta Provincial 77, 77.7 km NW empalme Ruta Provincial 25, 2 km N Estancia Vega Grande (-48.40953 S; -68.93453 W): LJAMM 9997–8. Departamento Río Chico: Ruta Nacional 40, 50.4 km N empalme Ruta Provincial 37, roquedales W Pampa La Chispa, 0.5 km S desvío Estancia El Tranquilo (-47.83214 S; -70.49187 W): LJAMM 11596–7, 11670. Ruta Provincial 12, 4.2 km N empalme Ruta Provincial 25, (al E de Gobernador Gregores) (-48.94444 S; -69.77658 W): LJAMM 3991–2.
- Liolaemus boulengeri*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Deseado: Ruta Provincial 43, 3 km E Koluel Kaike (-46.7285 S; -68.18469 W): LJAMM 4617. Ruta Nacional 3, 6 km N Tres Cerros (-48.07089 S; -67.61822 W): LJAMM 4679. Ruta Provincial 43, 20.6 km W Las Heras (-46.57 S; -69.19592 W): LJAMM 9211. Ruta Provincial 47, 93.3 km S empalme Ruta Provincial 62, entrada a Estancia La Chaira, 37.4 km NE empalme Ruta Provincial 87 (-48.10261 S; -66.92003 W): LJAMM 9954. Ruta Provincial 16, 42.1 km N Las Heras, 2 km W Estancia Sarai (-46.20961 S; -68.78733 W): LJAMM 10177–88. Ruta Nacional 3, 34 km S Río Deseado (-47.48386 S; -67.26767 W): LJAMM 4598–600, 4609–11. Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40, 71 km S limite Santa Cruz–Chubut (-46.50725 S; -70.80378 W): LJAMM 4554, 4632–3. Ruta Provincial 43, 92 km E empalme Ruta Nacional 40, al E del El Pluma (-46.59439 S; -69.75422 W): LJAMM 4662–4. Ruta Nacional 40, 1.5 km S limite Chubut Santa Cruz (-46.01042 S; -70.44653 W): LJAMM 4705–6. Departamento Magallanes: Ruta Nacional 3, 58 km S Tres Cerros, 85 km N San Julián (-48.59986 S; -67.73519 W): LJAMM 4561, 4594–6. Ruta Nacional 3, 57 km N San Julián (-48.84528 S; -67.68389 W): LJAMM 4643–48, 4560. Cruce Ruta Provincial 25 y Ruta Provincial 77, cerca de Estancia Cerro Perdido (-48.96869 S; -68.49117 W): LJAMM 7141–2, 7179–80. Departamento Río Chico: Ruta Provincial 12, 4.2 km N empalme Ruta Provincial 25, (al E de Gobernador Gregores) (-48.79944 S; -69.77658 W): LJAMM 6504. Ruta Provincial 12, 5 km N empalme Ruta Provincial 25, 40 km E Gob. Gregores (-48.79814 S; -69.753 W): LJAMM 7181–2.
- Liolaemus caparensis*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Argentino: Meseta basáltica Punta del Lago, camino a Meseta Campo las Piedras, 7 km N Estancia Punta del Lago (-49.56972 S; -72.04775 W): LJAMM 9379–89.
- Liolaemus chacabucoense*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Provincial 41, 35.3 km E Paso Roballos, cerca Río Correntoso (-47.19706 S; -71.58583 W): LJAMM 13048–50. Ruta Provincial 41, 2 km W empalme camino a Hipólito Irigoyen (Lago Posadas) (-47.22497 S; -71.76978 W): LJAMM 7364–9. Camino a Los Antiguos, 7.2 km N Ruta Provincial 41, paso Roballos (-47.11822 S; -71.84314 W): LJAMM 7371–2. Ruta Provincial 41, 4 km SE paso Roballos, roquedales en mallín a 0.5 km puente sobre el río Ghio (-47.16475 S; -71.83925 W): LJAMM 7378, 7384.
- Liolaemus escarchadosi*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Corpen Aike: Ruta Nacional 3, 102 km SW San Julián, 18 km NE Comandante Luis Piedrabuena (-49.84936 S; -68.73969 W): LJAMM 11463–4. Ruta Nacional 3, 35.8 km S entrada Puerto Santa Cruz, 1 km N empalme Ruta Provincial 9 (-50.27572 S; -69.14756 W): LJAMM 11465, 11468. Ruta Provincial 27, 103.1 km SE Gob. Gregores, cerca cruce Ruta Nacional 288 (-49.47164 S; -69.67733 W): LJAMM 7160, 7162. Ruta Nacional 288, 1 km E empalme Ruta Nacional 3, 24 km W Puerto Santa Cruz (-50.05428 S; -68.88589 W): LJAMM 7163–5, 7167–76, 7187–8. Ruta Nacional 288, 62.3 km E cruce Ruta Provincial 27, 14 km W Comandante Luis Piedra Buena (-49.90047 S; -68.99294 W): LJAMM 7185–6. Ruta Provincial 9, 45.1 km W empalme Ruta Nacional 3, pasando bajada a estancia Santa Lucia (-50.27661 S; -69.76817 W): LJAMM 7189–90, 7192–5, 7202–3. Ruta Provincial 17, 9.1 km SW empalme Ruta Nacional 288, 11.1 km SW Comandante Luis Piedrabuena (-50.031 S; -69.05036 W): LJAMM 9307–14. 2,1 km S Ruta Provincial 9, camino a estancia Las Lagunas (-50.31658 S; -70.1625 W): LJAMM 9326–7. Ruta Provincial 17, 96.5 km W empalme Ruta Nacional 288, cerca Estancia Cañadón Grande (-49.85872 S; -69.99897 W): LJAMM 9330–2. Departamento Guer Aike: Ruta Nacional 40, 30.3 km N empalme Ruta Provincial 7 y Tapi Aike, cerca de estancia El Manantial (-50.93989 S; -71.68433 W): LJAMM 7226. Ruta Provincial 7, 3.5 km W empalme Ruta Nacional 3, camino a Estancia Domi Aike (-50.80383 S; -69.56344 W): LJAMM 11470. Camino a Estancia Corpie Aike, 14.6 km W Ruta Provincial 5, después de desvío a Estancia San José (-51.32122 S; -70.55033 W): LJAMM 11494. Barda Rocosa entrada Campo Experimental INTA Potrok Aike, 8.4 km S Ruta Provincial 52, Margen E Arroyo del Roble (-51.91072 S; -70.41944 W): LJAMM 11475, 11477–9. Ruta Provincial 5, 10 km W Guer Aike, en afloramientos rocosos al sur de la ruta (-51.62617 S; -69.72164 W): LJAMM 11484–8. Ruta Provincial 2, 23.7 km N empalme Ruta Provincial 5, 25.7 km N Esperanza

- (-50.81603 S; -70.76186 W): LJAMM 11489-92. Ruta Provincial 7, 64.8 km E Tapi Aike, 14.9 km W La Esperanza, orillas del río Coyle, margen sur (-51.05264 S; -70.97333 W): LJAMM 7217-9. Departamento Lago Argentino: Ruta Provincial 23, 2.5 km W empalme Ruta Nacional 40, camino a El Chalten (-49.68192 S; -71.89489 W): LJAMM 7257. Ruta Nacional 40, empalme Ruta Provincial 9 (-50.30658 S; -71.67453 W): LJAMM 11498. Ruta Provincial 15, 1 km S El Calafate, Estancia Huyliche (-50.36603 S; -72.27681 W): LJAMM 11499. Ruta Provincial 11, 13 km W El Calafate (-50.33983 S; -72.46919 W): LJAMM 11541, 11543-6. Ruta Nacional 40, entrada Laguna de los Escarchados, cordón de los Escarchados, 29.4 km SE empalme Ruta Provincial 11 a El Calafate (-50.35158 S; -71.50989 W): LJAMM 7235-40, 7245-6. Ruta Provincial 9, 2 km E Ruta Nacional 40 (-50.30567 S; -71.65678 W): LJAMM 7241-2, 7244. Ruta Provincial 65, 43.5 km W empalme Ruta Provincial 17, 1 km S Cerro Mank Aike (-49.77133 S; -70.72997 W): LJAMM 9286, 9319, 9334-6, 9338, 9340-6. Meseta basáltica Punta del Lago, camino a Meseta Campo las Piedras, 7 km N Estancia Punta del Lago (-49.56972 S; -72.04775 W): LJAMM 9317, 9401-04, 9409-10.
- Liolaemus fitzingerii*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Corpen Aike: Ruta Nacional 3, 89 km SW San Julián, arenales en desembocadura Río Chico, 32 km NE Comandante Luis Piedrabuena (-49.77281 S; -68.3739 W): LJAMM 11456-62. Departamento Deseado: Ruta Provincial 43, 30 km S Pico Truncado (-46.90769 S; -67.55592 W): LJAMM 4612. 5.5 km N Puerto Deseado por camino costero (-47.71697 S; -65.84108 W): LJAMM 7474. Ruta Provincial 12, 25.8 km N empalme Ruta Provincial 49, 27 km N Estancia Aguada del Cuero (-47.43475 S; -68.58308 W): LJAMM 10125. Ruta Nacional 3, Km 2107, 7 Km N Tres Cerros (-48.06331 S; -67.61408 W): LJAMM 2869/BYU 47295, 2871-2. Ruta Provincial 43, 16 Km E Las Heras (-46.56403 S; -68.67119 W): LJAMM 2880-1/BYU 47293-4, 2882-7. Ruta Nacional 3 y Río Deseado (-47.19389 S; -67.26322 W): LJAMM 2890/BYU 47285, 2891-2, 4875-7. Ruta Nacional 3, Km 1923, 10 Km S Caleta Olivia (-46.5455 S; -67.451 W): LJAMM 2893-4/BYU 47299-300, 2895-7, 4879. 1 Km W Tellier (-47.65347 S; -66.05161 W): LJAMM 2916-7/BYU 47297-8, 2918-20, 4891. Ruta Provincial 12, 2 km S Gobernador Moyano (-47.96028 S; -68.59539 W): LJAMM 3929-33. Ruta Provincial 43, 3 km E Koluel Kaike (-46.7285 S; -68.18469 W): LJAMM 4618-20. Ruta Nacional 3, 6 km N Tres Cerros (-48.07089 S; -67.61822 W): LJAMM 4637-9, 4675-8. Camino a Yacimiento Los Perales, 3 km S empalme Ruta Nacional 26 hacia Ruta Provincial 18 (-46.05606 S; -69.34192 W): LJAMM 9137-8. Ruta Provincial 43, 12 km E empalme Ruta Provincial 39 (-46.60203 S; -69.44783 W): LJAMM 9630-1. Ruta Provincial 14, 3.9 km E empalme Ruta Provincial 68, 2.4 km E Estancia El Polvorín (-47.12261 S; -66.46303 W): LJAMM 9681-92. Ruta Provincial 47, 55.4 km SW Tellier, 3 km S puente sobre Río Deseado, en empalme Ruta Provincial 89 (-47.85033 S; -66.62217 W): LJAMM 9828-31. Ruta Provincial 75, 2.8 km W empalme Ruta Provincial 87 (-48.14275 S; -68.213 W): LJAMM 9984-6, 10068-71. Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Provincial 45, 7.7 km SE empalme Ruta Provincial 72, 6.3 km NW Estancia Bahía (-46.26281 S; -71.37761 W): LJAMM 9265. Ruta Provincial 43, 19 Km W Perito Moreno (-46.60075 S; -71.16481 W): LJAMM 2873-4/BYU 47286-7, 2875-7. Ruta Provincial 43, El Pluma (-46.48064 S; -70.049 W): LJAMM 2913-4, 2915/BYU 47292. Ruta Nacional 40, 71 km S limite Santa Cruz-Chubut (-46.50725 S; -70.80378 W): LJAMM 4634-6, 9655-8. Departamento Magallanes: Ruta Provincial 77, 66.6 km NW empalme Ruta Provincial 25, 9.1 km SE Estancia Vega Grande (-48.49839 S; -68.86383 W): LJAMM 10027-34. Ruta Provincial 77, 47.4 km NW empalme Ruta Provincial 25 (-48.60075 S; -68.75969 W): LJAMM 9987-93. Departamento Río Chico: Ruta Nacional 40, 99.6 km N Tres Lagos, 3 km N Estancia La Siberia, arenal costa lago Cardiel (-48.95425 S; -71.03242 W): LJAMM 7340, 7342-3, 7341/MLPS 2598. Ruta Nacional 40, 15.2 km S empalme Ruta Provincial 29, cerca Estancia La Siberia, E Lago Cardiel (igual sitio del año anterior) (-48.95456 S; -71.032 W): LJAMM 9282-4. Ruta Provincial 73, 8.6 km E empalme Ruta Nacional 40, camino a Estancia San Miguel (-49.09697 S; -71.00647 W): LJAMM 9292-8.
- Liolaemus gallardoi*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Provincial 39, 62.1 km E Bajo Caracoles, 5 km W Estancia Santa Rita (-47.40969 S; -70.19564 W): LJAMM 7418-21, 7423-4, 7426. Camino vecinal a Estancia La Morocha, 5.1 km NW ex Hotel Dos Manantiales, NW Ruta Provincial 12 (-48.25236 S; -69.78072 W): LJAMM 9530-33, 9536. Camino a Estancia Flecha Negra, 9 km N camino entre Estancia La Morocha y Estancia Santa Rosa (-47.87317 S; -69.76083 W): LJAMM 9556-61. Estancia Piedra Grande, 59 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.60503 S; -69.76792 W): LJAMM 9569-77, 9579. Departamento Río Chico: Ruta nacional 37, 39.4 km W empalme RN 40, 3.4 Km W entrada Estancia Cerro Guanaco (-48.07747 S; -71.67436 W): LJAMM 9269. Ruta Provincial 12, 6.3 km N empalme Ruta Provincial 25 (-48.79033 S; -69.75058 W): LJAMM 9525. Camino vecinal a Estancia El Tranquilo, 23.1 km E empalme Ruta Nacional 40 (-47.86492 S; -70.52508 W): LJAMM 11603. Camino vecinal a Estancia La Bajada, 26.9 km empalme Ruta Nacional 40 (-47.87206 S; -70.47814 W): LJAMM 11606. Ruta Nacional 40, 24.7 km W empalme Ruta Provincial 25, entre Estancia La Silvina y Puesto Fijo Administración General Vialidad Provincial Tamel Aike (-48.33581 S; -70.86014 W): LJAMM 11580-1. Ruta Provincial 35, 38 km W empalme Ruta Nacional 40, 2 km E puente sobre el Río Chico, 3 km E Estancia Los Faldeos (-48.28875 S; -71.62992 W): LJAMM 11586, 11595. Estancia La Bajada, 0.5 km del casco principal, 44.8 km E Ruta Nacional 40 (-47.96081 S; -70.39353 W): LJAMM 11635-41. Camino vecinal a Estancia La Bajada, 39.1 km E empalme Ruta Nacional 40, entre Estancias El Tranquilo y La Bajada (-47.95158 S; -70.45314 W): LJAMM 11642-49. Ruta Nacional 40, 50.4 km N empalme Ruta Provincial 37, roquedales W Pampa La Chispa, 0.5 km S desvío Estancia El Tranquilo (-47.83214 S; -70.82186 W): LJAMM 11651-68, 11671. Ruta Nacional 40, 37 km N empalme Ruta Provincial 37 a Parque Nacional Perito Moreno, pasando entrada Estancia La Fe, roquedales en cañadón al E pampa del Asador (-47.97042 S; -70.97261 W): LJAMM 7344, 7349-51. Ruta Nacional 40, puesto fijo A.G. Vialidad Provincial Tamel Aike, roquedales de la meseta de Tamel Aike, orillas de río Chico (-48.302 S; -70.97261 W): LJAMM 7352-5, 7500. Ruta Provincial 39, 7.2 km E Bajo Caracoles (-47.4355 S; -70.85297 W): LJAMM 7401, 7415. Estancia Cerro Beltza, 12 km N Ruta Provincial 37 (-47.99372 S; -71.68042 W): LJAMM 9315, 9440-6, 9448-51, 9453-7, 9459-60, 9462-4,

9466–74, 9476–84. Ruta Provincial 12, 28.1 km N empalme Ruta Provincial 25 (-48.62914 S; -69.7615 W): LJAMM 9510, 9519–20.

*Liolaemus hatcheri*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Argentino: 4 km N estancia Altavista por camino estancia San Adolfo, meseta de San Adolfo, 8.6 km N Ruta Provincial 31 (-49.18714 S; -71.8755 W): LJAMM 7263–4, 7331, 7497, 9359–66. Meseta de San Adolfo (-49.19322 S; -71.83797 W): LJAMM 9367–78. Departamento Lago Buenos Aires: Camino a Estancia Flecha Negra, 9 km N camino entre Estancia La Morocha y Estancia Santa Rosa (-47.87317 S; -69.76083 W): LJAMM 9562–65. Departamento de Río Chico: Camino a Lago Strobel, Meseta del Lago Strobel, 24.3 km NW empalme Ruta Nacional 40, 21.3 km NW empalme ruta provincial 29, 12.3 km NW Estancia Las Coloradas (-48.72611 S; -71.08722 W): LJAMM 11554–7. Camino a Lago Strobel, Meseta del Lago Strobel, 31 km NW empalme Ruta Nacional 40, 29 km NW empalme ruta provincial 29, 22 km NW Estancia Las Coloradas (-48.68556 S; -71.15017 W): LJAMM 11558–63. Ruta Provincial 81, 57.1 km SW empalme Ruta Nacional 40, camino a Estancia Entre Ríos (-48.36017 S; -71.85264 W): LJAMM 11583–5. Ruta Provincial 35, 38 km W empalme Ruta Nacional 40, 2 km E puente sobre el Río Chico, 3 km E Estancia Los Faldeos (-48.28875 S; -71.62992 W): LJAMM 11587–90, 11592–4. Estancia Cerro Beltza, 12 km N Ruta Provincial 37 (-47.99372 S; -71.68042 W): LJAMM 9485–92, 9498–9506, 10321–3. Ruta Provincial 37, 18.5 km W empalme Ruta Nacional 40 (-48.12256 S; -71.41236 W): LJAMM 9493–7.

*Liolaemus kingii*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Provincial 39, 84.9 km E Bajo Caracoles, 17.8 km E estancia Santa Rita (-47.28886 S; -70.03667 W): LJAMM 7428. Ruta Provincial 39, 112.4 km NE Bajo Caracoles (-47.11369 S; -69.93436 W): LJAMM 7437, 7439, 7441, 7443. Departamento Corpen Aike: Ruta Provincial 73, 89.7 km SE empalme Ruta Nacional 40, 1 km ex Hotel La Horqueta, 1 km NW empalme Ruta Nacional 292 (-49.49214 S; -70.18008 W): LJAMM 9306. Ruta Nacional 3, 49.4 km S San Julián, cerca Entrada Estancia La Silvita (-49.63214 S; -68.15253 W): LJAMM 11447, 11449, 11451. Ruta Provincial 27, 103.1 km SE Gob. Gregores, cerca cruce Ruta Nacional 288 (-49.47164 S; -69.67733 W): LJAMM 7156–9. Departamento Deseado: Empalme Ruta Nacional 281 con Ruta Nacional 3, 7 km NW Jaramillo (-47.13831 S; -67.21225 W): LJAMM 3040. Ruta Nacional 3, 34 km S Río Deseado (-47.48386 S; -67.26767 W): LJAMM 4597. Ruta Provincial 75, 2.8 km W empalme Ruta Provincial 87 (-48.14275 S; -68.213 W): LJAMM 10066–7. Ruta Provincial 12, 9.8 km N empalme Ruta Provincial 75, aprox. 3 km S Gobernador Moyano (-47.79358 S; -68.59222 W): LJAMM 10099–104. Ruta Provincial 12, 25.8 km N empalme Ruta Provincial 49, 27 km N Estancia Aguada del Cuero (-47.43475 S; -68.58308 W): LJAMM 10110–21. Ruta Provincial 12, 86.5 km N empalme Ruta Provincial 49, 87.5 km SW Pico Truncado (-46.96753 S; -68.41622 W): LJAMM 10144–5. Ruta Provincial 16, 42.1 km N Las Heras, 2 km W Estancia Sarai (-46.20961 S; -68.78733 W): LJAMM 10155–65, 10167–76. Ruta Provincial 16, 60 km SW Holdich, Estancia Sarai (-46.21544 S; -68.79639 W): LJAMM 13030–1. Ruta Provincial 12, 107.9 km N empalme Ruta Provincial 25, pasando Estancia La Mata, camino a

Pico Truncado (-48.09522 S; -69.49189 W): LJAMM 3987–8. Ruta Provincial 12, 166,9 km N empalme Ruta Provincial 25, 35 km S Gobernador Moyano, camino a Pico Truncado (-47.80417 S; -69.00061 W): LJAMM 3989, 3997. Ruta Nacional 3, 62 km S del Río Deseado (-47.71378 S; -67.39064 W): LJAMM 4578–84. Ruta Nacional 3, 6 km N Tres Cerros (-48.05689 S; -67.61064 W): LJAMM 4640–2. 5,5. km N Puerto Deseado (-47.71497 S; -65.83919 W): LJAMM 7457–69, 9713–19, 9721–27, 9766–77. Ruta Provincial 43, 12 km E empalme Ruta Provincial 39 (-46.60203 S; -69.44783 W): LJAMM 9628–9, 9693. Cabo Blanco (-47.20789 S; -65.73944 W): LJAMM 9704–12. Ruta Provincial 47, 55.4 km SW Tellier, 3 km S puente sobre Río Deseado, en empalme Ruta Provincial 89 (-47.85033 S; -66.62217 W): LJAMM 9816–20. Ruta Provincial 62, 37.1 km S empalme Ruta Provincial 47, 28.1 km S Estancia La Chaira (-48.32656 S; -66.91108 W): LJAMM 9854–72. Ruta Provincial 47, 93.3 km S empalme Ruta Provincial 62, entrada a Estancia La Chaira, 37.4 km NE empalme Ruta Provincial 87 (-48.10261 S; -66.92003 W): LJAMM 9926–39, 9941–52. Departamento Lago Argentino: Ruta Provincial 69, 40.8 km W empalme Ruta Nacional 40, 10–12 km W Estancia La Herradura, en camino a Guardaparque Seccional Río Guanaco (-49.89014 S; -72.50461 W): LJAMM 11547–8. Ruta Nacional 40, 6 km S Hotel La Leona, cerca de ex-estación astronómica Austral, 68.9 km N empalme Ruta Provincial 8 (-49.84778 S; -72.04083 W): LJAMM 7250, 7252. Departamento Lago Buenos Aires: Meseta Lago Buenos Aires, 18.7 SW Puesto Lebrun (-47.09139 S; -71.02025 W): LJAMM 9273. Estancia La Patricia, 44 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.48736 S; -69.85058 W): LJAMM 9627. Ruta Nacional 40, 39.7 km N empalme Ruta Provincial 43, Cordón El Pluma (-46.18225 S; -70.66792 W): LJAMM 13052–3, 13057–9. Ruta Nacional 40, 1.5 km S limite Chubut Santa Cruz (-46.01042 S; -70.44653 W): LJAMM 4702–4. Ruta Provincial 41, 4 km SE paso Roballos, roquedales en mallín a 0.5 km puente sobre el río Ghio (-47.16475 S; -71.83925 W): LJAMM 7376–7. Puesto Lebrun (ahora Puesto Viejo) 27.3 km W casco Estancia La Vizcaína. Meseta del Lago Buenos Aires (-46.96439 S; -71.10756 W): LJAMM 9248–9. Camino vecinal a Estancia La Morocha, 5.1 km NW ex Hotel Dos Manantiales, NW Ruta Provincial 12 (-48.25236 S; -69.78072 W): LJAMM 9529, 9535. Ruta Provincial 39, 10.1 km N desvío a Estancia Laguna Grande (-47.11847 S; -69.94214 W): LJAMM 9587–90. Ruta Provincial 39, 7.5 km N Estancia La María, 16 km S Arroyo Pirámides (-46.98261 S; -69.79992 W): LJAMM 9597–8, 9603, 9607, 9613, 9616–7, 9619, 9621–2. 17.9 km N Estancia La Patricia, 1 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.36189 S; -69.82031 W): LJAMM 9634–40. Departamento Magallanes: P5 km N Puerto San Julián, Paso de la Isla (Circuito Chico Turístico) (-49.27172 S; -67.73056 W): LJAMM 4575. Ruta Provincial 25, 4 km W empalme Ruta Nacional 3, 7 km W San Julián (-49.29547 S; -67.83497 W): LJAMM 7139. Ruta Provincial 12, 16.6 km N empalme Ruta Provincial 26 (-48.71086 S; -69.72056 W): LJAMM 9670. Ruta Provincial 77, 66.6 km NW empalme Ruta Provincial 25, 9.1 km SE Estancia Vega Grande (-48.49839 S; -68.86383 W): LJAMM 10035–40, 10042–44. Ruta Provincial 75, 28.8 km NW empalme Ruta Nacional 3, cerca cruce Río Seco en Estancia Loma Alta (-48.57561 S; -68.01233 W): LJAMM 10045–53. Ruta Nacional 3, 45.4 km S Tres Cerros (-48.5115 S; -67.73069 W): LJAMM 11433–4.

Ruta Provincial 25 (San Julián – Gobernador Gregores), 7,9 km SE Ex – Bella Vista) (-49.11914 S; -68.27594 W): LJAMM 11437, 11439–42. Ruta Provincial 24 (cerca Sección Baño Nuevo), 30,7 km SE Ex – Hotel Bella Vista) (-49.25706 S; -68.08567 W): LJAMM 11443–6. Ruta Nacional 3, 57 km N San Julián (-48.84528 S; -67.68389 W): LJAMM 4649–53, 4696. Cruce Ruta Provincial 25 y Ruta Provincial 77, cerca de Estancia Cerro Perdido (-48.96869 S; -68.49117 W): LJAMM 7122–30. Ruta Provincial 47, 47,9 km S empalme Ruta Provincial 83 (-48.58522 S; -67.45922 W): LJAMM 9728–30. Ruta Provincial 77, 77,7 km NW empalme Ruta Provincial 25, 2 km N Estancia Vega Grande (-48.40953 S; -68.93453 W): LJAMM 9814–5, 9999–10002, 1004–9. Ruta Provincial 47, 19,5 km S empalme Ruta Provincial 87 (camino a Tres Cerros) (-48.36169 S; -67.42189 W): LJAMM 9958–70. Departamento Río Chico: Ruta Provincial 12, 4,2 km N empalme Ruta Provincial 25, (al E de Gobernador Gregores) (-48.79944 S; -69.77658 W): LJAMM 3990. Ruta Provincial 12, 26,9 km N empalme Ruta Provincial 25, camino a Pico Truncado (-48.641 S; -69.75678 W): LJAMM 3972–6. Ruta Nacional 40, 7,7 km S Bajo Caracoles (-47.50089 S; -70.93606 W): LJAMM 6508–10. Ruta Provincial 12, 5 km N empalme Ruta Provincial 25, 40 km E Gob. Gregores (-48.79814 S; -69.753 W): LJAMM 7144–5, 7147, 7149–52. Ruta Provincial 39, 17,9 km W Bajo Caracoles camino a Hipólito Irigoyen (Lag. Posadas) (-47.52586 S; -71.12503 W): LJAMM 7265, 7332–4, 7356–9. Ruta Provincial 39, 7,2 km E Bajo Caracoles (-47.4355 S; -70.85297 W): LJAMM 7398–400, 7402–14. Ruta Provincial 12, 28,1 km N empalme Ruta Provincial 25 (-48.62914 S; -69.7615 W): LJAMM 9509, 9511–3, 9515, 9517–8.

*Liolaemus kolongh*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Camino a Los Antiguos, 15,6 a 21 km N paso Roballos (-47.02106 S; -71.80883 W): LJAMM 7276–317, 7600–6, 7836–7, 10590.

*Liolaemus lineomaculatus*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Corpen Aike: Ruta Nacional 3, 49,4 km S San Julián, cerca Entrada Estancia La Silvita (-49.63214 S; -68.15253 W): LJAMM 11453–5. Ruta Provincial 9, 38,5 km W empalme Ruta Nacional 3, en bajada a Estancia Santa Lucía (-50.26806 S; -69.68003 W): LJAMM 9321–5. Departamento Deseado: Ruta Provincial 62, 37,1 km S empalme Ruta Provincial 47, 28,1 km S Estancia La Chaira (-48.32656 S; -66.91108 W): LJAMM 9847. Ruta Provincial 47, 93,3 km S empalme Ruta Provincial 62, entrada a Estancia La Chaira, 37,4 km NE empalme Ruta Provincial 87 (-48.10261 S; -66.92003 W): LJAMM 9953. Ruta Provincial 12, 25,8 km N empalme Ruta Provincial 49, 27 km N Estancia Aguada del Cuero (-47.43475 S; -68.58308 W): LJAMM 10122. 5,5 km N Puerto Deseado por camino costero (-47.71697 S; -65.84108 W): LJAMM 7470–3, 9750–6. Departamento Guer Aike: Ruta Provincial 7, 3,5 km W empalme Ruta Nacional 3, camino a Estancia Domi Aike (-50.80383 S; -69.56344 W): LJAMM 11469. Ruta Nacional 40, 1,7 km N Tapi Aike, en empalme Ruta Provincial 7 (-51.04297 S; -71.79789 W): LJAMM 11497. Estancia La Correntina, 5 km W Ruta Provincial 40 (-50.92219 S; -71.73725 W): LJAMM 7223–5. Ruta Nacional 40, 30,3 km N empalme Ruta Provincial 7 y Tapi Aike, cerca de estancia El Manantial (-50.93989 S; -71.68433 W): LJAMM 7227–8. Departamento Lago Argentino: Ruta Nacional 40, escarpa rocosa 1 km estancia La Lucía, 54,8

km N Tres Lagos, cerro Cordón (-49.23042 S; -71.34203 W): LJAMM 7337. Ruta Provincial 11, 13 km W El Calafate (-50.33983 S; -72.46919 W): LJAMM 11542. Ruta Provincial 69, 40,8 km W empalme Ruta Nacional 40, 10–12 km W Estancia La Herradura, en camino a Guardaparque Seccional Río Guanaco (-49.89014 S; -72.50461 W): LJAMM 11549–53. Ruta Nacional 40, 6 km S Hotel La Leona, cerca de ex-estación astronómica Austral, 68,9 km N empalme Ruta Provincial 8 (-49.84778 S; -72.04083 W): LJAMM 7254–6. Sierra del Bagual, camino 1 km E de Ruta Nacional 40 (-49.41025 S; -71.49953 W): LJAMM 9398, 9412–7. Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40, 44,4 km S Perito Moreno (-46.91256 S; -70.72208 W): LJAMM 6514. Puesto Lebrun (ahora Puesto Viejo) 27,3 km W casco Estancia La Vizcaína. Meseta del Lago Buenos Aires (-46.96439 S; -71.10756 W): LJAMM 9243. Estancia La Patricia, 44 km S empalme Ruta Provincial 39 (-47.48736 S; -69.85058 W): LJAMM 9626. Camino vecinal a Estancia La Morocha, 5,1 km NW ex Hotel Dos Manantiales, NW Ruta Provincial 12 (-48.25236 S; -69.78072 W): LJAMM 9537–55. Departamento Magallanes: Ruta Provincial 75, 28,8 km NW empalme Ruta Nacional 3, cerca cruce Río Seco en Estancia Loma Alta (-48.57561 S; -68.01233 W): LJAMM 10054–5. Ruta Provincial 25 (San Julián – Gobernador Gregores), 7,9 km SE Ex – Bella Vista) (-49.11914 S; -68.27594 W): LJAMM 11435–6. Ruta Provincial 47, 47,9 km S empalme Ruta Provincial 83 (-48.58522 S; -67.45922 W): LJAMM 9731–2. Ruta Provincial 47, 19,5 km S empalme Ruta Provincial 87 (camino a Tres Cerros) (-48.36169 S; -67.42189 W): LJAMM 9971–2. Departamento Río Chico: Camino vecinal a Estancia La Bajada, 26,9 km empalme Ruta Nacional 40 (-47.87206 S; -70.47814 W): LJAMM 11607. Camino vecinal a Estancia El Tranquilo, 23,1 km E empalme Ruta Nacional 40 (-47.86492 S; -70.52508 W): LJAMM 11600–2, 11604. Ruta Provincial 39, 17,9 km W Bajo Caracoles camino a Hipólito Irigoyen (Lag. Posadas) (-47.52586 S; -71.12503 W): LJAMM 7335, 7360–1. Ruta Provincial 39, 7,2 km E Bajo Caracoles (-47.4355 S; -70.85297 W): LJAMM 7416, 7496. Ruta Nacional 40, 72,8 km N empalme Ruta Provincial 31 y Ruta Nacional 288 (-49.104 S; -71.1985 W): LJAMM 9318, 9438. Ruta Provincial 12, 28,1 km N empalme Ruta Provincial 25 (-48.62914 S; -69.7615 W): LJAMM 9521–23.

*Liolaemus magellanicus*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Guer Aike: Camino a Estancia Corpie Aike, 14,6 km W Ruta Provincial 5, después desvío a Estancia San José (-51.32122 S; -70.55033 W): LJAMM 11493. Ruta Provincial 1 (Ruta Nacional 40) entre empalme Ruta Nacional 3 y Cabo Vírgenes, 20 km N Estancia El Cóndor (-51.99908 S; -69.08794 W): LJAMM 11471–2. Guer Aike: Ruta Nacional 40, 1,7 km N Tapi Aike, en empalme Ruta Provincial 7 (-51.04297 S; -71.79789 W): LJAMM 11495–7. Estancia La Correntina, 5 km W Ruta Provincial 40 (-50.92219 S; -71.73725 W): LJAMM 7223–5. Ruta Nacional 40, 30,3 km N empalme Ruta Provincial 7 y Tapi Aike, cerca de estancia El Manantial (-50.93989 S; -71.68433 W): LJAMM 7227–8. Reserva Provincial Cabo Vírgenes, 3 km S Faro (-52.35258 S; -68.38808 W): LJAMM 6722–3, 6730–1. Cañadón Lucacho, 8 km N del Faro (-52.25143 S; -68.43116 W): LJAMM 6724–9, 6732. Departamento Lago Argentino: Ruta Nacional 40, entrada Laguna de los Escarchados, cordón de los Escarchados, 29,4 km SE empalme Ruta Provincial 11 a El Calafate (-50.35158 S; -71.50989 W): LJAMM 7247–9.

*Liolaemus morandae*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Nacional 40, 39.7 km N empalme Ruta Provincial 43, Cordón El Pluma (-46.18225 S; -70.66792 W): LJAMM 13060–1. Laguna de los Gendarmes, Ruta Provincial 45, camino a El Portezuelo, 87.6 km NW Perito Moreno (-46.09953 S; -71.68269 W): LJAMM 9258–61.

*Liolaemus sarmientoi*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Corpen Aike: Ruta Provincial 27, 103.1 km SE Gob. Gregores, cerca cruce Ruta Nacional 288 (-49.47164 S; -69.67733 W): LJAMM 7161. Ruta Provincial 9, 45.1 km W empalme Ruta Nacional 3, pasando bajada a estancia Santa Lucia (-50.27661 S; -69.76817 W): LJAMM 7196. Ruta Provincial 73, 59.5 km SE empalme Ruta Nacional 40 (-49.34217 S; -70.49442 W): LJAMM 9301. Ruta Provincial 73, 89.7 km SE empalme Ruta Nacional 40, 1 km ex Hotel La Horqueta, 1 km NW empalme Ruta Nacional 291 (-49.49214 S; -70.18008 W): LJAMM 9305. Ruta Nacional 3, 49.4 km S San Julián, cerca Entrada Estancia La Silvita (-49.63214 S; -68.15253 W): LJAMM 11448, 50. Ruta Nacional 3, 35.8 km S entrada Puerto Santa Cruz, 1 km N empalme Ruta Provincial 9 (-50.27572 S; -69.14756 W): LJAMM 11466–7. Departamento Guer Aike: Ruta Provincial 5, 10 km W Guer Aike, en afloramientos rocosos al sur de la ruta (-51.62617 S; -69.72164 W): LJAMM 11487. Barda Rocosa entrada Campo Experimental INTA Potrok Aike, 8.4 km S Ruta Provincial 52, Margen E Arroyo del Roble (-51.91072 S; -70.41944 W): LJAMM 11473–4, 11476. Ruta Nacional 40, 4.6 km Estación Gobernador Moyano (-51.87658 S; -70.66375 W): LJAMM 11480–3, 11533. Laguna Azul, Reserva Geológica Provincial Laguna Azul, cerca de estancia Monte Aymond (-52.07472 S; -69.58128 W): LJAMM 7201, 7204–8, 7211–14. Ruta Nacional 40, 44.6 km SW empalme RN 3, Estancia Las Buitreras (-51.73603 S; -70.14117 W): LJAMM 7215–6. Departamento Lago Argentino: Ruta Nacional 40, escarpa rocosa 1 km estancia La Lucia, 54.8 km N Tres Lagos, cerro Cordón (-49.23042 S; -71.34203 W): LJAMM 7338. Sierra del Bagual, camino 1 km E de Ruta Nacional 40 (-49.41025 S; -71.49953 W): LJAMM 9397. Ruta Provincial 73, 48.5 km SE empalme Ruta Nacional 40, camino a ex Hotel La Horqueta (-49.27981 S; -70.61567 W): LJAMM 9299, 9300. Departamento Magallanes: Cruce Ruta Provincial 25 y Ruta Provincial 77, cerca de Estancia Cerro Perdido (-48.96869 S; -68.49117 W): LJAMM 7121. Departamento Río Chico: Ruta Provincial 12, 5 km N empalme Ruta Provincial 25, 40 km E Gob. Gregores (-48.79814 S; -69.753 W): LJAMM 7143. Ruta Provincial 29, 31.8 km SW Gobernador Gregores (-48.83172 S; -70.54264 W): LJAMM 11621–31. Ruta Provincial 29, 35.5

km SW Gobernador Gregores (-48.84406 S; -70.59489 W): LJAMM 9280–9281. Ruta Nacional 40, 72.8 km N empalme Ruta Provincial 31 y Ruta Nacional 288 (-49.104 S; -71.1985 W): LJAMM 9418, 9425, 9427, 9430, 9432.

*Liolaemus scolaroi*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: camino paso Roballos – Los Antiguos, 49.1 km N puente metálico sobre el río Ghio (-46.84628 S; -71.87125 W): LJAMM 7385–95.

*Liolaemus senguier*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Deseado: Camino a Yacimiento Los Perales, 3 km S empalme Ruta Nacional 26 hacia Ruta Provincial 18 (-46.05606 S; -69.34192 W): LJAMM 9162–4.

*Liolaemus silvanae*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Puesto Lebrun (ahora Puesto Viejo) 27.3 km W casco Estancia La Vizcaína. Meseta del Lago Buenos Aires (-46.96439 S; -71.10756 W): LJAMM 9218–37, 10320.

*Liolaemus tari*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Argentino: 5 km N Estancia Altavista por camino a Estancia San Adolfo, 8.6 km N Ruta Provincial 31. Subida a Meseta NE hasta los 900 (Meseta de San Adolfo) (-49.17547 S; -71.87289 W): LJAMM 9349. Ruta Nacional 40, 6 km S Hotel La Leona, cerca de ex-estación astronómica Austral, 68.9 km N empalme Ruta Provincial 8 (-49.84778 S; -72.04083 W): LJAMM 7251–3. Meseta basáltica Punta del Lago, camino a Meseta Campo las Piedras, 7 km N Estancia Punta del Lago (-49.56972 S; -72.04775 W): LJAMM 9400, 9405–8.

*Liolaemus tristis*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: Ruta Provincial 39, 84.9 km E Bajo Caracoles, 17.8 km E estancia Santa Rita (-47.28886 S; -70.03667 W): LJAMM 7429. Ruta Provincial 39, 62.1 km E Bajo Caracoles, 5 km W estancia Santa Rita (-47.40969 S; -70.19564 W): LJAMM 7425, 7427. Ruta Provincial 39, 112.4 km NE Bajo Caracoles (-47.11369 S; -69.93436 W): LJAMM 7436, 7438, 7440, 7442, 7444. Ruta Provincial 39, 7.5 km N Estancia La María, 16 km S Arroyo Pirámides (-46.98261 S; -69.79992 W): LJAMM 9439, 9593–6, 9599–01, 9605, 9608–10, 9612, 9614–5, 9620, 9623. Ruta Provincial 39, 10.1 km N desvío a Estancia Laguna Grande (-47.11847 S; -69.94214 W): LJAMM 9584–6, 9588–9, 9591–2. Departamento Río Chico: Ruta Nacional 40, 50.4 km N empalme Ruta Provincial 37, roquedales W Pampa La Chispa, 0.5 km S desvío Estancia El Tranquilo (-47.83214 S; -70.82186 W): LJAMM 11650.

*Liolaemus zullyae*: Provincia de Santa Cruz; Departamento Lago Buenos Aires: camino paso Roballos – Los Antiguos, 49.1 km N puente metálico sobre el río Ghio (-46.84628 S; -71.87125 W): LJAMM 7385–95.

## Revisión del estatus taxonómico de *Liolaemus filiorum* Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005 (Iguania: Liolaemidae)

Jaime Troncoso-Palacios

Programa de Fisiología y Biofísica, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Recibido: 16 Diciembre 2013

Revisado: 28 Febrero 2014

Aceptado: 06 Marzo 2014

Editor Asociado: A. S. Quinteros

### RESUMEN

Aquí se revisa el estatus taxonómico de *Liolaemus filiorum* (grupo de *L. montanus*, subgénero *Eulaemus*), especie pobremente conocida y descrita sólo con dos especímenes. Por medio del estudio de su descripción y de su holotipo, se concluye que *L. filiorum* es un sinónimo menor de *L. puritamensis*. Adicionalmente, se provee una comparación entre *L. puritamensis* y algunas especies relacionadas.

Palabras clave: grupo *montanus*, descripción, sinónimo menor, Antofagasta.

### ABSTRACT

Here I review the taxonomic status of *Liolaemus filiorum* (*L. montanus* group, *Eulaemus* subgenus), a poorly known species described based only on two specimens. By studying its description and holotype, I concluded that *L. filiorum* is a junior synonym of *L. puritamensis*. Additionally, I provide a comparison between *L. puritamensis* and some related species.

Key words: *montanus* group, description, junior synonym, Antofagasta.

### Introducción

*Liolaemus* es un género de lagartijas sudamericanas altamente diversificado, habiéndose incrementado el número de especies desde 150 hace trece años (Etheridge y Espinoza, 2000) hasta más de 245 especies en el presente (Abdala *et al.*, 2013). El género está subdividido en dos subgéneros: *Liolaemus* (*sensu stricto*) y *Eulaemus* (Laurent, 1985). A su vez, el subgénero *Eulaemus* se subdivide en dos secciones: de *L. lineomaculatus* y de *L. montanus* (Schulte *et al.*, 2000). Recientemente, la sección de *L. montanus* fue subdividida en dos series: de *L. melanops* y de *L. nigriceps*, incluyendo esta última a varios grupos, entre ellos al grupo de *L. montanus* (Fontanella *et al.*, 2012). El grupo de *L. montanus* está caracterizado por la ausencia de un parche de escamas agrandadas en la parte posterior del muslo, un proceso en forma de "cuchilla" en la parte distal posterior de la tibia (Etheridge, 1995), el cual está asociado a una hipertrofia del *m. tibialis anticus* (Abdala *et al.*, 2006).

La herpetofauna andina del norte de Chile ha sido pobremente estudiada (Núñez, 2008; Núñez y Jaksic, 1992; Vidal, 2008). Esta situación es particularmente preocupante entre las especies chilenas del grupo de *Liolaemus montanus*. En efecto, aunque la

descripción de nuevas especies del género *Liolaemus* basándose en un escaso número de especímenes es poco recomendable (Cei *et al.*, 1983), debido a que muchas especies del género presentan una gran variabilidad (*e.g.* Troncoso-Palacios y Garín, 2013), varias especies chilenas del grupo de *L. montanus* han sido descritas en base a un material insuficiente.

Por ejemplo, Núñez y Yáñez (1983) describieron a *Liolaemus erroneus* basándose en un espécimen cuya procedencia es incierta. Ibarra-Vidal (2005) describió a *L. lopezi* basándose en una hembra adulta proveniente de la Quebrada de Chulluncani. Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) describieron a *L. filiorum* basándose en dos especímenes de la cordillera de Antofagasta. En todos estos casos no se han vuelto a reportar nuevos especímenes asignables a estas especies o mayores antecedentes.

Es evidente que todas estas especies basadas en material escaso requieren de una urgente revisión taxonómica. Aquí, se revisa el estatus taxonómico de *Liolaemus filiorum*, a través del estudio de su descripción y la revisión del holotipo; estableciéndose que *L. filiorum* corresponde a un sinónimo menor de *L. puritamensis* Núñez y Fox, 1989.

## Materiales y Métodos

Los caracteres de diagnóstico fueron tomados de Pincheira-Donoso y Ramírez (2005). Las mediciones se hicieron con un calibre digital ( $\pm 0.02$  mm de precisión). La observación de las escamas fue realizada con lupas de distinto aumento. Las escamas dorsales fueron contadas en la zona media del dorso, desde el occipucio hasta el nivel del límite anterior de las extremidades posteriores. Las escamas ventrales fueron contadas en la zona media del vientre desde el mental hasta el borde anterior de la apertura de la cloaca. Se examinó el holotipo de *Liolaemus filiorum*, el holotipo y el alotipo de *L. puritamensis* y dos especímenes adicionales de *L. puritamensis* previamente determinados como *L. multififormis* por R. Donoso-Barros. Los especímenes examinados se listan en el Apéndice I. El International Code of Zoological Nomenclature (ICZN, 1999) es abreviado en todo el texto como ICZN, los Artículos son abreviados como Art.

## Resultados

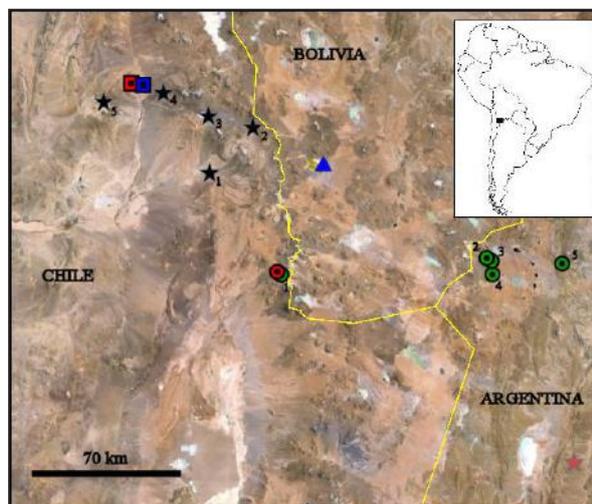
### Estatus de los especímenes tipo

Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) describieron a *Liolaemus filiorum* basándose en dos especímenes (holotipo y paratipo, de localidades diferentes). Adicionalmente, en la descripción se presentan fotografías dorsales de dos especímenes más en vida, de procedencia desconocida.

El paratipo CHDPD 01069 es un macho proveniente de Taira, 15 Km al norte de El Abra, 80 Km al norte de Calama, Provincia de El Loa, Segunda Región de Antofagasta, Chile (Fig. 1, cuadrado azul). Recolectado en diciembre del 2002 por G.M. Ramírez. Una fotografía dorsal del paratipo en vida es presentada en la descripción (Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005: 355). Este espécimen no pudo ser incluido en el presente estudio debido a que Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) no siguieron la recomendación 16C del ICZN (1999), la cual establece que “*authors should deposit type specimens in an institution that maintains a research collection, with proper facilities for preserving them and making them accessible for study*” (los autores deberían depositar los ejemplares tipo en una institución que mantenga una colección de investigación, con la infraestructura apropiada para conservarlos y hacerlos accesibles al estudio). En efecto, el paratipo no se encuentra depositado en una colección institucio-

nal, sino en la colección personal de D. Pincheira-Donoso (CHDPD, Colección Herpetológica Daniel Pincheira-Donoso).

El holotipo de *Liolaemus filiorum*, es el espécimen MNHN-3829 (esto es MNHN-CL), macho, Cerro Las Papas, sur de Laquena, Provincia de El Loa, Segunda Región de Antofagasta, Chile (Fig. 1, cuadrado rojo). Recolectado en noviembre de 2002, por G.M. Ramírez Leyton. En la descripción, Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) no proveyeron fotografías del holotipo. En mayo del 2013, visité el Museo Nacional de Historia Natural de Chile y revisé el holotipo MNHN-CL 3829 de *L. filiorum* (Fig. 2). Dicho espécimen corresponde a un paratipo de *L. puritamensis*, previamente etiquetado como 0979 (la etiqueta original aun se conserva) y cuyos datos de colecta de acuerdo a la etiqueta (MNHN-CL) son: “52 Km hacia Geysers El Tatio, desde Sn. Pedro de Atacama, 27-28-dic-1986. H. Núñez, S. Fox, A. Labra, S. Perea”. De acuerdo a Núñez y Fox (1989), este es el paratipo DBCUCH 0979 (Colección del



**Figura 1.** Mapa de distribución de *Liolaemus filiorum* y algunas especies relacionadas. Cuadrado rojo: Localidad tipo de *L. filiorum* de acuerdo a Pincheira-Donoso y Ramírez (2005); Cerro Las Papas. Cuadrado azul: Localidad de procedencia del paratipo de *L. filiorum*; Taira, Círculo rojo: localidad tipo de *L. puritamensis*; San Pedro de Atacama, 42 Km hacia Geysers El Tatio. Círculos verdes: Registros de *L. puritamensis* tomados de Núñez y Fox (1989) y Abdala *et al.* (2013); 1 = 44 Km hacia Geysers El Tatio, 2 = Orilla oeste de la Laguna Vilama, 3 = Orilla este de la Laguna Vilama, 4 = Orilla sureste de la Laguna Vilama y 5 = Camino a Laguna Isla Grande, al este de Vilama sobre la orilla a Cerro Granada y Mina Pirquitas. Estrella roja: Registro de *L. scrochii* tomado de Quinteros *et al.* (2008); Susques. Triángulo azul: Registro de *L. pachecoi* tomado de Laurent (1995); Laguna Colorada. Estrellas negras: registros de *L. hajeki* tomados de Núñez *et al.* (2004); 1 = Baños de Turi, 2 = Quebrada de Inacaliri, 3 = Estación Ojo de San Pedro, 4 = Cerro Poruña y 5 = El Abra.



**Figura 2.** Comparación del diseño y color dorsal. A) Holotipo de *Liolaemus filiorum* (MNHN-CL 3829, longitud hocico-cloaca = 95.5 mm). El recuadro superior a la derecha muestra el detalle de la etiqueta original (DBCUCH 0979). B) Holotipo de *L. puritamensis* (MNHN-CL 1880, longitud hocico-cloaca = 101.0 mm).

Departamento de Biología Celular y Genética, Universidad de Chile). Debo recalcar que la colección DBCUCH fue donada hace algunos años al Museo Nacional de Historia Natural y por eso este espécimen posee ahora dos etiquetas. Aunque el ICZN (1999) establece claramente en el Art. 73.1.1 que “if an author when establishing a new nominal species-group taxon states in the original publication that one specimen, and only one, is the holotype, or “the type”, or uses some equivalent expression, that specimen is the holotype fixed by original designation” (si un autor al establecer un nuevo taxón nominal de nivel especie hace constar en la publicación original que un ejemplar, y sólo uno, es el holotipo o “el tipo” o usa alguna expresión equivalente, ese ejemplar es el holotipo fijado por designación original), verifiqué los datos de los especímenes MNHN-CL 3828 y 3830, para descartar un error de tipeo en Pincheira-Donoso y Ramírez (2005). Sin embargo, el espécimen MNHN-CL 3828 corresponde a un paratipo de *Phymaturus alicahuense* (Núñez *et al.*, 2010); y el espécimen MNHN-CL 3830 corresponde a un paratipo de *L. puritamensis*. Además, de acuerdo al Sr. H. Núñez (com. pers.), aunque en la colección

MNHN-CL existen otros especímenes determinados posteriormente como *L. filiorum*, ninguno de ellos corresponde a un holotipo. De acuerdo al Sr. Carlos Garín (com. pers.), estos especímenes son los MNHN-CL 4087-89, provenientes del Cerro Las Papas. En efecto, esta información fue confirmada en una base de datos electrónica (GBIF, 2013), en la cual se indica que ninguno de estos o de los otros dos especímenes del Cerro Las Papas depositados en la colección MNHN-CL (4218-19) corresponde a un holotipo (todos los especímenes del cerro Las Papas se listan determinados solamente como *Liolaemus* o *Eulaemus*). Además, ninguno de estos especímenes fue incluido en la descripción de *L. filiorum*.

#### **Análisis de los caracteres de diagnóstico**

De acuerdo a Pincheira-Donoso y Ramírez (2005), *Liolaemus filiorum* puede diferenciarse de *L. puritamensis* por tres caracteres de diseño, los que son indicados sólo para *L. puritamensis* en la diagnosis y se desprenden desde la descripción para *L. filiorum*. A continuación se discuten dichos caracteres: 1) Diseño de 7-9 líneas negruzcas originadas en la zona mediovertebral, dispuestas transversalmente

sin alcanzar los flancos en *Liolaemus puritamensis* (Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005: 354); y 7-8 pares de barras negras, anchas, dispuestas transversalmente orientadas hacia atrás en la línea vertebral y grandes parches negros dispuestos en una serie longitudinal en los flancos de *L. filiorum* (Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005: 356-357). El diseño del dorso no muestra diferencias entre ambas especies, estando conformado por 7 series de barras negras dispuestas transversalmente en *L. filiorum* y 7-8 en *L. puritamensis* (Fig. 2). El diseño de los flancos del holotipo de *L. filiorum* no muestra diferencias mayores respecto a *L. puritamensis*. En ambas especies se observan barras oscuras en los flancos (a excepción del espécimen MZUC 2442 de *L. puritamensis*). 2) Color dorsal oliváceo-café en *Liolaemus puritamensis* (Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005: 354); y grisáceo-blانquecino o café claro en *L. filiorum* (Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005: 357). El color de fondo no difiere entre *L. filiorum* y *L. puritamensis*, siendo café claro en la mayoría de los especímenes con tintes oliváceos en dos ejemplares de *L. puritamensis*. 3) Pigmentación melánica en el vientre de *Liolaemus puritamensis* (Pincheira-Donoso y Ramírez, 2005: 354); y blanco con pequeñas manchas negras en *L. filiorum* (Pincheira-Donoso y

Ramírez, 2005: 357). Este carácter no mostró mayores diferencias, encontrándose en el área ventral de todos los especímenes gruesas estrías transversales oscuras, las que se conectan entre sí formando un diseño caótico. Estas barras se disponen sobre un fondo blanquecino (Fig. 3).

Adicionalmente, no encontré diferencias relevantes entre *Liolaemus filiorum* y *L. puritamensis*, en relación a algunos caracteres que son usados usualmente para comparación entre las especies del grupo de *L. montanus*, los que sí mostraron diferencias al incluir a otras especies morfológicamente relacionadas a *L. puritamensis* (Pincheira-Donoso y Núñez, 2005) que se distribuyen en las proximidades de su localidad tipo (Tabla 1; Fig. 1).

### Discusión y Conclusión

Dados todos los antecedentes expuestos sobre la escasa y confusa información disponible sobre *Liolaemus filiorum*, propongo considerar a esta especie un sinónimo menor de *L. puritamensis* dado que: 1) No he encontrado diferencias entre ambas especies para los caracteres de diagnóstico propuestos por Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) ni en otros caracteres relevantes de escamación (Tabla



**Figura 3.** Comparación del diseño y color ventral. A) Holotipo de *Liolaemus filiorum* (MNHN-CL 3829). B) Holotipo de *L. puritamensis* (MNHN-CL 1880).

**Tabla 1.** Comparación de caracteres morfológicos entre *Liolaemus filiorum* y algunas especies relacionadas. Escamas alrededor del medio del cuerpo (EAMC), escamas dorsales (ED), escamas ventrales (EV), poros precloacales en machos (PPM), poros precloacales en hembras (PPH) y máxima longitud hocico-cloaca (MLHC, en mm). Los datos para *L. scrocchii* fueron tomados de Quinteros *et al.* (2008). M = machos y H = hembras.

	<i>L. filiorum</i>	<i>L. hajeki</i>	<i>L. pachecoi</i>	<i>L. puritamensis</i>	<i>L. scrocchii</i>
	(M = 1)	(M = 1, H = 1)	(M = 4)	(M = 2, H = 2)	
EAMC	54	64-66	46-50	54-56	55-68
ED	45	55-61	36-42	41-46	42-53
EV	84	84-85	76-89	80-92	72-98
PPM	6	6	5-6	5-6	2-10
PPH	-	5	-	Ausentes o presentes (4)	Ausentes o presentes (3-6)
Diseño ventral	Gruesas estrías oscuras	Finas estrías oscuras	Melanismo completo / incompleto	Gruesas estrías oscuras	Finas estrías oscuras
MLHC	95.5	60.3	92.0	101.0	94.5

1). 2) El holotipo de *L. filiorum* es un paratipo de *L. puritamensis*, siendo esta información omitida por Pincheira-Donoso y Ramírez (2005). Además, Núñez y Fox (1989) no indicaron que hubieran motivos para pensar que el espécimen DBCUCH 0979 pudiera no corresponder a *L. puritamensis*. 3) El holotipo de *L. filiorum* no fue descrito, sino que sólo se describió la variación dentro de la especie. En efecto, generalmente la descripción de una nueva especie de *Liolaemus* se basa en un holotipo y la variabilidad dentro de la especie suele indicarse en otra sección (*e.g.* Esquerré *et al.*, 2013; Núñez y Scolaro, 2009). De hecho, el Art. 73 del ICZN (1999) establece que: “a holotype is the single specimen upon which a new nominal species-group taxon is based in the original publication” (un holotipo es el ejemplar único sobre el que se basa un nuevo taxón nominal de nivel especie en la publicación original). Esto hace sumamente complicado comparar a *L. filiorum* con otras especies relacionadas. Por ejemplo, Pincheira-Donoso y Ramírez (2005: 354) indican que *L. filiorum* se diferencia de *L. hajeki*, porque la primera “sobrepasa los 80 mm” de longitud hocico-cloaca. Aunque en la misma página los autores reiteran algo similar (esta vez indicando que sobrepasa los 85 mm), en ninguna parte de la descripción se indica la longitud hocico-cloaca del holotipo o del paratipo, ni siquiera el rango de variación. Además, Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) no listan el material usado para las comparaciones. Usualmente esta información es incluida en un apéndice, para que otros investigadores tenga una referencia de la procedencia de los

datos usados en las comparaciones y estas puedan ser repetidas (*e.g.* Lobo y Abdala 2007).

Sobre la localidad tipo de *Liolaemus filiorum*, esta queda definida por el sitio de colecta del holotipo (52 Km hacia Geysers El Tatio, desde San Pedro de Atacama) y no en el Cerro Las Papas como indican Pincheira-Donoso y Ramírez (2005). Por otra parte, Pincheira-Donoso y Ramírez (2005) presenta una foto dorsal del paratipo de *L. filiorum* proveniente de Taira. Dado que no examine especímenes de Taira, no puedo pronunciarme sobre la identidad taxonómica de dicha población. Recomiendo realizar un estudio taxonómico al respecto y en caso de que esta población sea una especie diferente de *L. puritamensis* y *L. hajeki*, debería ser formalmente descrita.

La etiqueta del holotipo de *Liolaemus puritamensis* señala que este fue colectado 52 Km camino al Tatio y no a 42 Km como indican Núñez y Fox (1989). Sin embargo, existe una alta probabilidad de que esto se deba a un error en la etiqueta actual, ya que si se recorren 52 Km desde San Pedro hacia el Tatio se sobrepasaría esta última localidad.

La herpetología chilena registra otros casos recientes de especímenes tipo mal establecidos. Por ejemplo, Pincheira-Donoso y Núñez (2005) describieron a *Liolaemus barbarae* basándose en algunos paratipos de *L. puna* y especímenes adicionales, sin realizar una diagnosis apropiada. Debido a la falta de caracteres de diagnóstico, Quinteros y Lobo (2009) establecieron que *L. barbarae* es un sinónimo menor de *L. puna*. Por otra parte, Pincheira-Donoso *et al.*

(2007) describieron a *L. hermannunezi* listando como paratipo un espécimen del anuro *Pleurodema thaul* (MNHN-CL 3503), aunque en este caso la estabilidad de la especie no se ve afectada ya que existe un holotipo y una descripción adecuada.

En conclusión, debido a la dinámica taxonomía que ha presentado el género *Liolaemus* en los últimos años es recomendable contar con un número apropiado de especímenes para describir una nueva especie y respetar los artículos del ICZN (1999), intentando también seguir las recomendaciones del mismo cada vez que sea posible.

### Agradecimientos

Agradezco a M. Penna por su apoyo. A H. Núñez (MNHN-CL, Museo Nacional de Historia Natural de Chile), P. Zavala (SSUC, Depto. Ecología, PUC), J.C. Ortiz y J. Artigas (MZUC, Museo de Zoología, UC) por permitirme examinar especímenes bajo su cuidado. A R. Langstroth y a D. Esquerré por sus comentarios. Agradezco a R. Etheridge, A. Labra y A. Laspiur por proporcionarme literatura. Al Editor Asociado y dos revisores anónimos por todos sus comentarios y correcciones.

### Literatura citada

- Abdala, V.; Abdala, C.S. & Tulli, M.J. 2006. Three traditional muscular characters in the phylogeny of *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae), a reappraisal. *Zootaxa* 1205: 55-68.
- Abdala, C.S.; Paz, M.M. & Semhan, R.V. 2013. Nuevo *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) con novedoso carácter morfológico, de la frontera entre Argentina y Chile. *Revista de Biología Tropical* 61: 1563-1584.
- Cei, J.M.; Etheridge, R.E. & Videla, F. 1983. Especies nuevas de iguanidos del noroeste de la provincia de San Juan (Reserva provincial San Guillermo), Argentina. *Deserta*, Mendoza 7: 316-323.
- Etheridge, R.E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adpersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge, R.E. & Espinoza, R.E. 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropicuridae) and a semiannotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* 126: 1-64.
- Esquerré, D.; Núñez, H. & Scolaro, J.A. 2013. *Liolaemus carlosgarini* and *Liolaemus rioldamas* (Squamata: Liolaemidae), two new species of lizards lacking preloacal pores, from Andean areas of central Chile. *Zootaxa* 3619: 428-452.
- Fontanella, F.M.; Olave, M.; Avila, L.J.; Sites Jr., J.W. & Morando, M. 2012. Molecular dating and diversification of the South American lizard genus *Liolaemus* (subgenus *Eulaemus*) based on nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 825-835.
- GBIF. 2013. Sistema nacional de información sobre colecciones biológicas, nodo GBIF Chile. Disponible en: <<http://gbif-chile.mma.gob.cl/portal/welcome.htm>>. Último acceso: Noviembre del 2013.
- Ibarra-Vidal, H. 2005. Nueva especie de lagartija del altiplano de Chile, *Liolaemus lopezi* sp.n. (Reptilia, Tropicuridae, Liolaeminae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 76-77: 7-14.
- ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. The International Trust for Zoological Nomenclature. London.
- Laurent, R.F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 1: 1-37.
- Laurent, R.F. 1995. Sobre una pequeña colección de lagartos del género *Liolaemus* (Tropicuridae) proveniente del extremo suroeste de Bolivia. *Cuadernos de Herpetología* 9: 1-6.
- Lobo, F. & Abdala, C. 2007. Descripción de una nueva especie de *Phymaturus* del grupo de *P. palluma* de la provincia de Mendoza, Argentina. *Cuadernos de herpetología* 21: 103-113.
- Núñez, H. 2008. Reptiles. pp. 276-283. En: Biodiversidad de Chile. Patrimonio y desafíos. CONAMA, Santiago.
- Núñez, H. & Fox, S.F. 1989. *Liolaemus puritamensis*, a new species of iguanid lizard previously confused with *Liolaemus multiformis* (Squamata: Iguanidae). *Copeia* 1989: 456-460.
- Núñez, H. & Jaksic, F. 1992. Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 43: 63-91.
- Núñez, H., Pincheira-Donoso, D. & Garín, C. 2004. *Liolaemus hajeki*, nueva especie de Lagartija de Chile (Squamata, Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 53: 85-97.
- Núñez, H. & Scolaro, J.A. 2009. *Liolaemus (Donosolaemus) chacabuense*, nueva especie de lagartija para la Región de Aisén, Chile (Reptilia, Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 58: 67-74.
- Núñez, H., Veloso, A., Espejo, P., Veloso, C., Cortés, A. & Araya, S. 2010. Nuevas especies de *Phymaturus* (grupo *palluma*) para la zona Cordillerana Central de Chile (Reptilia, Sauria, Liolaemidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 59: 41-74.
- Núñez, H. & Yáñez, J.L. 1983. *Ctenoblepharis erroneus* nov. sp. de Iguanidae para la Zona Norte de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 40: 91-95.
- Quinteros, A.S., Abdala, C.S. & Lobo, F.J. 2008. Redescription of *Liolaemus dorbignyi* Koslowsky, 1898 and description of a new species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 1717: 51-67.
- Quinteros, A.S. & Lobo, F. 2009. The Iguanid lizard *Liolaemus barbarae* Pincheira-Donoso and Núñez is a junior synonym of *Liolaemus puna* Lobo and Espinoza. *Journal of Herpetology* 43: 336-339.
- Pincheira-Donoso, D. & Núñez, H. 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae): taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 59: 7-486.
- Pincheira-Donoso, D. & Ramírez, G.M. 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. *En*: Ramírez Leyton, G. & Pincheira-Donoso, D. (eds.). Fauna del Altiplano y Desierto de Atacama. Phrynosaura Ediciones, Calama.
- Pincheira-Donoso, D., Scolaro, J.A. & Schulte, J.A. II. 2007. The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: Molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. *Zootaxa* 1452: 25-42
- Schulte, J.A., Macey, J.R., Espinoza, R.E. & Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Troncoso-Palacios, J. & Garín, C.F. 2013. On the identity of *Liolaemus nigromaculatus* Wiegmann, 1834 (Iguania, Liolaemidae) and correction of its type locality. *ZooKeys* 294: 37-56.
- Vidal, M.A. 2008. Biogeografía de anfibios y reptiles. pp. 195-231. *En*: Vidal, M.A. & Labra, A. (eds.). Herpetología de Chile. Science Verlag, Santiago.

## Apéndice I.

Especímenes del grupo *montanus* examinados en este estudio. Las abreviaturas de las colecciones son: MNHN-CL (Museo Nacional de Historia Natural de Chile), MZUC (Museo de Zoología de la Universidad de Concepción) y SSUC (Colección de Flora y Fauna Profesor Patricio Sánchez Reyes, Pontificia Universidad Católica de Chile).

- Liolaemus hajeki*. SSUC Re 362. Salar de Ascotán, Antofagasta. F. Ferri col. 26/10/2011. SSUC Re 484. Mina El Abra, Sector Relave, Antofagasta. G. Lobos & F. Torres cols. 21/11/2003.
- Liolaemus pachecoi*. MNHN-CL 2800-02. Salar de Ascotán. J. Torres & J. Yáñez cols. Febrero, 1996. MZUC 29618. Puquios, Norte de Ollagüe. J.C. Ortiz & E. Benavides cols. 19/12/1997.
- Liolaemus puritamensis*. MNHN-CL 1880 (holotipo). 52 Km (¿42 Km?) hacia Geysers El Tatio, desde Sn. Pedro de Atacama. H. Núñez, S. Fox, A. Labra & S. Perea cols. 28/12/1986. MNHN-CL 1881 (alotipo). 44 Km hacia Geysers El Tatio. S. Fox & K. Fox cols. 6/06/1986. MNHN-CL 3829 (ex-DBCUC 0979) (holotipo de *L. filiorum*, paratipo de *L. puritamensis*). 52 Km hacia Geysers El Tatio, desde Sn. Pedro de Atacama. H. Núñez, S. Fox, A. Labra & S. Perea cols. 28/12/1986. MZUC 2440, 2442. Cordillera de Antofagasta, 3000/4000 m. Sin datos de colector. 20/03/1960.

© 2014 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>



## ¿Qué es lo nuevo en la evolución morfológica?

Marissa Fabrezi, Silvia Inés Quinzio, Julio César Cruz, Javier Goldberg, Mariana Chuliver Pereyra

Instituto de Bio y Geociencias (IBIGEO). Centro Científico Tecnológico CONICET-Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina.

Recibido: 01 Octubre 2013

Aceptado: 04 Noviembre 2013

Editor Asociado: M. Vaira

### RESUMEN

En este trabajo presentamos una revisión de conceptos y definiciones muy usados en estudios de Morfología Comparada, Biología Evolutiva y Evolución del Desarrollo (Evo-Devo). Para ello, partimos de información publicada sobre la variación morfológica de un linaje monofilético de anuros, los Ceratophryidae. Utilizamos el conjunto de apomorfias morfológicas propuestas para diagnosticar esta familia (formada por *Ceratophrys*, *Chacophrys* y *Lepidobatrachus*) y sus agrupaciones como casos de análisis. Distinguimos procesos evolutivos con consecuencias morfológicas (reducción, pérdida, reversión, aparición, duplicación), el origen de la variación (heterocronía, heterotopía, heterometría y heterotipia) y la novedad morfológica en sentido estricto. Desde la perspectiva de la Evolución del Desarrollo, analizamos el cambio de función y la aparición de morfologías únicas y viables en el linaje de los Ceratophryidae. La reducción de las diferencias morfológicas, fisiológicas y ecológicas entre larvas y adultos en *Lepidobatrachus* hacen de este un excelente organismo para aprender y discutir conceptos clásicos y novedosos con enfoques integrados desde diferentes disciplinas de trabajo (morfología, genética del desarrollo, ecología, fisiología).

Palabras clave: Neoformación, Variación, Novedad, Morfología.

### ABSTRACT

A review of concepts and definitions used in Comparative Anatomy, Evolutionary Biology and Evo-Devo is presented. The available information about the morphological variation in the monophyletic clade of horned frogs Ceratophryidae (*Ceratophrys*, *Chacophrys* and *Lepidobatrachus*) provides the set of derived features that we considered as examples to discuss: evolutionary processes with morphological consequences (reduction, lost, reversion, neoformation); origin of variation (heterochrony, heterometry, heterotopy, heterotipy), and the morphological novelty *sensu stricto*. From the Evo-Devo perspective we analyzed novelties in which new role is achieved and developmental constraints are disrupted. The ontogeny of *Lepidobatrachus*, with the reduction of morphological, physiological, and ecological differences between larvae and adults seems to represent an excellent model to learn and discuss classical and novel concepts with integrated data from different approaches (developmental genetic, morphology, ecology, physiology).

Key words: Neoformation, Variation, Novelty, Morphology.

### Introducción

La idea de evolución de los fenotipos, además de los conceptos de adaptación y especiación, lleva implícita la ocurrencia de un cambio que genera algo nuevo (Müller y Wagner, 2003). En este sentido, la aparición de novedades está asociada al origen de planes corporales y quién podría discutir que las

plumas de las aves o el caparazón de las tortugas no sean tomados como ejemplos de novedades morfológicas de gran peso en la evolución de esos linajes. Sin embargo, aunque esto resulta un tema central en Evo-Devo y en Biología Evolutiva, existe una concepción más intuitiva que operativa en torno a

los términos neoformación, innovación o novedad (Müller y Wagner, 2003; Shubin *et al.*, 2009; Brigandt y Love, 2012; Hall y Kerney, 2012; Hallgrímsson *et al.*, 2012).

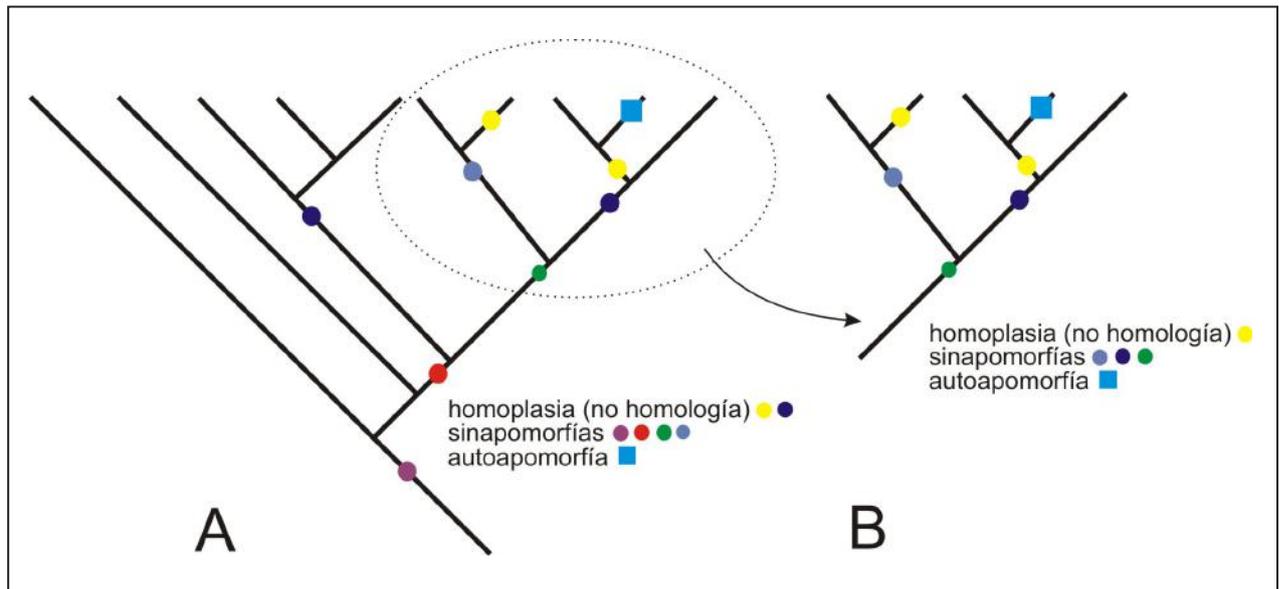
Un cladograma es la reconstrucción de los patrones de relaciones de parentesco producto de la evolución, la llamada “reconstrucción filogenética” y está basada en pocos pero muy sólidos principios (Fig. 1). El sistemático, sobre la base de la similitud (estructuras que tienen el mismo origen, posición, forma o composición) establece la **homología primaria** de los caracteres, los define, delimita su variación y analiza las hipótesis de relaciones de acuerdo con las distribuciones de esta variación. En general, seleccionará el cladograma que represente el menor número de cambios de los caracteres (parsimonia) asumiendo que cada cambio es una hipótesis. Al finalizar, dispondrá de un esquema jerárquico y unidireccional de relaciones entre taxones que permitirá formular una clasificación, diagnosticar taxones y a partir del cual, la variación podrá ser usada para estudiar la evolución de los fenotipos. Aquí, el concepto de novedad puede ser asimilado al término **apomorfía** y corresponde a una característica particular derivada y compartida por los miembros del grupo monofilético que definen y que fue heredada por todos los miembros de ese grupo a partir de un antecesor común en el que esta característica habría evolucionado (Grande y Rieppel, 1994). Las subcategorías de la apomorfía dependen de la posición en las ramas de un cladograma dado (**sinapomorfía**, en la divergencia y **autapomorfía** en la rama más distal) y se refieren a la ocurrencia de características derivadas. En la reconstrucción filogenética, las apomorfías pueden representar novedades evolutivas pero no necesariamente morfológicas pues la variación puede implicar una reducción (**vestigio/esbozo**), la pérdida (**ausencia**), reversión (**atavismo/reaparición**), o la aparición (**neoformación, duplicación**).

Müller y Wagner (1991) definieron una **novedad morfológica** de la siguiente manera: “un nuevo elemento estructural en un plan corporal que no tiene homología en el antecesor ni en el mismo organismo (**homología serial**)”. Y más tarde complementaron este concepto con la definición de **innovación clave**, que conecta el origen de una novedad morfológica con las consecuencias filogenéticas para el linaje al abrir posibilidades de explotar nuevos nichos ecológicos y disparar la radiación adaptativa del grupo portador de la innovación (Mü-

ller y Wagner, 2003). Existen ejemplos clásicos de evolución morfológica en donde no hay novedades morfológicas según la definición estricta de Müller y Wagner (1991). Por un lado, ciertos mecanismos de desarrollo que implican bajas tasas de diferenciación (reducción y/o pérdida de huesos del cráneo) y crecimiento (miniaturización) con modificación de estructuras preexistentes que estarían implicados en la evolución de los ciclos de vida en anuros (Trueb y Alberch, 1885; Hanken, 1992; Clarke, 1996; Yeh, 2002). También otros casos, como en las ballenas en las que ciertos cambios morfológicos (aumento en el número de falanges y reducción en el número de dedos, homología serial) tienen consecuencias en que las extremidades se convierten en un apéndice nadador especializado (Cooper, 2007).

Así, la evolución de los fenotipos tiene un significado mucho más amplio que el concepto de novedad morfológica (Müller y Wagner, 1991) y de innovación (Müller y Wagner, 2003) lo cual es inherente al nivel de organización biológica (cambios morfológicos/comportamentales/ fisiológicos versus cambios a nivel molecular) en el que planteamos el estudio (Hall y Kerney, 2011). Como punto de partida, existe un cuerpo interesante de información en la bibliografía científica sobre la variación y la novedad evolutiva donde resulta evidente la relación entre ambas. El origen de la variación es quizás uno de los aspectos más interesantes de la Evo-Devo ya que abarca la genética del desarrollo, la embriología, el exhaustivo análisis de la variación fenotípica incluyendo el registro fósil y reconoce la homología profunda de los procesos de desarrollo y mecanismos de especificación celular como generadores de gran variedad de estructuras (Shubin *et al.*, 2009). Por otra parte, la variación morfológica es la herramienta más contundente que tenemos para interpretar la evolución de los fenotipos y su diversificación (Rieppel, 1996; Maderson y Alibardi, 2000, por citar sólo dos ejemplos puntuales)

Arthur (2004) definió cuatro componentes evolutivos que generan variación: **heterocronía** (literalmente otro tiempo) situaciones en las que las tasas o tiempo de desarrollo de dos o más partes de un organismo son evolutivamente derivadas con respecto a las de otro organismo; **heterometría** (literalmente otra cantidad) cambio evolutivo en la cantidad de desarrollo de una parte con respecto a la de otro organismo; **heterotopía** (literalmente otro lugar) cambia evolutivamente el lugar de desarrollo de una parte con respecto al de otro organismo; y



**Figura 1.** Representación esquemática de un cladograma que resume las relaciones filogenéticas en un linaje. La condición derivada (apomorfía) de los distintos caracteres es graficada con figuras geométricas. Las apomorfías definen o diagnostican linajes y pueden ser resultado de agrandamiento, reducción, pérdida o aparición. En A, los círculos amarillos y violeta oscuro se comportan como homoplasias (no-homologías) porque supuestamente esa condición se habría originado dos o más veces (no hay un único antecesor). Si el nivel de análisis es más inclusivo como el linaje definido por la apomorfía círculo verde (B), el círculo violeta oscuro se comporta como una sinapomorfía mientras que el amarillo continúa siendo una homoplasia. La única condición derivada que se origina una vez y cuya versión plesiomórfica es la ausencia se refiere a la autoapomorfía (cuadrado celeste) que representa en sentido estricto la novedad morfológica para los morfólogos (Müller y Wagner, 1991).

**heterotipia** (literalmente otro tipo) algo más que un cambio en el tiempo, en el lugar o en la cantidad de algo que ya existe, es algo nuevo. Desde el punto de vista de Arthur (2004) solo la heterotipia genera novedades y es compatible con la definición de novedad morfológica de Müller y Wagner (1991).

Hallgrímsson *et al.* (2012) plantearon ciertos aspectos complementarios donde la novedad (evolutiva) se origina por una transición de un pico adaptativo a otro sin necesidad de producir innovaciones claves que generen la explosión de diversidad; por ejemplo las plumas, en un principio participan en la termorregulación y luego en el vuelo, y por otro lado el origen de variación, que es rara o ausente en la condición ancestral e, implica la ruptura de limitantes del desarrollo en el ancestro que impedían que la variación sea expresada, algo semejante a la heterotipia y la novedad morfológica. Así, este análisis (Hallgrímsson *et al.*, 2012) incluye dos condiciones que son parte de la novedad: 1) cambio de función o rol y 2) una morfología distinta (¿única?) viable.

En la bibliografía reciente sobre el origen de la variación, novedad evolutiva, niveles de organización de la variación, etc. se plantea la necesidad de reducir las controversias para ajustar conceptos a diferentes preguntas relacionadas con la evolución

de la forma biológica y resulta llamativo que cada autor, siguiendo diferentes fundamentos epistemológicos, discutió los conceptos con tópicos clásicos de los textos de anatomía comparada (el caparazón de las tortugas, las extremidades de los tetrápodos, el origen de las crestas neurales, la evolución de los ojos, la evolución de las antenas en los coleópteros, la multicelularidad) (ver Müller y Wagner, 2003; Arthur, 2004; Shubin *et al.*, 2009; Brigandt y Love, 2012; Hall y Kerney, 2012; Hallgrímsson *et al.*, 2012). Aquí, trataremos de utilizar parte de esta información conceptual para analizar otros ejemplos de la evolución morfológica que representen nuevos casos de discusión, a un nivel jerárquico menor ya que no es lo mismo la evolución de los fenotipos a nivel clase, orden, familia o género (en los niveles jerárquicos superiores las diferencias fenotípicas son más marcadas). Para ello, trataremos de interpretar los distintos conceptos e ideas sobre variación y novedad con datos disponibles de la morfología en el linaje de los escuerzos (*Ceratophryidae*), un grupo de ranas "fenotípicamente distintivas", con el objetivo de hacer un ejercicio que nos permita: 1) discutir aspectos conceptuales de la Anatomía Comparada; de la Biología Evolutiva y de la Evo-Devo; 2) recuperar el interés por la riqueza de información que nos da

el estudio de la variación morfológica intraespecífica (ontogenia) e interespecífica (entre ontogenias); y 3) demostrar que todavía la morfología tiene un alto potencial para disparar nuevas ideas y proyectos.

### El cladograma o los cladogramas de los escuerzos (Figura 2)

Actualmente, sobre la base de datos morfológicos y moleculares, los géneros anuros *Chacophrys*, *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* constituyen un clado monofilético. La monofilia del grupo fue planteada sobre bases fenéticas en varios trabajos (Reig y Limeses, 1963; Laurent, 1986; Lynch, 1971; 1973; Maxon y Ruibal, 1988) y fue ratificada en análisis cladísticos por Haas (2003); Fabrezi (2006); Frost *et al.* (2006) y Pyron y Wiens (2011) entre otros. A pesar del común acuerdo de la monofilia del grupo hay dos aspectos muy débiles en las hipótesis de las relaciones del grupo: 1) las relaciones intergenéricas y 2) las relaciones del linaje con otros anuros.

Con respecto a las relaciones intergenéricas, los estudios que involucran a los tres géneros, han propuesto alternativamente como basal a *Ceratophrys* (Maxon y Ruibal, 1988; Fabrezi, 2006; Pyron y Wiens, 2011), *Chacophrys* (Fabrezi y Quinzio, 2008) o *Lepidobatrachus* (Reig y Limeses, 1963; Laurent, 1986; Frost *et al.*, 2006). Cuando se hipotetizan las relaciones del linaje con otros anuros se propuso a los escuerzos como un taxón basal en Bufonidae (Reig y Limeses, 1963), relacionado con Leptodactylidae (Lynch, 1971; Laurent, 1986; Maxon y Ruibal, 1988), basal entre los neobatracios (Fabrezi, 2006), como grupo hermano de *Odontophrynus* (Laurent, 1986), grupo hermano de Batrachylini siendo basal *Telmatobinii* (Frost *et al.*, 2006), grupo hermano de *Telmatobinii* siendo basal Batrachylini (Grant, 2006) o como un linaje hermano de un gran clado que incluye a Odontophryidae + [(Cyclorhamphidae + (Alsodidae + Hylodidae)) + (Rhinodermatidae + (Batrachylidae + Telmatobiidae))] (Pyron y Wiens, 2011).

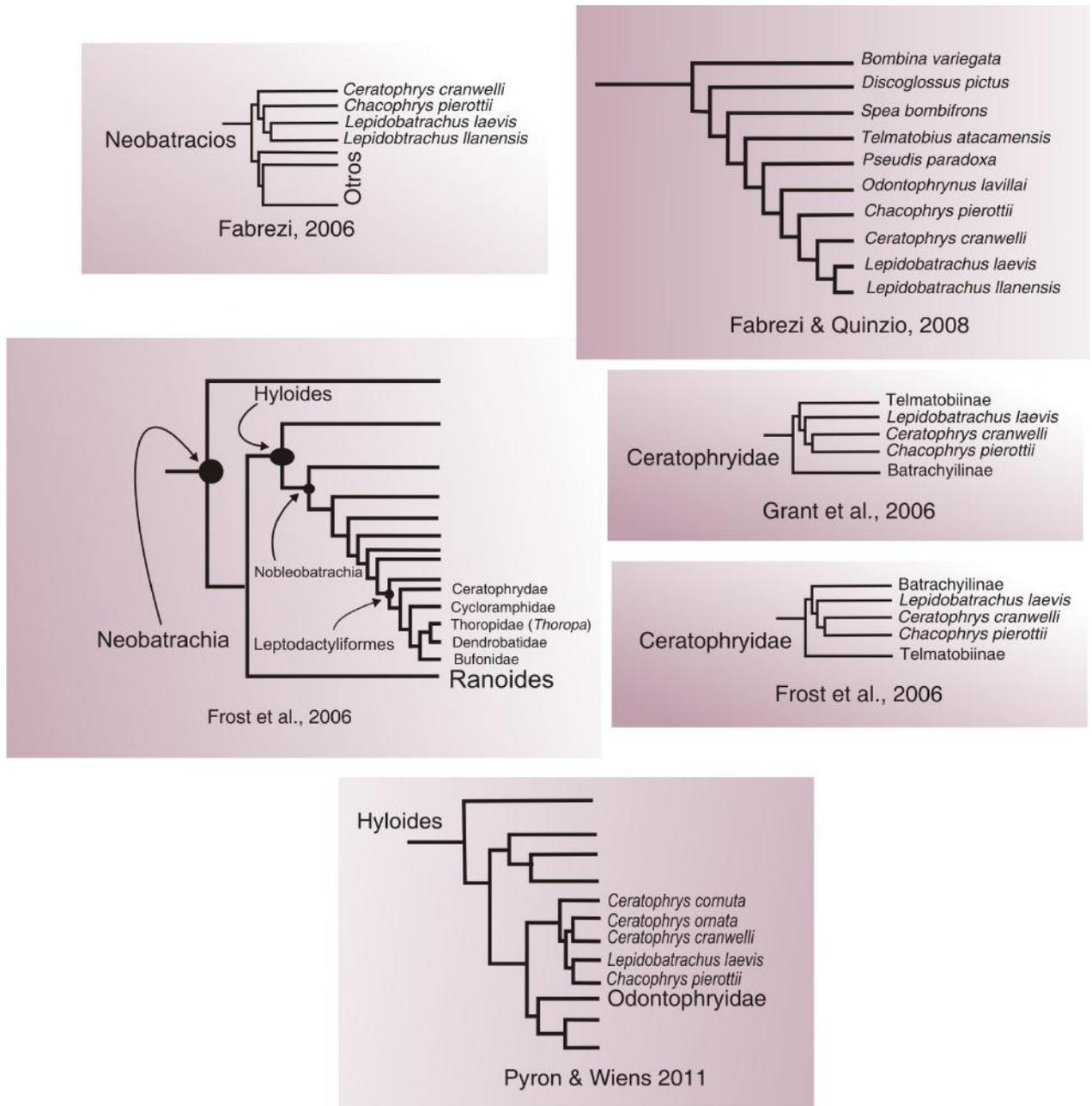
### Los caracteres derivados

En varios trabajos de morfología (Haas; 2003; Fabrezi, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi y Lobo, 2009) se describieron numerosas sinapomorfías para las formas adultas y larvales de los escuerzos en general y para cada agrupamiento en particular.

Se han propuesto como sinapomorfías de

*Ceratophryidae* Tschudi, 1838: 1) exostosis en maxilares, frontoparietales y escamosos; 2) presencia de un arco parieto-escamosal; 3) rama ótica del escamoso superpuesta a la cápsula ótica; 4) rama zigomática del escamoso fusionada al maxilar —la mayoría de estas condiciones aparecen en taxones no relacionados y estarían asociados a una intensa osificación del cráneo—; 5) dientes monocúspides y no pedicelados y 6) ausencia de parte palatina en el premaxilar —ambas características que también se observan en los pípidos—; 7) fuerte fusión del dentario con el mentomeckeliano —como ocurre en algunos ranoideos—; 8) presencia de colmillos asociados a la mandíbula inferior; 9) articulación de la mandíbula inferior a nivel o por detrás de la articulación cráneo-vertebral. Representarían sinapomorfías débiles las siguientes características: la ausencia de proceso anterolateral en el hioides, la osificación extensiva del proceso posteromedial del hioides y la ausencia de cresta ilíaca. Otros caracteres de la morfología larval que aparecen como derivados son: 10) borde completo de papilas alrededor del disco oral; 11) tubo anal corto y cilíndrico en la prometamorfosis; 12) techo craneal completamente cartilaginoso; 13) fusión incompleta de los ganglios y raíces de los nervios trigémino y facial.

Para el clado *Ceratophrys* + *Lepidobatrachus*, Haas (2003) y Fabrezi y Quinzio (2008) señalaron como derivados los siguientes rasgos larvales: 1) melanocitos en la dermis; 2) glándulas mucosas; 3) estrato esponjoso diferenciado; 4) tres o más capas en la epidermis; 5) hileras de neuromastos supraorbital e infraorbital discontinuas; 6) neuromastos supratemporales; 7) *m. quadratoangularis* ausente; 8) *m. suspensorioangularis* con origen posterior; 9) *mm. levatores arcuum branchialium I y II* separados por un espacio; 10) proceso pseudopterigoideo ausente; 11) cartílago labial superior de posición dorsal; 12) parte alar y cuerpo del cartílago labial superior fusionados; 13) cuerpo del cartílago labial superior formando una pieza única; 14) fusión medial completa de los infrarostrales; 15) una proyección cartilaginosa como púa en la fusión de los infrarostrales; 16) proceso retroarticular del cartílago de Meckel recto; 17) comisuras proximales ausentes; 18) espículas ausentes; 19) proceso anterolateral del ceratohial ausente; 20) ausencia de radios en los ceratobranquiales; 21) ausencia de *m. interhyoideus* posterior; 22) ausencia de *m. diaphragmatopraecordialis*; y en los adultos 23) origen del *m. depressor mandibulae* entre el escamoso y el anillo timpánico.



**Figura 2.** Distintas hipótesis de relaciones de las ranas de la familia Ceratophryidae. La monofilia de *Chacophrys*, *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* está muy bien soportada por datos morfológicos y moleculares, sin embargo las relaciones intergenéricas y de la familia con otros anuros todavía se discuten. Las filogenias moleculares de Frost *et al.* (2006), Grant *et al.* (2006) y Pyron y Wiens (2011) son hipótesis diferentes.

La sinapomorfía propuesta para *Ceratophrys* por Fabrezi (2006) fue la presencia de escudos dorsales, aunque cabe aclarar que no todas las especies del género las presentan y por otro lado *Lepidobatrachus asper* y *L. llanensis* también presentan escudos dorsales (Ceï, 1981; Quinzio y Fabrezi, 2012). En cuanto a las larvas, se propusieron como derivados la hilera de neuromastos cruzando el párpado superior, la presencia de un proceso ótico larval y los cuernos trabeculares muy cortos (Fabrezi y Quinzio, 2008).

Se pueden encontrar numerosos caracteres derivados en *Lepidobatrachus* spp. (Fabrezi, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi y Lobo, 2009): a) a partir de la morfología larval surgen :1) línea infraorbital de neuromastos descendente hacia el labio inferior; 2) neuromastos supralabiales; 3) línea media neuromastos divergente de la línea dorsal; 4) línea ventral de neuromastos de posición lateroventral; 4) ausencia de queratodontes; 5) reducción de las mandíbulas queratinizadas; 6) labio inferior

ausente; 7) doble espiráculo; 8) *m. mandibulolabialis* ausente; 9) proceso cuadrado-etmoidal ausente; 10) conexión ligamentosa entre el proceso muscular y el cráneo; 11) procesos posterior del cartilago labial superior ausente; 12) mandíbula inferior orientada transversalmente; 13) hipobranquiales fusionados; 14) proceso urobranquial truncado. **b)** a partir de la morfología de los adultos los caracteres derivados serían: 15) ceratohiales discontinuos; 16) *m. geniohyoideus lateralis* reducido o ausente; 17) *m. sternohyoideus* con dos partes bien separadas en su origen; 18) componente superficial del *m. sternohyoideus* con fibras que se incorporan a la parte profunda; 19) solo dos pares de *m. petrohyoidei posteriores*; 20) partes derecha e izquierda del *m. hyoglossus* completamente separadas.

En *Lepidobatrachus llanensis* resulta derivada la queratinización de las uñas de las patas y en *Chacophrys pierottii* la presencia de una condricificación expansiva de la cresta parótica en la larva, la presencia de un apéndice nasal y la ausencia de cresta femoral (Fabrezi y Quinzio, 2008).

### Procesos evolutivos con consecuencias morfológicas

**Reducción:** Al definir los estados de carácter usamos la palabra reducción para significar que el estado no está completamente expresado, producto de un desarrollo incipiente o incompleto. Si tenemos datos de la ontogenia podemos inferir para cada alternativa que ese estado está apareciendo (esbozo, desarrollo incipiente) o se está perdiendo (vestigio, desarrollo incompleto).

Entre los caracteres que definen a *Lepidobatrachus* representan reducciones las mandíbulas queratinizadas en las larvas y la condición del *m. geniohyoideus lateralis* (en *L. llanensis*) (Fig. 3). En ambos casos se puede inferir que la reducción implica que se están perdiendo ya que en otros taxa (sea *Lepidobatrachus* basal o terminal) estos caracteres se encuentran expresados en su versión completa.

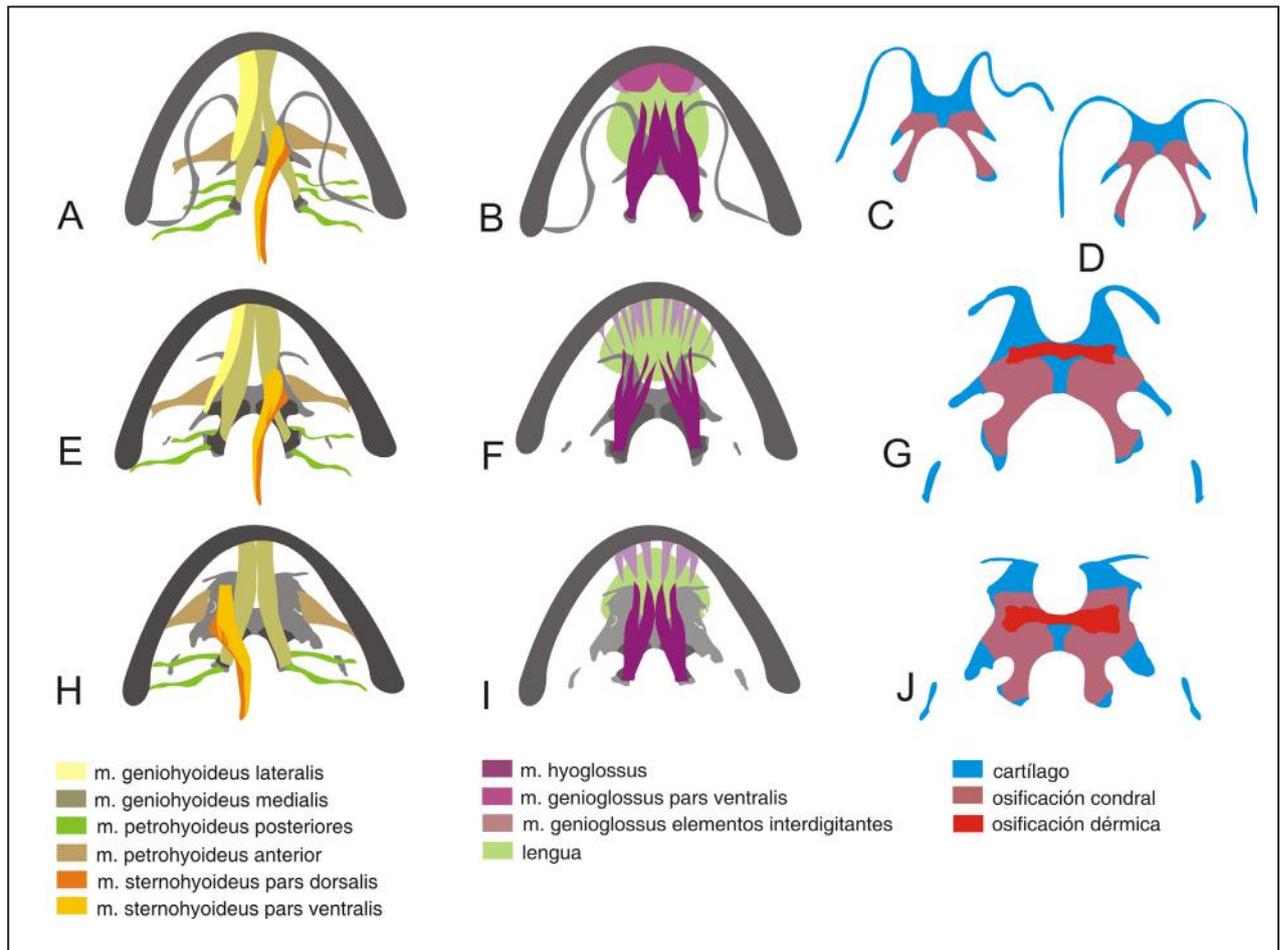
**Ausencia:** La ausencia implica que algo se ha perdido y es más fácil de reconocer cuando entre las condiciones observadas hay una reducción (como en el caso del *m. geniohyoideus lateralis* en *Lepidobatrachus llanensis*), por lo que la ausencia del *m. geniohyoideus lateralis* en *L. laevis* se puede interpretar como una pérdida (Fig. 3). Obviamente, la condición de ausente puede implicar que algo nunca estuvo y sería el estado opuesto a la novedad morfológica.

Entre los caracteres derivados que significan la

pérdida de estructuras tenemos en Ceratophryidae: la ausencia de parte palatina en el premaxilar; en el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. la ausencia de *m. quadratoangularis*, de proceso pseudopterigoideo, de comisuras proximales, de espículas y radios en las canastas branquiales y de proceso anterolateral del ceratohial (Fig. 4); en el clado *Lepidobatrachus* spp. las ausencias de: queratodontes; labio inferior; *m. mandibulolabialis*; proceso cuadrado-etmoidal; proceso posterior del cartilago labial superior y en los adultos del tercer par de *m. petrohyoidei posteriores* (Fig. 3).

**Reaparición o reversión:** En general son así interpretadas las condiciones derivadas que en el cladograma aparecen en uno o más nodos internos y que implican nuevamente la condición plesiomórfica en taxones terminales. De Beer (1940) y Gould (1977) usaron los términos de repetición para referirse a este tipo de ocurrencias. La reaparición implica una distancia (temporal y espacial) en la condición y puede ser aplicada a estructuras u órganos atávicos (no confundir con vestigiales o rudimentarios). La existencia de atavismos revela el potencial de los mecanismos de desarrollo de ser conservados y permanecer sin expresión fenotípica por los largos períodos de tiempo (Stiassny, 2003). En poblaciones mantenidas en cautiverio de *Xenopus*, varias anomalías en el esqueleto han sido encontradas en organismos longevos (Smirnov, 1994) y se reconocen como atavismos espontáneos (estructuras que reaparecen de manera aislada en individuos de una población). Cuando la estructura que reaparece es común a todos los individuos de una población, se considera un atavismo táxico o reversión filogenética de un carácter (Stiassny, 2003). Wiens (2011) publicó una filogenia generada a partir de caracteres moleculares que trata sobre la supuesta re-aparición de dientes en la mandíbula inferior en *Gastrotheca guenterii*. Según este autor, la ausencia de dientes en la mandíbula inferior caracterizó 250 millones de años de la historia de los anuros. Lamentablemente, el trabajo no incluye una descripción morfológica de los dientes de las formas ancestrales y del anuro en cuestión para documentar la similitud de la reaparición y por lo tanto el trabajo resulta incompleto.

En los escuerzos, los caracteres que representan reversiones a la condición de pípidos son los dientes monocúspides y no pedicelados (Fabrezi, 2001) (Fig. 5) y la ausencia de parte palatina en el premaxilar (Fabrezi y Emerson, 2003) como en los pípidos; mientras que la discontinuidad de los ceratohiales

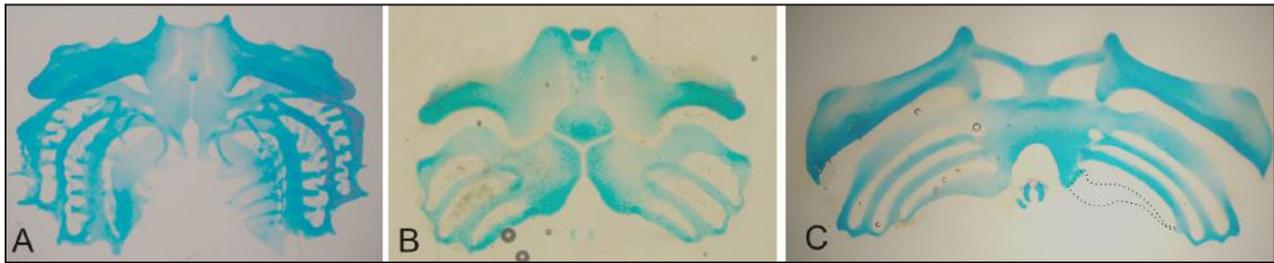


**Figura 3.** Esquemas que representan la variación en el sistema hiogloso (músculos del hioides y de la lengua y esqueleto hioides) entre los escuerzos (tomado de Fabrezi y Lobo, 2009). A, B, C y D. *Chacophrys pierottii* y *Ceratophrys cranwelli*. E, F y G. *Lepidobatrachus llanensis*; H, I y J. *Lepidobatrachus laevis*. En A, E y H, se observa la secuencia de reducción y pérdida del *m. geniohiyoideus lateralis*; la desaparición del par anterior de *mm. petrohiyoidei posteriores* y el aumento de complejidad en la división (en partes dorsal y ventral) del *m. sternohiyoideus*. En los escuerzos, el *m. sternohiyoideus* se separa en dos partes y en *Lepidobatrachus* las fibras de la *pars ventralis* se originan anteriormente, cerca del origen de los cuernos hiales y se interdigitan con las de la *pars dorsalis*. En *L. laevis* las dos partes del *m. sternohiyoideus* tienen más fibras. En B, F e I, se observa la variación hacia la completa separación del *m. hyoglossus* y el menor número de partes del *m. genioglossus*. En C, D, G, y J, el esqueleto hioides en vista dorsal, en *Lepidobatrachus* spp. la extensión de la osificación condral de los procesos posteromediales crece sobre el cuerpo del hioides; el hioides es corto, los cuernos hiales se interrumpen (hay una porción ótica y otra anterior) y durante la metamorfosis se diferencia una osificación de membrana, transversal sobre la superficie dorsal del hioides.

en el hioides de *Lepidobatrachus* (Fig. 3) es una condición única entre los neobatracios y frecuente en los anuros arqueobatracios.

Como reversiones o repariciones, los escudos dorsales también resultan un tema para analizar en la morfología de algunos Ceratophryidae (Fig. 6). Los escudos dorsales son poco frecuentes entre los anuros y han sido descritos en ceratófridos, braquicefálidos y dendrobátidos (Trueb, 1973; Fabrezi, 2006; Quinzio y Fabrezi, 2012). Algunos estudios han sugerido cierta similitud estructural, topológica y topográfica entre los escudos de anuros actuales y temnospondilos del Paleozoico (DeMar, 1966; Toledo y Jared, 1993) y podrían representar un

ejemplo parecido al de los dientes antes mencionado. Sin embargo, mejor evitar la espectacularidad de las interpretaciones y limitarnos a los que podemos documentar. Si se comparan los escudos de escuerzos (Quinzio y Fabrezi, 2012) y braquicefálidos (Campos *et al.*, 2010) se observan diferencias estructurales a nivel histológico, en las relaciones con las vértebras presacras y en el origen de los osteoblastos a partir de los cuales se diferencian los escudos (Quinzio y Fabrezi, 2012). Desde esta perspectiva y considerando la gran distancia en tiempo evolutivo con las armaduras de los anfibios fósiles, se puede sugerir que los escudos dorsales en Neobatrachia representan neoformaciones o nuevas estructuras que no son



**Figura 4.** Esqueleto hiobranquial en larvas de A. *Chacophrys pierottii*; B. *Ceratophrys cranwelli*; y C. *Lepidobatrachus laevis*. Todas las partes del esqueleto son equivalentes, en B y C se observan reducciones y pérdidas de procesos, radios y espículas. La variación en la cantidad de desarrollo (heterometría) también se pone de manifiesto en el incremento de la condricación en las uniones entre los elementos del aparato hiobranquial (sindesmosis versus sincondrosis). En C los elementos del esqueleto forman una pieza única por uniones cartilaginosa continuas.

homólogas e implican convergencias.

**Duplicación:** Es un tipo de morfología que tiene que ver con el concepto de homología serial, también llamado homotipia. Se refiere a la similitud de partes del mismo individuo (extremidades, órganos pares, falanges de un dedo, división de músculos).

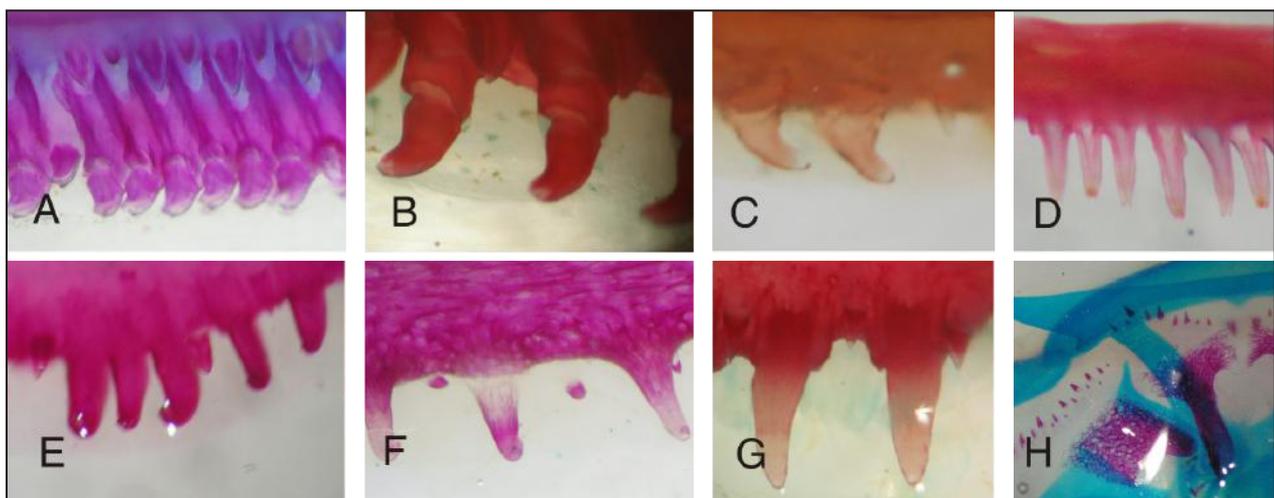
En los escuerzos encontramos la división en partes dorsal y ventral del *m. sternohyoideus* (Fig. 3) (Fabrezi y Lobo, 2009) y el doble espiráculo en las larvas de *Lepidobatrachus* (Ruibal y Thomas, 1988).

#### Procesos de desarrollo que originan variación

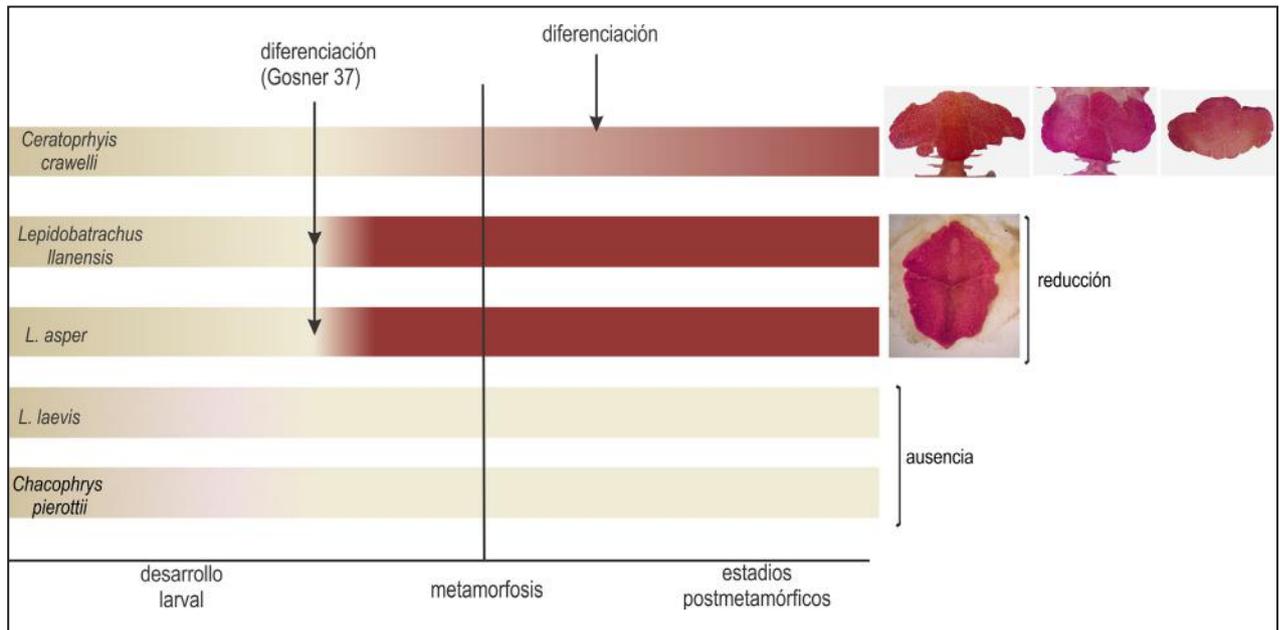
**Heterocronía:** La variación en los tiempos/tasas de desarrollo es muy prolífica al producir diferencias interespecíficas (Fabrezi, 2011). Gran parte de la

variación que se percibe puede ser ocasionada por heterocronía aunque no siempre se conozcan los tiempos reales de desarrollo (Fabrezi, 2012). Varios caracteres derivados en los escuerzos resultan de una variación heterocrónica con respecto a otros anuros, por ejemplo, el tubo anal corto y cilíndrico en la prometamorfosis y la incompleta fusión de los ganglios y raíces de trigémino y facial en las larvas.

Para el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. las larvas muestran como condiciones derivadas rasgos estructurales de la piel que en otros anuros aparecen recién en la metamorfosis: melanocitos en la dermis, glándulas mucosas, estrato esponjoso diferenciado, tres o más capas en la epidermis (Fig. 7). Aunque no ha sido analizado en la filogenia, pero relacionado con el rápido desa-



**Figura 5.** Dientes en la mandíbula superior (en maxilares) de varios anuros: A y B. Dientes pedicelados y bicúspides de *Leptodactylus chaquensis* (A) y *Hoplobatrachus occipitalis* (B). C y D. Dientes no pedicelados y monocúspides en *Pipa parva* (C) y *Xenopus wittei* (D). E–H. Dientes no pedicelados y monocúspides en *Ceratophrys cranwelli* (E), *Chacophrys pierottii* (F), *Lepidobatrachus laevis* (G) y en un larva de *L. llanensis* (H). En esta última se observa que los primordios de los dientes se encuentran diferenciados simultáneamente con los esbozos de las osificaciones membranosas de maxilar y premaxilar a diferencia de lo que sucede en la mayoría de los anuros, que los dientes aparecen al finalizar la metamorfosis cuando los huesos maxilar y premaxilar tienen bien desarrolladas todas sus partes. Smirnov y Vasileva (1995) plantearon que los dientes no pedicelados se originan por una aceleración del desarrollo donde la osificación es tan intensa que reduce la zona de debilidad que separa la corona del pedicelo en los dientes típicos de los anuros.



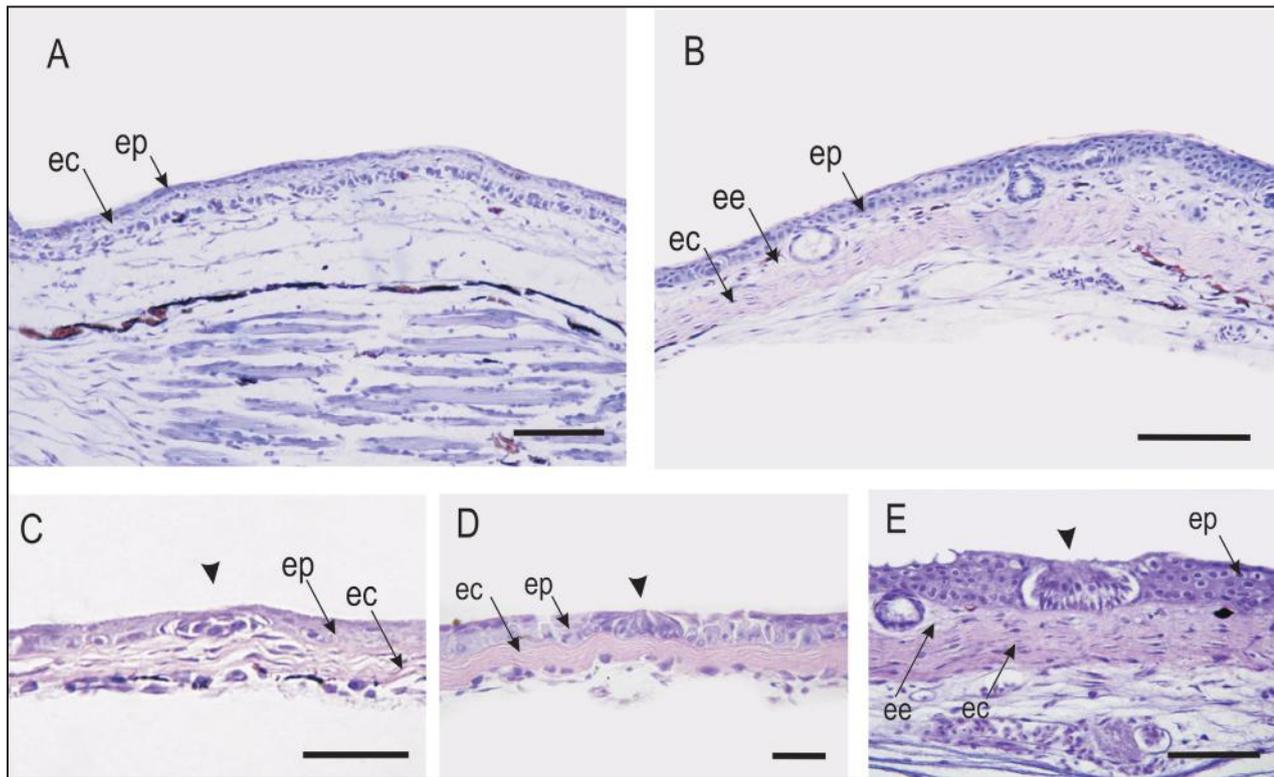
**Figura 6.** Los escudos dorsales en los escuerzos presentan variación tanto en el momento en el que comienzan su diferenciación como en el grado de desarrollo que alcanzan en las distintas especies. En *Lepidobatrachus asper* y *L. llanensis* los escudos dorsales aparecen en estadios larvales mientras que en *Ceratophrys cranwelli* se desarrollan en estadios postmetamórficos, lo cual revela una marcada heterocronía. En las especies de *Lepidobatrachus* los escudos están representados por dos placas mediales en *L. llanensis* y una placa medial en *L. asper* y podrían ser considerados vestigiales o reducidos con respecto a los escudos en *C. cranwelli*. En *C. cranwelli* se forma un complejo de varias placas óseas que se incorporan en la periferia, el número de placas es mayor en individuos de más edad (Quinzio y Fabrezi, 2012). No existen argumentos para suponer similitud profunda (atavismo táxico) entre las armaduras de los anfibios paleozoicos y los escudos dorsales de los neobatracos y existen argumentos para sostener que los escudos dorsales de los escuerzos no son homólogos de los escudos de *Brachycephalus* spp. (Campos *et al.*, 2010). Los escudos resultarían entonces nuevas estructuras.

rollo y diferenciación de la piel, el gran tamaño de los neuromastos en *Lepidobatrachus* spp. también puede mencionarse como ejemplo de heterocronía y de heterometría. Probablemente la temprana adquisición de caracteres de piel adulta en estadios prometamórficos conlleve un rápido crecimiento de los órganos de la línea lateral. Es oportuno mencionar otro evento heterocrónico más, relacionado con la línea lateral en *Lepidobatrachus laevis*, que es su continuidad ontogenética en estadios adultos lo que implica que los mecanismos de desarrollo que en la mayoría de los anuros hacen desaparecer este sistema durante o al finalizar la metamorfosis en esta especie no se expresan.

**Heterometría:** La variación en la cantidad de desarrollo tiene consecuencias directas en la forma general. En los escuerzos adultos, la mayoría de los caracteres derivados en el cráneo (exostosis en maxilares/frontoparietales/escamosos; presencia de un arco parieto-escamosal, rama ótica del escamoso superpuesta a la cápsula ótica, rama zigomática del escamoso fusionada al maxilar; fuerte fusión del dentario con el mentomeckeliano) o larval (techo craneal completamente cartilaginoso) reflejan un

desarrollo intenso y extendido (por ejemplo las ramas del escamoso son grandes). Para el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. mencionamos varios caracteres derivados que sugieren mayor desarrollo de las estructuras cartilaginosas de las mandíbulas larvales (alas y cuerpo del cartilago labial superior fusionados, cuerpo del cartilago labial superior formando una pieza única; fusión medial completa de los infrastroales; una proyección cartilaginosa como púa en la fusión de los infrastroales) y el aparato hiobranquial (Fig. 4). En *Lepidobatrachus llanensis* es heterométrica la queratinización de las uñas de las patas (Fabrezi, 2011) y en la larva de *Chacophrys pierottii* la presencia de una condricación expansiva de la cresta parótica. La variación en el grado de desarrollo de los escudos dorsales entre las especies de *Lepidobatrachus* y *Ceratophrys cranwelli*, resultan también claros casos de heterometría (Fig.6).

**Heterotopía:** Una de las características más notables del cráneo de los escuerzos es la articulación de la mandíbula inferior a nivel o por detrás de la articulación cráneo-vertebral, hecho que permite una gran apertura de la boca, con los extremos



**Figura 7.** Cortes histológicas de piel del dorso en *Chacophrys pierottii* (A y C), *Lepidobatrachus llanensis* (B), *Odontophrynus lavillai* (D) y *Lepidobatrachus laevis* (E). A y B, estructura de la piel en estadio larval 37 de la tabla de Gosner (1960) que muestran las diferencias: la piel de *C. pierottii* (A) presenta características típicas de estadios larvales (epidermis bicapa y dermis formada solo por el estrato compacto muy delgado) mientras que en *L. llanensis* (B) se distingue la epidermis pluriestratificada y la dermis con sus dos estratos (esponjoso y compacto) diferenciados, también hay glándulas y melanocitos. La barra representa 100  $\mu$ m. En C, D y E, se pueden comparar los tamaños de los neuromastos de la línea dorsal en *C. pierottii* (C), *O. lavillai* (D) y *L. laevis* (E), en larvas estadios 37 de Gosner (1960), la barra representa 50  $\mu$ m. El mayor desarrollo y espesor del tegumento implica órganos de mayor tamaño. Abreviaturas: ec: estrato compacto; ee: estrato esponjoso, ep: epidermis, las flechas señalan los neuromastos.

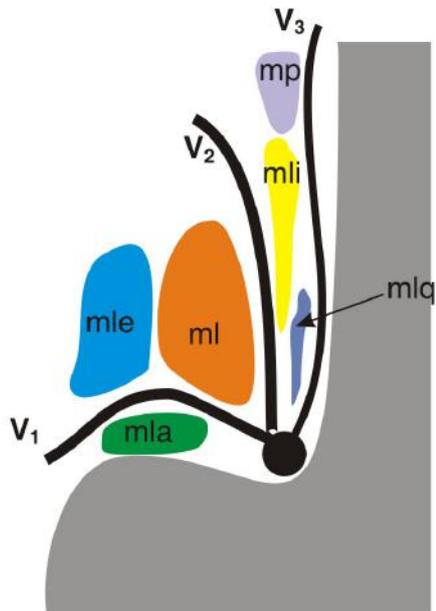
representados por *Chacophrys* y *Lepidobatrachus* (en *Lepidobatrachus* se encuentra muy por detrás) (Fabrezi, 2006). Para el clado *Ceratophrys cranwelli* + *Lepidobatrachus* spp. el origen del *m. suspensorioangularis* se encuentra desplazado hacia atrás en la larva y el depresor de la mandíbula (que incluye al *m. suspensorioangularis*) se localiza entre el escamoso y el anillo timpánico (Fabrezi y Quinzio, 2008). En *Lepidobatrachus*, el desplazamiento de la suspensión mandibular hacia atrás, genera también un desplazamiento en la posición de los músculos elevadores de las mandíbulas cambiando las relaciones con las ramas del trigémino. A diferencia de todos los anuros, tanto en la larva como en los adultos de *Lepidobatrachus* los músculos elevadores

de la mandíbula se ubican por detrás de las ramas del nervio trigémino (Fig. 8) lo cual es consecuencia de heterotopía (Fabrezi, 2011).

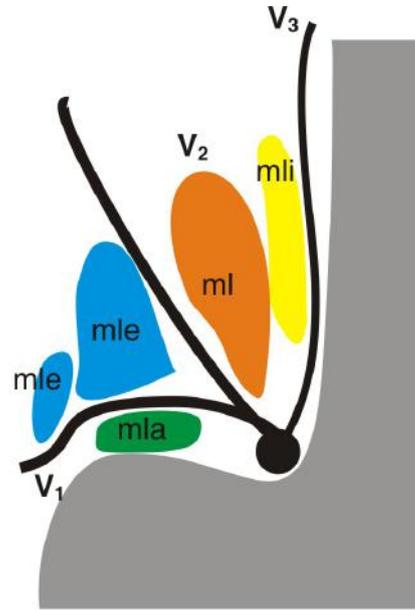
**Heterotipia (neoformación):** Aquí nos debemos detener a analizar qué caracteres aparecen *de novo* en el cladograma de los escuerzos.

Encontramos los colmillos asociados a la mandíbula inferior que representarían entidades diferentes a los de otros linajes de anuros y que habrían evolucionado con la captura de grandes presas (Fabrezi y Emerson, 2003) (Fig. 9). La ontogenia de los mismos revela que se diferencian al comenzar la metamorfosis, como núcleos de osificación membranosa independientemente de los cartílagos mandibulares y que posteriormente se fusionan al

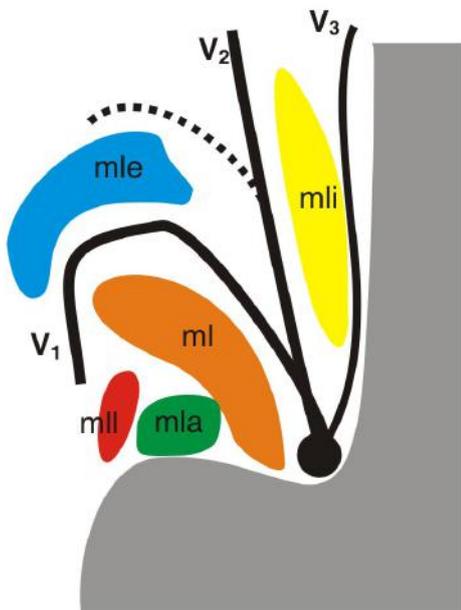
→ **Figura 8.** En el linaje de los ceratófridos, un ejemplo interesante de variación heterotópica corresponde a las relaciones topográficas de los músculos elevadores de las mandíbulas con respecto a las ramas del nervio trigémino. En anfibios, la variación en el origen e inserción de los músculos elevadores, orientación de sus fibras y la posición relativa, tal como se reconocen en larvas y adulto ha sido investigada por Haas (2001) con patrones distintivos para cada orden de Lissamphibia y como se observa en la figura, existirá un patrón derivado en *Lepidobatrachus* que es concomitante con el desplazamiento en dirección posterior de la suspensión mandibular tanto en la larva como en el adulto (Fabrezi, 2011).



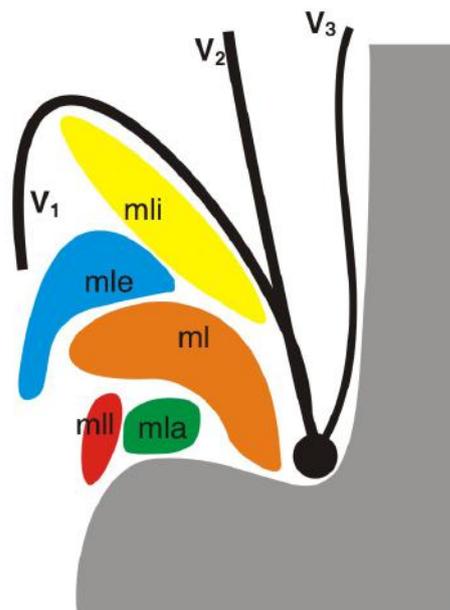
Gymnophiona



Caudata



Anura



*Lepidobatrachus* spp.

mli: músculo levator mandibulae lateralis  
 mle: músculo levato mandibulae externus  
 mli: músculo levator mandibulae internus  
 mla: músculo levatoe mandibulae articularis  
 ml: músculo levator mandibulae longus  
 mp: músculo pterigoydeus  
 mlq: músculo levator quadati

V<sub>1</sub>: rama oftálmica del nervio trigémino  
 V<sub>2</sub>: rama maxilar del nervio trigémino  
 V<sub>3</sub>: rama mandibular del nervio trigémino

complejo mentomeckeliano/dentario (Fabrezi y Emerson, 2003). Esto conlleva una sínfisis mandibular inmóvil y una disminución del número de fibras de los músculos del piso de la boca (*m. submentalis*, *m. intermandibulares* y *m. interhyoideus*) siguiendo la secuencia *Chacophrys*, *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* (Fabrezi y Lobo, 2009). Además, la ausencia de parte palatina en el premaxilar permite la ubicación de los colmillos sobre la cara interna del premaxilar cuando la boca se cierra (Fabrezi y Emerson, 2003). En esa misma secuencia, se presentan cambios heterométricos y heterotópicos relacionados con el desplazamiento de la suspensión mandibular hacia atrás que permiten una gran apertura de la boca (Fabrezi, 2006). Todos estos cambios convergen en el incremento de la capacidad de ingerir presas de más tamaño (megalofagia). Cuanto más pronunciados son estos cambios más temprano aparecen en la ontogenia, como es el caso de la larva de *Lepidobatrachus* (Fabrezi, 2011). La megalofagia podría tener entonces consecuencias en un incremento fuerte de tamaño corporal.

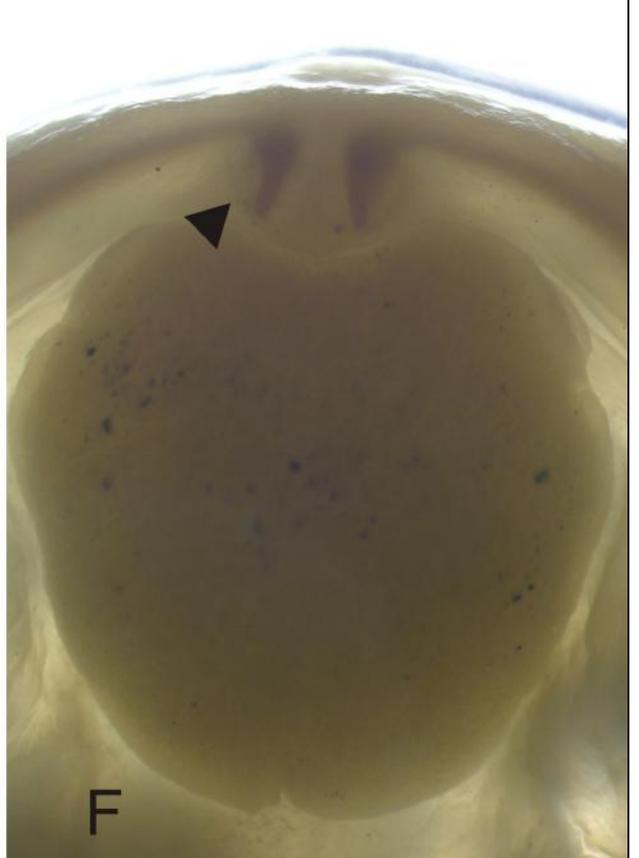
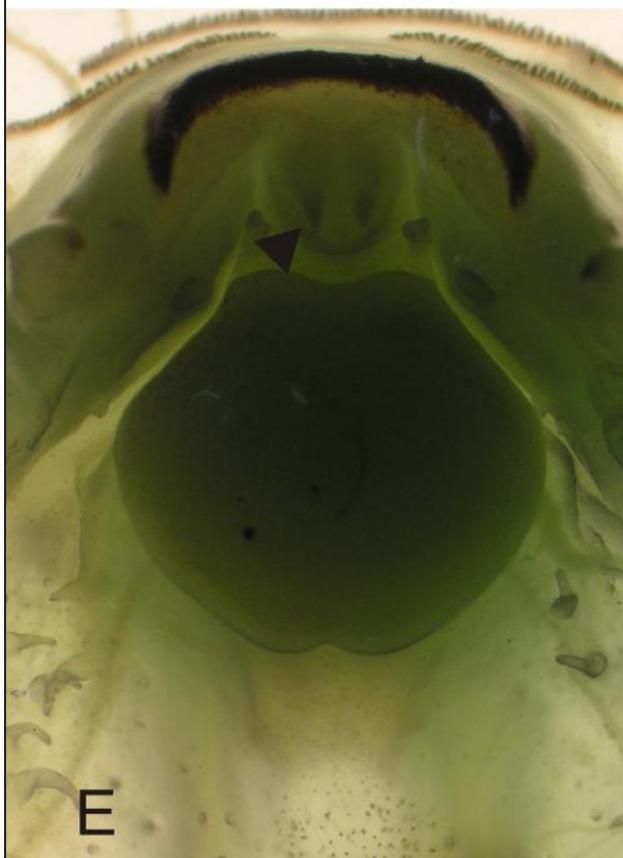
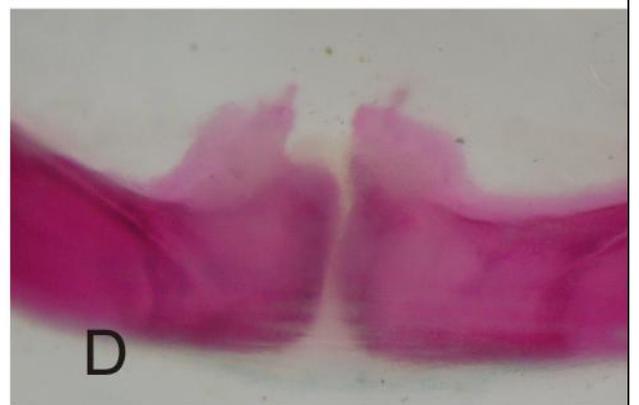
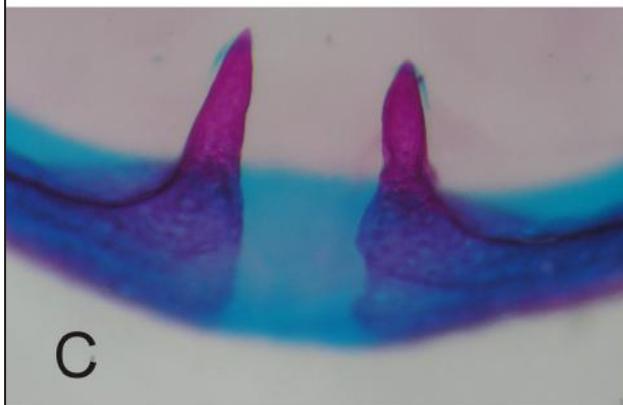
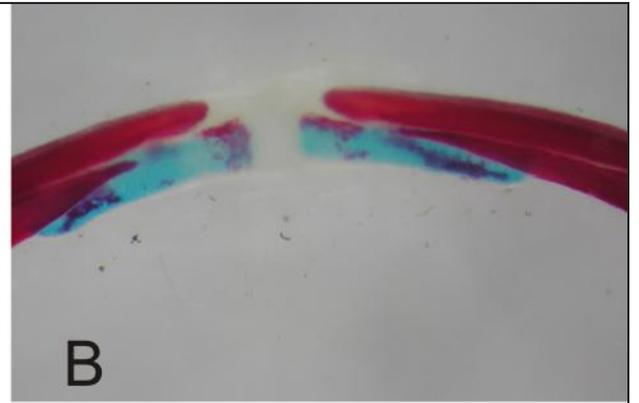
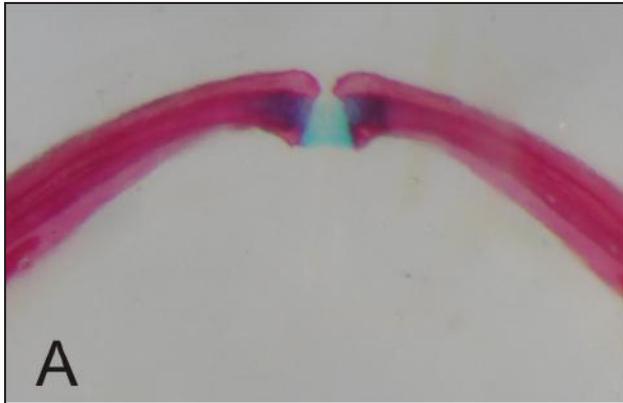
Otro elemento que resulta novedoso es la presencia de un hueso hioideo (Fig. 3). Fabrezi (2006) había señalado la presencia de un hueso transversal, identificado como parahyoides, en el esqueleto hioides de *Lepidobatrachus* spp. y un viejo espécimen de *Chacophrys pierottii*. Esta estructura resultó derivada y definía el clado *Chacophrys* + *Lepidobatrachus*. En un análisis posterior (Fabrezi y Lobo, 2009) observaron que esta osificación dérmica no podía ser propuesta como homología primaria del parahyoides de los restantes anuros ya que es una osificación dorsal no ventral como el hueso de los anuros arqueobatracios. La osificación del hioides de *Lepidobatrachus* representaría una estructura nueva que se integra a otros cambios estructurales (reducción de fibras de los músculos del piso de la boca, hioides con ceratohiales discontinuos, reducción (*Lepidobatrachus llanensis*)/pérdida (*L. laevis*) de

músculos hioideos como el *m. geniohyoideus rama lateralis* y el par anterior de *m. petrohyoideus posteriores* (Fig. 3). A estos cambios se suma una lengua pequeña y con una musculatura simple que parecen haber evolucionado en un complejo distintivo para alimentarse bajo el agua (Fabrezi y Lobo, 2009). Las características del aparato hiogloso completo en *Lepidobatrachus* indican que es una estructura fuerte que confiere resistencia al piso de la boca al tragar mientras que las reducciones en la lengua y su musculatura sugieren una menor importancia en la captura de presas.

Del análisis precedente, surgen algunas consideraciones generales:

- 1) Los términos reducción, ausencia, reversión, duplicación pueden ser asimilados a procesos que originan variación en el desarrollo (heterocronía, heterometría, heterotopía) y que quizás resulten más descriptivos. Sin embargo en ausencia de datos de desarrollo siempre es mejor usar términos más ambiguos.
- 2) En la historia de los escuerzos, la variación en el desarrollo ha generado numerosos caracteres derivados. Si no conociéramos los tiempos de desarrollo larval, deberíamos inferir que la mayoría de los caracteres derivados del cráneo y sobre todos los localizados en las mandíbulas (intensa osificación y gran desarrollo de la boca, migración posterior de la suspensión mandibular) requieren más tiempo que en otros anuros pero esto no es así; en los escuerzos hay gran cantidad de desarrollo en poco tiempo (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011; Fabrezi, 2012).
- 3) En la historia de los escuerzos es posible reconocer, según las definiciones de Ar-

→ **Figura 9.** La presencia de colmillos en la mandíbula inferior es compartida por los tres linajes de escuerzos y están asociados a la unión inmóvil de la sínfisis mandibular. A y B representan las sínfisis mandibulares de *Hymenochirus boettgeri* y *Xenopus wittei*, en los que se observa una unión cartilaginosa y la ausencia aparente de mentomeckeliano. C, la sínfisis en un espécimen de *Chacophrys pierottii* al finalizar la metamorfosis donde se observa la fusión de los componentes cartilaginosos de las hemi-mandíbulas y los colmillos diferenciados, incorporados al dentario (¿mentomeckeliano ausente?). D, la sínfisis mandibular en un juvenil de *Ceratophrys cranwelli* (sin tinción para cartilago). En E y F vistas del piso de la boca en larvas de *Chacophrys pierottii* donde se pueden observar los esbozos de los colmillos (a partir de osificaciones membranosas heterotópicas, independientemente de las mandíbulas. E, en una larva antes de comenzar la metamorfosis (estadio 41 de la tabla de Gosner) y F, cuando la metamorfosis está avanzada (estadio 45 de la tabla de Gosner). Las características morfológicas y embriológicas de estos colmillos son diferentes a las de los colmillos de otros anuros y claramente representan una novedad ya que en otros, por ejemplo ránidos, los colmillos se diferencian como una proyección del dentario (Fabrezi y Emerson, 2003). Los colmillos tampoco podrían ser considerados homólogos de dientes verdaderos ya que se diferencian de manera distinta a los dientes de la mandíbula superior.



thur (2004) y Müller y Wagner (1991), dos novedades morfológicas: los colmillos en la mandíbula inferior en los tres géneros y el hueso dérmico dorsal del hioides en *Lepidobatrachus*. Con respecto al hueso dérmico dorsal del hioides de *Lepidobatrachus*, se integra al aparato hiogloso, que presenta modificaciones estructurales importantes en toda su organización.

- 4) Del análisis de los caracteres derivados en los escuerzos y aquellos que son particularmente distintivos en *Lepidobatrachus*, tanto en las larvas como en los adultos, se desprende que la mayoría resulta de cambios (heterométricos, heterocrónicos, heterotópicos y heterotípicos) en el cráneo y en particular en el esqueleto visceral asociados al mecanismo de alimentación. Contrasta esta gran variación con la escasa variación en la morfología del esqueleto postaxial. Una única sinapomorfía del esqueleto postaxial para los Ceratophryidae es la ausencia de cresta en el ilion, lo cual a su vez podría estar relacionada con la presencia de un músculo *iliacus externus* muy corto y un *m. tensor fascia latae* casi vestigial (Limeses, 1964). Otro carácter que parece derivado es la presencia de escudos dorsales en algunas especies de *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* (Ceï, 1981; Quinzio y Fabrezi, 2012) que puntualizamos en otro apartado. Aun cuando el grupo además comparte la forma y longitud de las vértebras presacras anteriores (Lynch, 1973) el esqueleto axial y apendicular no presenta particularidades (Goldberg y Fabrezi, en preparación). Esto se explicaría por la organización modular de los organismos, que implica que los distintos sistemas anatómicos tienen sus propias rutas del desarrollo, coherentes dentro de sí mismas y que pueden cambiar sin interferir con otros módulos, es decir que pueden evolucionar de manera independiente (Gass y Bolker, 2003). En el caso de los anuros, con excepción del a musculatura axial que cambia después de la metamorfosis, el sistema músculo esquelético postaxial se diferencia, desarrolla y crece independientemente de módulos del plan corporal larval. El hecho de que encontremos novedades morfológi-

cas en ciertos módulos (ejemplo: los arcos viscerales) en donde la morfología larval está fuertemente involucrada nos revela la importancia de la larva en la evolución morfológica de los anuros.

- 5) La variación de los escudos dorsales en los escuerzos demuestra de manera certera cómo cambios en el desarrollo de una única estructura documentan la ocurrencia de procesos generadores de variación (heterocronía, heterometría, heterotopía), que conducen a interpretar ausencias (*Lepidobatrachus laevis*), reducciones (*L. asper* y *L. llanensis*), apariciones (*Ceratophrys* spp.) y novedades morfológicas.

#### **La innovación clave, el pico adaptativo y la ruptura de limitantes**

El concepto de novedad morfológica se refiere a nuevas partes de cuerpo mientras que las innovaciones se refieren a nuevas funciones y constituyen un programa de investigación claramente distinto del estudio de la adaptación (Wagner y Larsson, 2007). El concepto de innovación clave invoca conexiones causales entre la adquisición de ciertos caracteres derivados y la dinámica evolutiva de un clado y no puede ser analizado sólo como resultado de la selección natural y la especiación. Por esta razón es importante expandir el análisis hacia otros horizontes, por ejemplo el desarrollo (Müller y Wagner, 2003).

Hallgrímsson *et al.* (2012) plantearon el origen de la novedad evolutiva teniendo en cuenta dos aspectos: la aparición de un nuevo pico adaptativo que en un principio puede co-existir con uno pre-existente que sencillamente es un cambio de rol o función y la ruptura de una limitación en el desarrollo que facilita la integración estructural y funcional de la novedad evolutiva, que lisa y llanamente es una morfología distintiva viable (¿y única?).

Con respecto a estas definiciones, está claro que en los escuerzos la megalofagia representaría la aparición de un nuevo pico adaptativo asociado a determinadas características morfológicas que en *Lepidobatrachus* involucra una ruptura en las restricciones del desarrollo y provoca numerosos cambios anatómicos y fisiológicos integrados que comprometen todo el mecanismo de alimentación para ocupar un nuevo nicho (la vida acuática durante los cortos períodos de actividad). Además estos cambios disminuyen las diferencias morfológicas,

funcionales y ecológicas entre larvas y adultos (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011).

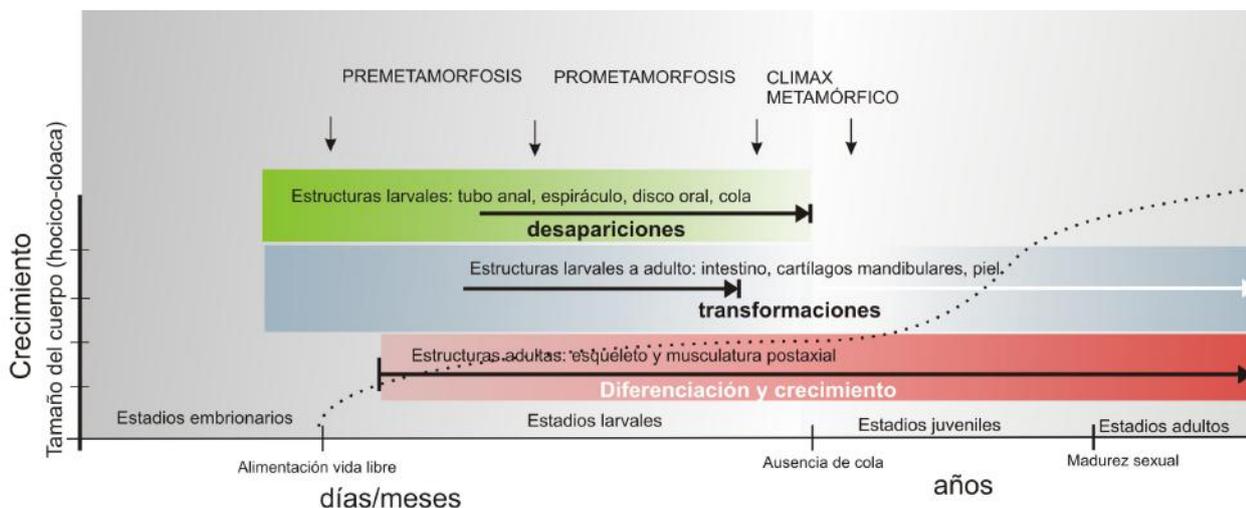
En un trabajo reciente (Bloom *et al.*, 2012) se describieron cambios de señales moleculares en estadios embrionarios avanzados de *Xenopus* y *Ceratophrys* que pueden generar la diferenciación de un intestino carnívoro, no omnívoro, fenotípicamente semejante al intestino de la larva de *Lepidobatrachus* spp., que incluye un exagerada asa gastroduodenal, un intestino anterior transversal (“estómago”), hígado dispuesto medialmente y reducido y páncreas dorsal; estos cambios son más pronunciados en *Ceratophrys* que en *Xenopus*. Los hallazgos de este estudio demostraron que en *Lepidobatrachus* no son cambios en la información genética sino alteraciones en la expresión génica que se ordena de una manera diferente a la mayoría de los anuros. Este orden diferente en *Lepidobatrachus* tiene consecuencias en una variación novedosa que se integra a otra variación de manera distintiva y resulta en una larva que es morfológica, fisiológica y ecológicamente distinta a las larvas de otros anuros (Roelants *et al.*, 2011; Quinzio y Fabrezi, en preparación).

En la mayoría de los anuros, el ciclo de vida incluye una fase larval y una adulta que se conectan por la metamorfosis. La metamorfosis es un corto período de tiempo en el que numerosos cambios ocurren para transformar un plan corporal en otro; esto implica pérdida de estructuras larvales y remodelación de otras, mientras que otras estructuras mantienen su continuidad entre el plan de la larva y el del adulto (Fig. 10). Se han descrito muchos de estos cambios asociados a la acción de hormonas, principalmente la T3, donde cada tejido responde de manera independiente, selectiva y con distintos grados de sensibilidad pero en general casi simultáneamente durante la metamorfosis (Yoshizato, 1992; Tamakoshi, *et al.*, 1998; Schreiber, *et al.*, 2001; Buchholtz y Hayes, 2005). Etkin (1936) definió las etapas de desarrollo larval sobre la base de las características de las glándulas tiroideas: premetamorfosis (proliferación de células foliculares y organización de los folículos); prometamorfosis (crecimiento glandular, acumulación de coloide intrafolicular) y clímax metamórfico (liberación de hormona, folículos sin coloide) donde el clímax coincide con los cambios y pérdidas estructurales más intensos. La caracterización de Etkin (1936) se ajusta a la mayoría de los anuros, incluidos aquellos que tienen desarrollo directo (Jennings y Hanken, 1998) y parecería determinar condicionamientos temporales y espaciales

a las transformaciones (piel, cartílagos viscerales, músculos asociados, tubo digestivo, etc.) y al origen de estructuras nuevas (lengua y su musculatura, osificaciones craneales, etc.). Buchholtz y Hayes (2005) plantearon que existen múltiples efectos de las hormonas en los organismos y que pueden ocurrir cambios evolutivos en la acción fisiológica de las mismas (como es el caso de las hormonas tiroideas) que ocasionan heterocronías durante el desarrollo (por ejemplo sobre la velocidad de desarrollo larval). Estos aspectos son sugestivos y parecerían indicar que cambios en la fisiología de las hormonas, en particular la T3, podrían estar involucrados en las particularidades de desarrollo de los escuerzos (Cruz y Fabrezi en preparación) en los que existe una marcada desviación en la velocidad e intensidad del crecimiento y desarrollo larval (Quinzio, *et al.*, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011). El hecho de que en los tres géneros estas desviaciones (velocidad e intensidad del crecimiento y desarrollo larval) se expresen de manera menos (*Chacophrys*) o más (*Lepidobatrachus*) pronunciada y que varias especies de los tres géneros vivan en simpatria (el gran Chaco) resaltan la importancia de estudiar de manera comparada e integrada las ontogenias y sus interacciones con el medio donde habitan.

A partir de todo lo que se ha descrito e interpretado, se pone de manifiesto que la cantidad de información que puede aportar el estudio de las ontogenias no ha mostrado su completo potencial ya que todavía es necesario plantear líneas de investigación que enfoquen su flexibilidad, en los distintos niveles de organización y sobre la base de que la variación en la expresión de los genes y el comportamiento de hormonas no siempre responden al patrón descrito a partir de los taxa modelo (Bloom *et al.*, 2012). Es difícil negar que las especies de *Lepidobatrachus* representan excelentes organismos para aprender y discutir conceptos de Biología Evolutiva, en particular de la Evo-Devo, bajo diferentes disciplinas de trabajo (morfolología, genética del desarrollo, ecología, fisiología) y es probable que no sean los únicos.

Los organismos evolucionan y en general, esto se evidencia en: una secuencia genética distinta en la que se asume que ha actuado la selección natural; en la diversificación de un linaje que se reconstruye en una filogenia; o en la adquisición o incremento de una capacidad que mejora la relación del organismo con su entorno. Estas manifestaciones de la evolución, que pueden ser analizadas por separado, no son únicas ni excluyentes. En los escuerzos, gran



**Figura 10.** Patrón generalizado del crecimiento y desarrollo durante el ciclo de vida de los anuros que se inicia con la fertilización. Durante el desarrollo embrionario se produce la diferenciación de órganos y sistemas que definen una larva de vida libre. Esta larva crece mientras los órganos y sistemas propios del plan corporal de los estadios adultos se diferencian y desarrollan de manera independiente y sin interferir con órganos y sistemas de la larva; hecho que pone de manifiesto la organización modular del organismo. Una vez que la larva ha alcanzado un tamaño y grado de desarrollo dado, se inicia un proceso muy rápido en el que desaparecen estructuras y órganos larvales y simultáneamente, otros órganos y estructuras larvales sufren una profunda transformación. Al finalizar este proceso radical, el organismo adquiere un nuevo plan corporal diferente morfológica, fisiológica y ecológicamente al de sus estados larvales, que podrá continuar creciendo y en el que algunos procesos de desarrollo pueden continuar (desarrollo gonadal, desarrollo del sistema timpánico, etc.). Etkin (1936), sobre la base de la histología de las tiroides, caracterizó los períodos de premetamorfosis, prometamorfosis y clímax metamórfico que finalizaría con la diferenciación del tímpano en *Rana temporaria*. Este modelo, aunque estudiado en pocas especies parece adecuarse a numerosos estudios sobre la fisiología de la glándula tiroides en organismos modelo en los que todos los eventos relacionados con transformaciones y pérdidas de estructuras y órganos larvales se producen de manera secuencial y ordenada durante el clímax metamórfico. Sin embargo, sería posible predecir que en anuros donde el clímax metamórfico escapa a las generalidades, la fisiología de las glándulas tiroides no responda a este patrón.

parte de la morfología derivada es el resultado de la modificación espacial y temporal de patrones de desarrollo que en *Lepidobatrachus* se expresan de manera muy acentuada ya que los rasgos estructurales típicos de los anuros adultos ocurren en estadios larvales iniciales. Además, la variación en los procesos de desarrollo provoca una distinción fenotípica que implica también el origen de novedades morfológicas. Todo esto demuestra que podemos hablar de evolución sin recurrir a la selección natural, la adaptación y la especiación.

### Agradecimientos

Varios cursos dictados con Fernando Lobo y Virginia Abdala dispararon discusiones sobre el alcance de conceptos y definiciones que se analizaron en este trabajo. El borrador de este manuscrito fue enriquecido y mejorado por las sugerencias y observaciones de David Buckley y un revisor anónimo. Todas las investigaciones que venimos desarrollando tienen financiamiento de CONICET a través del PIP 239 y del FONCyT a través de los PICT Bicentenario 616

y PICT 638.

### Literatura citada

- Arthur, W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge University Press.
- Bloom, S.; Ledon-Rettig, C.; Infante, C.; Everly, A. & Hanken, J. 2013. Developmental origins of a novel gut morphology in frogs. *Evolution & Development* 15: 213-223.
- Brigandt, I. & Love, A. 2012. Conceptualizing evolutionary novelty: moving beyond definitional debates. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 318B: 1-11.
- Buchholz, D.R. & Hayes, T.B. 2005. Variation in thyroid hormone and tissue content underlies species differences in the timing of metamorphosis in desert frogs. *Evolution & Development* 7: 458-467.
- Campos, L.A.; Da Silva, H.R. & Sebben, A. 2010. Morphology and development of additional bony elements in the genus *Brachycephalus* (Anura: Brachycephalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 752-767.
- Cei, J.M. 1981. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano, Monographia* 2: 1-609.
- Clarke, B.T. 1996. Small size in amphibians-its ecological and evolutionary implications: 201-224. En: Miller P.J. (ed.), *Miniature vertebrates: The implications of the small body size*. Symposia of the Zoological Society of London 69. Oxford Science Publications

- Cooper, L.N.; Berta A.; Dawson, S.D. & Reidenberg, J.S. 2007. Evolution of hyperphalangy and digit reduction in the cetacean manus. *Anatomical Record* 290: 654-672.
- De Beer, G.R. 1940. Embryos and ancestors. Oxford at the Clarendon Press.
- DeMar, R.E. 1966. The phylogenetic and functional implications of the armor of the Dissorophidae. *Fieldiana: Geology* 16: 55-88.
- Etkin, W. 1936. The phenomena of anuran metamorphosis. III. The development of the thyroid gland. *Journal of Morphology* 59: 68-89.
- Fabrezi, M. 2001: Variación morfológica de la dentición en anuros. *Cuadernos de Herpetología* 15: 17-28.
- Fabrezi, M. 2006. Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44: 153-166.
- Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. *Evolutionary Biology* 38: 390-411.
- Fabrezi, M. 2012. Heterocronía y variación morfológica en anuros. *Cuadernos de Herpetología* 26: 29-47.
- Fabrezi, M. & Emerson, S.B. 2003. Parallelism and convergence in anuran fangs. *Journal of Zoology* 260: 41-51.
- Fabrezi, M. & Lobo, F.J. 2009. Hyoid skeleton, related muscles, and morphological novelties in the frog *Lepidobatrachus* (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 292: 1700-1712.
- Fabrezi, M. & Quinzio, S.I. 2008. Morphological evolution in Ceratophryinae frogs (Anura, Neobatrachia): the effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 752-780.
- Frost, D.R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R.H.; Haas, A.; Haddad, C.F.B.; de Sá, R.O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S.C.; Raxworthy, C.J.; Campbell, J.A.; Blotto, B.L.; Moler, P.; Drewes, R.C.; Nussbaum, R.A.; Lynch, J.D.; Green D.M. & Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- Gass, G.L. & Bolker, J.A. 2003. Modularity: 260-267. *En: Hall, B.K & Olson, W.M. (eds.). Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology.* Harvard University Press, Cambridge.
- Gosner, K.L. 1960. Asimplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Gould, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Grande, L. & Rieppel, O. 1994. Interpreting the hierarchy of nature. From Systematic patterns to evolutionary process theory. Academic Press.
- Grant, T.; Frost, D.R.; Cladwell, J.P.; Gagliardo, R.; Haddad, C.F.B.; Kok, P.J.R.; Means, D.B.; Noonan, B.P.; Schargel, W.E. & Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of American Museum of Natural History* 299: 1-262.
- Haas, A. 2001. Mandibular arch musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *Journal of Morphology* 247: 1-33.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19: 23-89.
- Hall, B.K. & Kerney, R. 2012. Levels of biological organization and the origin of novelty. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 318B: 248-437.
- Hallgrímsson, B.; Jamniczky, H.A.; Young, N.M.; Rolian, C.; Schmidt-Ott, U. & Marcucio, R.S. 2012. The generation of variation and developmental basis for evolutionary novelty. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 318B: 501-517.
- Hanken, J. 1992. Life history and morphological evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 5: 549-557.
- Jennings, D.H. & Hanken, J. 1998. Mechanistic basis of life history evolution in anuran amphibians: thyroid gland development in the direct-developing frog, *Eleutherodactylus coqui*. *General and Comparative Endocrinology* 111: 225-232.
- Laurent, R.F. 1986. Sous classe lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique: 594-798. *En: Grassé, P.-P. & Delsol, M. (eds), Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome XIV, Batraciens, Fasc. 1B.* Masson, Paris.
- Limeses, C.E. 1964. La musculatura del muslo en los ceratofrínidos y formas afines. *Contribuciones Científicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, Serie Zoología*, 1: 191-245.
- Lynch, J. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *University of Kansas Museum Natural History, Miscelaneous Publication* 53: 1-238.
- Lynch, J. 1973. The transition from archaic to advanced frogs: 133-182. *En: Vial, J.L. (ed.), Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems.* University of Missouri Press, Columbia.
- Maderson, P.F.A. & Alibardi, L. 2000. The development of the sauropsid integument: A contribution to the problem of the origin and evolution of feathers. *American Zoologist* 40: 513-529.
- Maxson, L. & Ruibal, R.R. 1988. Relationships of frogs in the leptodactylid subfamily Ceratophryinae. *Journal of Herpetology* 22: 228-231.
- Müller, G.B. & Wagner, G.P. 1991. Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 229-256.
- Müller, G.B. & Wagner, G.P. 2003. Innovation: 218-227. *En: Hall, B.K & Olson, W.M. (eds.). Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology.* Harvard University Press, Cambridge.
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Quinzio, S.I. & Fabrezi, M. 2012. Ontogenetic and structural variation of mineralizations and ossifications in the integument within ceratophryid frogs (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 295: 2089-2103.
- Quinzio, S.I.; Fabrezi, M. & Faivovich, J. 2006. Redescription of the tadpole of *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 1: 202-209.
- Quinzio, S.I. & Fabrezi, M. 2012. Ontogenetic and structural variation of mineralizations and ossifications in the integument within ceratophryid frogs (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 295: 2089-2103.
- Reig, O.A. & Limeses, C.E. 1963. Un nuevo género de anuros ceratofrínidos del distrito chaqueño. *Physis* 24: 113.128.

- Rieppel, O. 1996. Miniaturization in tetrapods: consequences for skull morphology: 47-61. *En:* Miller P. J. (ed.), *Miniature vertebrates: The implications of the small body size. Symposia of the Zoological Society of London 69.* Oxford Science Publications
- Roelants, K.; Haas, A. & Bossuyt, F. 2011. Anuran radiations and the evolution of tadpole morphospace. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 108: 8731-8736.
- Ruibal, R. & Thomas, E. 1988. The obligate carnivorous larvae of the frog *Lepidobatrachus laevis* (Leptodactylidae). *Copeia* 1988: 591-604.
- Schreiber, A.M.; Das, B.; Huang, H.; Marsh-Armstrong, N. & Brown, D. D. 2001. Diverse developmental programs of *Xenopus laevis* metamorphosis are inhibited by a dominant negative thyroid hormone receptor. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 98: 10739-10744.
- Shubin, N.; Tabin, C. & Carroll, S. 2009. Deep homology and the origin of evolutionary biology. *Nature* 457: 818-823.
- Smirnov, S.V. 1994. Postmaturation skull development in *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae): late-appearing bones and their bearing on the pipid ancestral morphology. *Russian Journal of Herpetology* 1: 21-29.
- Smirnov, S.V. & Vasil'eva, A. B. 1995. Anuran dentition: development and evolution. *Russian Journal of Herpetology* 2: 120-128.
- Stiassny, M.L.J. 2003. Atavism. 10-14. *En:* Hall, B.K & Olson, W. M. (eds.). *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology.* Harvard University Press, Cambridge.
- Tamakoshi, T.; Oofusa, K. & Yoshizato, K. 1998. Visualization of the initiation and sequential expansion of the metamorphic conversion of anuran larval skin into the precursor of adult type. *Development Growth and Differentiation* 40: 105-112.
- Toledo, R.C. & Jared, C. 1993. The calcified dermal layer in anurans. *Comparative Biochemistry and Physiology* 104A: 443-448.
- Trueb, L. 1973. Bones, frogs, and evolution: 65-132. *En:* Vial, J.L. (ed.) *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems.* University of Missouri Press, Columbia.
- Trueb, L. & Alberch, P. 1985. Miniaturization and the anuran skull: A case study of heterochrony: 113-121. *En:* Duncker, H.-R. & Fleisher, G. (eds.), *Vertebrate Morphology.* Gustav Fischer Verlag, New York.
- Wagner, G.P. & Larsson, C.E. 2007. Fins and limbs in the study of evolutionary novelties: 49-61. *En:* Hall, B.K. (ed.) *Fins into limbs: Evolution, Development, and Transformations.* The University of Chicago Press, Chicago.
- Wiens, J.J. 2011. Re-evolution of lost mandibular teeth in frogs after more than 200 million years, and re-evaluating Dollo's law. *Evolution* 65: 1283-1296.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56: 2628-2641.
- Yoshizato, K. 1992. Death and transformation of larval cells during the metamorphosis of Anura. *Development Growth and Differentiation* 34: 607-612.

## Reproduction in captivity of the Central American bushmaster (*Lachesis stenophrys*, Serpentes: Viperidae), in Costa Rica

Greivin Corrales<sup>1</sup>, Robert Meidinger<sup>1</sup>, Santos Rodríguez<sup>2</sup>, Danilo Chacón<sup>2</sup>, Aarón Gómez<sup>2</sup>

<sup>1</sup> The World of Snakes. Exhibition, Breeding and Research Center. Grecia, Alajuela, Costa Rica.

<sup>2</sup> Instituto Clodomiro Picado, Sección Serpentario, Facultad de Microbiología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

In Costa Rica *Lachesis stenophrys* is the longest venomous snake reaching approximately a total length of 2.5 m. Its distribution is along the Caribbean versant of Nicaragua to western and central Panama (Campbell and Lamar, 2004), and in Costa Rica is found in tropical and subtropical rainforest on the Caribbean versant. It is an uncommon species even though in certain protected areas remains relatively common (Solórzano and Cerdas, 1986; Zamudio and Greene, 1997). The species of this genus are the only ones in the New World that lay eggs instead of giving birth to newborns with the possible exception of *Bothrocophias colombianus* (Savage, 2002; Campbell and Lamar, 2004; Solórzano, 2004).

The eggs are deposited in natural subterranean cavities and the burrows of other animals, with reported clutches of up to 18 eggs hatching in 75 – 90 days (Solórzano, 2004), although Chacón and Valverde (2004), report an incubation period of 105 – 108 days in captivity.

The reproductive cycle is seasonal, mating occurs in February and March, the eggs are deposited from June to August, and birthing takes place from August to October but sometimes in November (Chacón and Valverde, 2004). In captivity, females reach sexual maturity at approximately 1.6 m in total length and at about five years of age (Solórzano, 2004). Furthermore, there have been many fruitful efforts to maintain and breed *Lachesis stenophrys* in captivity (Boyer *et al.*, 1989; Ripa, 1994; de Souza, 2007).

Thus, we report a successful breeding of *Lachesis stenophrys* in captivity (*ex-situ*) in Costa Rica, with the main objective of provide venom for scientific purposes as well as study of biological behavior in conditions of captivity.

The terrariums in which the *Lachesis stenophrys* were housed have the following dimensions: 1.2 m (wide) x 2.4 m (long) x 0.9 m (tall); they have

a shelter that provides refuge to the snake, *ad libitum* water supply, and a log and rocks to facilitate the shedding of skin, and some large dry leaves. Different layers compose the substrate; the first layer is made of small stones and rocks, which work as filter and keep humidity inside the terrarium; then a thin layer of river sand or substrate, and at last a layer of large dry leaves. This substrate composition prevents the animals to be directly exposed to constant humidity, which could lead to severe ventral infections.

Additionally, two methods were used in order to provide a gradient temperature: a 75 W light bulb turned on during three hours per day in the morning, which is located at a corner of the terrarium; and a hot plate, which is turned on 24 hours per day, located at the opposite corner in the terrarium. These conditions provide an overall range of temperature of 21 - 33 °C. The relative humidity varies from 54% to 96% and depends on availability of water inside the terrarium and frequency of misting, as well as the environmental fluctuations and rain precipitation intervals.

The feeding process is voluntary by the snakes, there were no handling or forced-feeding techniques applied, which translates in low stress to the animals. An important feature seen in the wild is that this species tend to feed on small prey (Savage, 2002; Solórzano, 2004), which makes them a selective predator. In fact, smaller prey helps to avoid obesity and keep snakes in an active state whilst larger prey increase the lapse time of digestion and the snakes become less active. Furthermore, the feeding is performed with dead prey not frozen; and adult animals are fed every two weeks (15 days period time), with 90 g rats approximately. The snakes were fed once per week post mating season as well as after breeding in order to gain weight after breeding.

The animals selected for this study showed a range of total length for males of 183 – 193 cm, and

a weight range of 3400 to 4400 g. Regarding females, a range of total length of 181 – 196 cm and a weight range of 3300 to 3700 g were recorded. The deworming was conducted once a year with Farnenzol®, which include pirantel, fenbendazol and prazyquantel. In addition, the snakes were submitted to venom extraction processes five times per year.

We used five snakes for the entire reproduction process, one wild-caught male, one captive-born male (12 years old) and three captive-born females (12 years old). At the beginning of December until February, we put the wild-caught male together with each captive-born female, which is more efficient due to the quick response by the male who would aggressively begin to court the female. This behavior consists primarily of rough movements, the male rubbing his dorsal scales against the female's scales. This kind of behavior triggers a faster response by the female, stimulating it for mating.

Later, a pregnant snake became very active, looking for spots around the terrarium to lay eggs and searching for hot spots to thermoregulate (Figure 1A). Once the eggs were laid, they were transferred to a glass enclosure with the following dimensions: 60 cm (wide) x 45 cm (long) x 45 cm (tall). This enclosure presents features such as small plate with water; a solid base at the center of the enclosure which elevates the tray covered by a thin foam where the eggs are placed. A lid with 45° inclination angle to facilitate the water dropping at one ending of the lid and an air opening located at one side of the enclosure.

A water heater, which is placed inside the enclosure and an environmental heater provide the

warm in order to maintain constant humidity inside the enclosure, thus showing a range of temperature of 26 °C to 30 °C, whilst the range of relative humidity was 71% to 88%.

The mating season took place during December to February, laying eggs occurred during June, July and August; and hatching took place during September and October. An average of  $9 \pm 2$  eggs laid (7 -13 eggs range), the average weight was  $82 \pm 0.2$  g and a total length average was  $7 \pm 0.5$  cm; whilst the newborn weighted  $63.57 \pm 9$  g (45 – 70 g range), with a total length of  $44.79 \pm 3.8$  cm (38 – 48 cm range) (Figure 1B). We recorded ovopositions of two females in the same year (2012), then ovopositions of three females next year (2013).

It is important to mention that the courtship of males can be very aggressive, in which the male dominates the female with rough movements, touching its scales against those of the female, surrounding the female's vent with its prehensile tail, moving its tail up and down, and rubbing all its body on the female.

De Souza (2007), showed that *L. muta rhombata* displayed sexual activity after storms or strong raining and furthermore Boyer *et al.* (1989), showed that a drop in temperature and an increase in humidity triggers hormonal response in bushmaster females. In agreement, we observed that the sexual activity starts at the end of December in Costa Rica, when the temperature falls, and continues until March. An interesting point is that the animals (both sexes) fasted during the season of mating and breeding, which we found to be a good indicator of the sexual activity of the snakes. In contrast, Ripa (1994) found no sexual activity in *Lachesis stenophrys* fe-



**Figure 1.** (A) Female of *Lachesis stenophrys* coiled and displaying a protective posture with the eggs laid. (B) Newborn of *L. stenophrys* placed in the terrarium after weight and length measures were taken.

males despite the temperature/humidity changes. Instead, he found that the use of chemical secretion left by *L. melanocephala* pairs would trigger a sexual response. On the other hand, Solórzano (2004) showed that the mating season of *L. stenophrys* takes place during February and March and the females display a biannual reproductive cycle. Nevertheless, we had two consecutive breeding seasons by two different bushmaster females. Additionally, we found that isolation of females until shed their skins in mating season, and a later re-introduction of the male without removing the skin function as a sexual stimulus.

In conclusion, the timing of the breeding season, as well as when the eggs were laid and the newborns hatched are in concordance with those reported in literature (Ripa, 1994; Chacón and Valverde, 2004; Solórzano, 2004; de Souza, 2007). Finally, snakes born and maintained in captivity it is a major advantage in venom supply to research institutes, which will translate into knowledge in addition to the improvement in the manufacture of antivenoms.

### Acknowledgements

The authors thank to Quetzal Dwyer for his contri-

bution and comments to the manuscript

### Literature cited

- Boyer, D.M.; Mitchell, L.A. & Murphy, J. B. 1898. Reproduction and husbandry of the Bushmaster *Lachesis m. muta* at the Dallas Zoo. *International Zoo Yearbook* 28: 190-194.
- Campbell, J.A. & Lamar, W.W. 2004. The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Cornell University Press, Ithaca, London.
- Chacón, D. & Valverde, R. 2004. *Lachesis stenophrys* (bushmaster) reproduction. *Herpetological Review* 35: 68.
- De Souza, R.C.G. 2007. Reproduction of the Atlantic Bushmaster (*Lachesis muta rhombeata*) for the first time in Captivity. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 42: 41-43.
- Ripa, D. 1994. The reproduction of the Central American bushmaster (*Lachesis muta stenophrys*) and the blackheaded bushmasters (*Lachesis muta melanocephala*) for the first time in captivity. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 29: 165-183.
- Savage, J.M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. A Herpetofauna between two Continents, and two seas. The University of Chicago Press, Chicago.
- Solórzano, A. 2004. Serpientes de Costa Rica: Distribución, taxonomía e historia natural. Instituto Nacional de Biodiversidad, Editorial INBio. San José, Costa Rica.
- Solórzano, A. & Cerdas, L. 1986. A new subspecies of the Bushmaster, *Lachesis muta*, from Southern Costa Rica. *Journal of Herpetology* 20: 463-466.
- Zamudio, K.R. & Greene, H.W. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for Neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 421-442.

Recibida: 17 Abril 2013

Revisada: 18 Junio 2013

Aceptada: 15 Octubre 2013

Editor Asociado: A. Giraud



## Primer reporte de infestación de la serpiente reinita *Erythrolamprus melanotus* (Shaw, 1802) (Serpentes: Dipsadidae) por el ácaro *Amblyomma dissimile* Koch, 1844 (Acarina: Ixodidae) en Venezuela

Ricardo Guerrero<sup>1</sup>, Alexis Rodríguez-Acosta<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas Venezuela.

<sup>2</sup> Laboratorio de Inmunoquímica y Ultraestructura, Instituto Anatómico, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

Se conocen muy pocos datos acerca de la actividad patogénica que ejerce la garrapata *Amblyomma dissimile* en sus huéspedes. Los casos demostrados de ácaros parasitando reptiles y anfibios no son frecuentes, aunque *Amblyomma dissimile* y *Amblyomma rotundatum* (Acarina: Ixodidae) han sido señaladas como ectoparásitos de éstos, especialmente de *Crotalus* sp. (*Amblyomma dissimile*) (Rodríguez-Acosta *et al.*, 1996), Boas (Lampo *et al.*, 1998) y anuros del género *Rhinella* (Smith *et al.*, 2008; Guglielmo y Nava, 2010). Otras especies, tales como *Amblyomma nuttalli* y *Aponomma exornatum*, han sido reportadas como vectoras de hemogregarinas, los parásitos más comunes que afectan a los reptiles (Elbl *et al.*, 1966). Estas parasitemias descritas como de larga duración, no son patógenas para los reptiles (Telford, 1984). Sin embargo, infestaciones intensas con otras garrapatas en las fosas nasales de algunas serpientes, pueden causar asfixia y mortalidad (Norval, 1985). Young (1965) removió 56 garrapatas en un ejemplar de monitor del Nilo (*Varanus niloticus*), el cual presentaba una disnea severa.

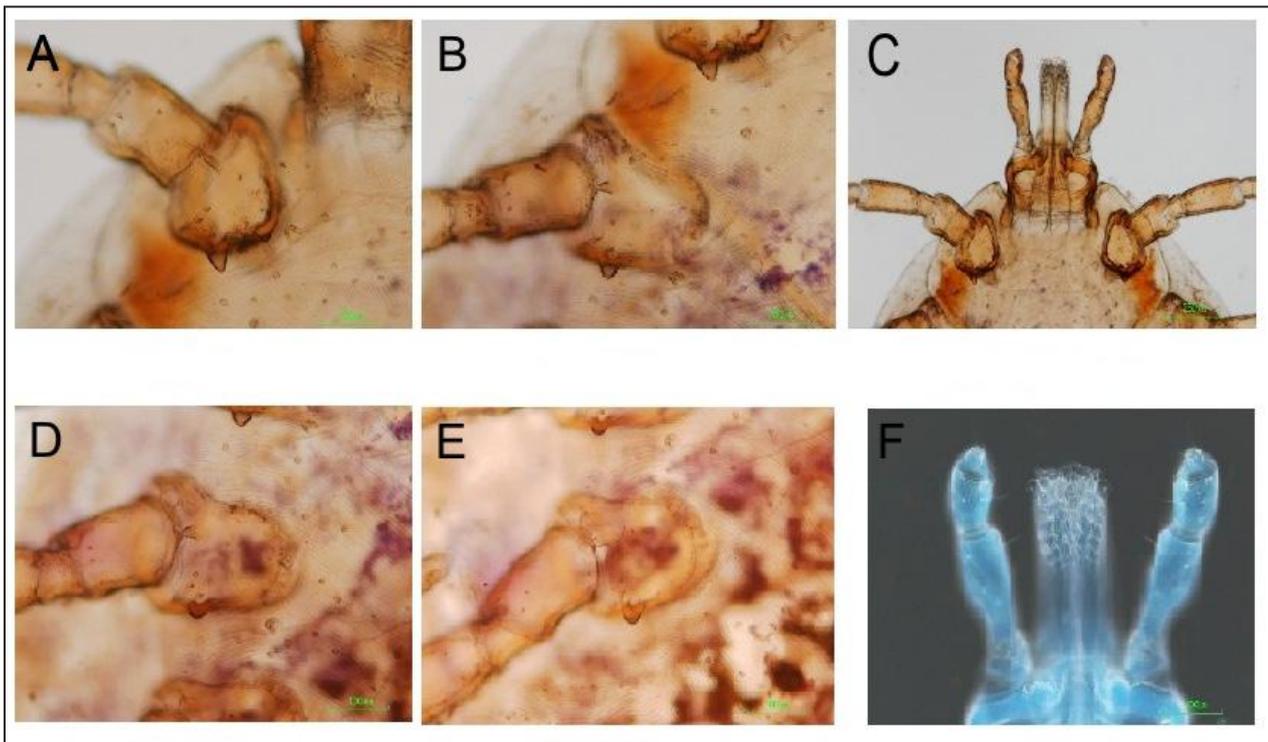
La infestación por larvas y ninfas de *Amblyomma* spp. ha sido reportada en algunas especies de reptiles (Freitas *et al.*, 2004; Dantas-Torres *et al.*, 2008), pero la dificultad involucrada en la identificación de las etapas inmaduras de varias especies de *Amblyomma* ha impedido una determinación más precisa.

En esta nota se realiza el primer reporte del hallazgo de la garrapata *Amblyomma dissimile* parasitando a la serpiente Dipsadidae reinita amarilla *Erythrolamprus melanotus*. Dos ejemplares de esta serpiente fueron capturados en Caricuao, municipio Libertador, ubicado al noroeste del Distrito Capital

(Venezuela) a 1200 m s.n.m., con temperaturas medias anuales de 24 °C, y precipitación mediana anual de 1800 mm, en un área de Selva Mesotérmica (nublada) batida por los vientos alisios cargados de humedad, que sostienen una vegetación boscosa sub-tropical permanente durante todo el año.

Dos ejemplares de *Erythrolamprus melanotus* parasitados alcanzaron los 26 cm y 41 cm de longitud total, respectivamente. Ambos presentaban la coloración característica amarilla brillante con tres líneas longitudinales dorsales negras: una vertebral y una lateral a cada lado. La cabeza gris verdosa oscura, con una raya pre-post-ocular muy oscura, casi negra y el vientre de color amarillento. Las escamas supra-labiales y la parte inferior de la cabeza presentaban la misma coloración amarilla. Esta especie es de amplia distribución para el extremo norte de Sud América y ha sido registrada en Venezuela, Trinidad, Tobago, Granada, Antillas Menores y Colombia (Lancini, 1979; Dixon y Michaud, 1992).

Se aislaron seis ninfas (tres de cada ejemplar). Para su extracción, fueron cubiertas con parafina sólida y extirpadas con pinzas de los espacios interescasas dorsales. Los ectoparásitos fueron conservados en alcohol al 70 y 100 %, hasta su determinación. Las ninfas de *A. dissimile* se procesaron con KOH al 10% y Lactofenol. Todos los especímenes fueron observados con lupa binocular WILD™ 5 X. Los ejemplares examinados (Fig. 1) se encuentran depositados en el Museo de Biología de la Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela en la Colección de Ectoparásitos (lote 2012 MBFCUCV). La determinación taxonómica se llevó a cabo utilizando las claves para especies de *Amblyomma* (Guerrero, 1996; Keirans y Durden, 1998).



**Figura 1.** Ninfas de *Amblyomma dissimile*: A) Coxa I; B) Coxa II; C) Extremo anterior; D) Coxa III; E) Coxa IV; F) Gnathosoma

Según Kolonin (2009) un total de ocho especies del género *Amblyomma* han sido señaladas parasitando a serpientes en la región Neotropical, estas son *A. dissimile* Koch, 1844, *A. fulvum* Neumann, 1899, *A. fuscum* Neumann, 1907, *A. goeldii* Neumann, 1899, *A. quadricavum* (Schulze, 1941), *A. rotundatum* Koch, 1844, *A. sabanarae* Stoll, 1894 y *A. scutatum* Neumann, 1899. *Amblyomma dissimile* se distribuye desde el sur de Estados Unidos de Norteamérica hasta Argentina (Adis, 1981; Guglielmone *et al.*, 2003). En Venezuela, ha sido citado para los estados de Aragua, Carabobo, Falcón, Guárico, Miranda, Monagas, Nueva Esparta, Sucre, Trujillo, Yaracuy y Zulia (Rodríguez-Acosta *et al.*, 1996). Aragão y Fonseca (1953), reconocieron la validez de algunas especies de *Amblyomma* y subrayaron que *A. diminutivum* Neumann, 1899 aislada de serpientes de Brasil y Colombia era sinónimo de *A. dissimile*. Algunos datos de la biología de esta especie fueron observados por Dunn (1918) y Bodkin (1918/1919) los que demostraron la presencia de partenogénesis en esta especie, aunque es probable que haya sido confundida con *A. rotundatum*. Rodríguez-Acosta *et al.* (1996) reportaron esta especie de garrapata (*A. dissimile*) en la serpiente *Crotalus vegrandis* de los estados Monagas y Anzoátegui.

Aunque *A. dissimile* se ha registrado mayormente en ectotermos, algunos autores la han repor-

tado en mamíferos como *Hydrochoerus hydrochaeris* (Rodentia) y *Bos taurus* (Bovidae) de la Guayana Francesa (Floch y Fauran, 1959). En Venezuela, Jones *et al.* (1972) la describen en *Proechimys semispinosus* (Rodentia). Asimismo, ha sido registrada, en iguanas (*Iguana iguana*) por Kohls (1969) y Manzanilla y Aponte (1999).

En Venezuela, se reconocen actualmente ocho especies. En tres especies ectoparásitas de tortugas (*Testudo* spp.), *Amblyomma crassum* Robinson, 1926, *A. humerale* Koch, 1844 y *A. fulvum* Neumann, 1899, no se han descrito las ninfas; mientras que *Amblyomma fulvum* es bastante rara y los datos de ocurrencia y presencia en Venezuela no están confirmados. Esta última especie también ha sido observada en anacondas (*Eunectes murinus*). Finalmente, solo se han descrito algunos aspectos morfológicos de *A. dissimile* Koch, 1844 según la descripción de Keirans y Durden (1998).

Dado el escaso conocimiento y las controversias existentes sobre la correcta identificación de las especies de garrapatas del género *Amblyomma* en Venezuela, sería recomendable incrementar los estudios sobre la biología y distribución de estos ectoparásitos, dado que un gran número de especies han sido identificadas como vectores de numerosas enfermedades (Bridge y Simmons, 2003).

**Literatura citada**

- Adis, J. 1981. Observações eco-entomológicas da Amazonia: I. Um carrapato ectoparasito da *Boa constrictor*. *Acta Amazonica* 11: 407.
- Aragão, H.B.; & Fonseca, F. 1953. Notas de Ixodologia. V. A proposito da validade de algunas especies do genero *Amblyomma* do continente americano (Acari-Ixodidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 51: 485-492.
- Bodkin, G.E. 1918/1919. The biology of *Amblyomma dissimile* Koch. *Parasitology* 11: 10-17.
- Bridge, M.J.; & Simmons, L.A. 2003. Exotic ticks introduced into the United States on imported reptiles from 1962 to 2001 and their potential roles in international dissemination of diseases. *Veterinary Parasitology* 113: 289-320.
- Dantas-Torres, F.; Oliveira-Filho, E.F.; Soares F.A.M.; Souza, B.O.F.; Valença, R.B.P. & Sá, F.B. 2008. Ticks infesting amphibians and reptiles in Pernambuco, Northeastern Brazil. [Carrapatos infestando anfíbios e répteis em Pernambuco, Nordeste do Brasil]. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 17: 218-221.
- Dixon, J.R.; & Michaud, E.J. 1992. Shaw's black-backed snake (*Liophis melanotus*) (Serpentes: Colubridae) of Northern South America. *Journal of Herpetology* 26: 250-259.
- Dunn, L.H. 1918. Studies on the iguana tick, *Amblyomma dissimile*, in Panama. *Journal of Parasitology* 5: 1-10.
- Elbl, A.; & Anastos, G. 1966. Ixodid ticks (Acarina, Ixodidae) of Central Africa. General introduction, genus *Amblyomma* Koch, 1844. *Annales of the Museum Royal Afrique Centrale Science Zoology* 145: 1-275.
- Floch, H.; & Fauran P. 1959. Les Ixodidae du genere *Amblyomma* en Guyane et aux Antilles Francaises. *Acarologia* 1: 216-227.
- Freitas, L.H.T.; Faccini, J.L.H.; Daemon, E.; Prata, M.C.A.; & Barros-Battesti, D.M. 2004. Experimental infestation with the immatures of *Amblyomma dissimile* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae) on *Tropidurus torquatus* (Lacertilia: Iguanidae) and *Oryctolagus cuniculus*. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* 56: 126-129.
- Guerrero, R. 1996. Las garrapatas de Venezuela (Acarina: Ixodoidea). Listado de especies y claves para su identificación. *Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental* 6: 1-24.
- Guglielmone, A.A.; Estrada-Peña, A.; Keirans, J.E.; & Robbins, R.G. 2003. Ticks (Acari: Ixodida) of the Neotropical Zoogeographic Region. International Consortium on Ticks and Tick-borne Diseases, Atalanta, Houten, The Netherlands.
- Jones, E.K.; Clifford, C.M.; Keirans, J.E.; & Kohls, G.M. 1972. The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the western hemisphere. *Brigham Young University Science Bulletin* 17: 1-40.
- Keirans, J.E.; & Durden, L.A. 1998. Illustrated key to nymphs of the tick genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) found in the United States. *Journal of Medical Entomology* 35: 489-495.
- Kohls, G.M. 1969. A new species of *Amblyomma* from iguanas in the Caribbean (Acarina: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 6: 439-42.
- Kolonin, G.V. 2009. Fauna of Ixodid ticks of the World (Acari, Ixodidae). Disponible en: <<http://www.kolonin.org/1.html>> Último acceso 28 de junio de 2013.
- Lampo, M.; Rangel, Y.; & Mata, S. 1998. Population genetic structure of a three host tick, *Amblyomma dissimile*, in eastern Venezuela. *Journal of Parasitology* 84: 1137-1142.
- Lancini, A.R. 1979. Serpientes de Venezuela. Armitano Editor, Caracas, Venezuela.
- Manzanilla, J.; & Aponte, O. 1999. Biología de la garrapata *Amblyomma dissimile* (Acari:Ixodidae), ectoparasito de *Iguana iguana* (Reptiles: Iguanidae). *Acta Biologica Venezuelica* 19: 59-71.
- Norval, R.A.I. 1985. The ticks of Zimbabwe. XI. The genus *Aponomma*. *Zimbabwe Veterinary Journal* 16: 5-8.
- Rodríguez-Acosta, A.; Guerrero, R.; Fuentes, O.; & Reyes-Lugo, M. 1996. *Amblyomma dissimile* Koch 1884 (Acarina:Ixodoidea) on the Uracoan rattlesnake (*Crotalus vegrandis* Klauber 1941). *Acta Biologica Venezuelica* 16: 57-59.
- Telford, S.R. 1984. Haemoparasites of reptiles. *En: Hoff, G.L.; Frye, F.L.; & Jacobson, E.R. (eds.). Diseases of amphibians and reptiles. Plenum Press, New York.*
- Young, E. 1965. *Aponomma exornatum* (Koch) as a cause of mortality among monitors. *Journal of the South African Veterinary Medical Association* 36: 579-583.

Recibida: 12 Agosto 2013  
 Revisada: 18 Noviembre 2013  
 Aceptada: 17 Diciembre 2013  
 Editor Asociado: P. Peltzer

© 2013 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>



## Depredación de *Homonota darwinii* Laurent 1984 (Squamata: Phyllodactylidae) por *Bothriurus burmeisteri* Kraepelin, 1894 (Scorpiones: Bothriuridae) en la provincia del Chubut, Argentina

Cristian Hernán Fulvio Pérez, Ignacio Minoli

CENPAT-CONICET, Boulevard Almirante Guillermo Brown 2915, U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

Aunque los registros de artrópodos de hábitats terrestres depredando vertebrados son raros, existen muchos insectos, escorpiones y arañas que se alimentan de pequeñas lagartijas (Blondheim y Werner, 1989; Jehle *et al.*, 1996; Pérez *et al.*, 2010). A pesar de recientes registros sobre escorpiones alimentándose de lagartos (Pérez *et al.*, 2010), las publicaciones sobre observaciones directas de la depredación en condiciones naturales son relativamente escasas. En estudios más detallados, la dieta de escorpiones varió de anélidos a pequeños vertebrados y sus juveniles, incluyendo mamíferos y reptiles (Mc Cormick y Polis, 1990). Bauer (1990) realizó una revisión de la depredación de geckos (Gekkonidae) por arácnidos y ciempiés atribuyéndola a sus pequeños tamaños corporales y hábitos nocturnos. Como ejemplo, en el caso de saurios Gekkota, grandes escorpiones como *Centruroides exilicauda* se alimenta de *Phyllodactylus* sp. (gecko dedo punta de hoja), *Parabuthus villosus* depreda a *Palmatogecko rangei* (gecko palmado) y *Opisthophthalmus carinatus* a *Pachydactylus capensis* (gecko común del cabo) (McCormick y Polis, 1990).

En el curso de una investigación herpetológica llevado a cabo el 27 de octubre de 2012 en Cabo Raso, (44°19'27,86"S, 65°15'43,79"O, 13 m s.n.m.), departamento Florentino Ameghino, Provincia del Chubut, a las 13:00 hs., se observó una hembra adulta de escorpión (*Bothriurus burmeisteri*) bajo una roca alimentándose de un saurio adulto (Fig. 1). El escorpión se encontró con el lagarto en sus quelas (sujetado por la región pélvica). La especie fue identificada como *Homonota darwinii* con una longitud hocico-cloaca (LHC) de 39 mm. Los especímenes colectados fueron depositados en la Colección de Entomología "Francisco P. Moreno" con el número CNP-CE-1000 (*Bothriurus burmeisteri*) y en la Colección Herpetológica de Reptiles con el número



**Figura 1.** *Bothriurus burmeisteri* y el adulto de *Homonota darwinii* encontrados bajo una roca en Cabo Raso, Provincia del Chubut, Argentina. Foto I. Minoli.

LJAMM-CNP 8565 (*Homonota darwinii*) ambas pertenecientes al Centro Nacional Patagónico-CONICET, Puerto Madryn, Chubut.

Si bien no existen datos publicados sobre el comportamiento alimentario y la dieta de *Bothriurus burmeisteri*, en general los escorpiones son depredadores nocturnos con una estrategia de alimentación usando búsqueda activa o "síntese y espere". La disponibilidad y abundancia de presas, como escarabajos, polillas, grillos y arañas es estacional, ya que se incluyen en la dieta durante unos meses cada año. Otras presas son capturadas de manera uniforme durante todo el año, como por ejemplo otros ortópteros e inclusive escorpiones (McCormick y Polis, 1990). Estos cambios observados en la dieta son el resultado de la disponibilidad diferencial de este tipo de presas (McCormick y Polis, 1990). La interacción de depre-

dación entre escorpiones y lagartijas, es generalmente documentada con los escorpiones como presas (Azócar y Acosta 2011; Castilla y Harrel 2009). Por el contrario, algunas observaciones ocasionales de depredación documentadas en juveniles de *Podarcis hispanica atrata* por parte de escorpiones *Buthus occitanus* (Castilla 1995), en *Liolaemus huacahuasicus* por *Brachistosternus intermedius* (Pérez et al., 2010), y trabajos de revisión documentaron geckos como parte de la dieta de escorpiones (McCormick y Polis, 1982). Por lo tanto, si bien existen registros donde *Homonota* se encuentra asociado con escorpiones y otros arácnidos (Kun et al. 2010), este es el primer registro documentado sobre la depredación de *H. darwini* por un escorpión (*Bothriurus burmeisteri*) y proporciona información biológica adicional sobre este tipo de interacción trófica.

### Agradecimientos

A Germán Cheli y Fernando Martínez por la ayuda prestada en la identificación del escorpión.

### Literatura citada

Azócar, L.M. & Acosta, J.C. 2011. Feeding Habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte Biogeographic Province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology* 45: 283-286.

Castilla, A.M. 1995. Interactions between lizards (*Podarcis hispanica atrata*) and scorpions (*Buthus occitanus*) in the Columbretes islands. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears* 38: 47-50.

Castilla, A.M. & Herrel, A. 2009. The scorpion *Buthus occitanus* as a profitable prey for the endemic lizard *Podarcis atrata* in the volcanic Columbretes islands (Mediterranean, Spain). *Journal of Arid Environments* 73: 378-380.

Cei, J.M. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino. Monografie* 4: 1-527.

Bauer, A.M. 1990. Gekkonid lizards as prey of invertebrates and predators of vertebrates. *Herpetological Review* 21: 83-87.

Blondheim, S. & Werner, Y.L. 1989. Lizard predation by the widow spiders *Latrodectus pallidus* and *L. revivensis* (Theridiidae). *British Herpetological Society Bulletin* 30: 26-27.

Jehle, R., Franz, A., Kapfer, M., Schramm, H. & Tunner, H.G. 1996. Lizards as prey of arthropods: Praying *Mantis religiosa* (Linnaeus, 1758) feeds on juvenile sand lizard *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. *Herpetozoa* 9: 157-159.

Kun, M.E., Piantoni, C., Krenz, J.D. & Ibarzüengoytía, N.R. 2010. Dietary analysis of *Homonota darwini* (Squamata: Gekkonidae) in Northern Patagonia. *Current Zoology* 56: 406-410.

McCormick, S. & Polis, G.A. 1982. Arthropods that prey on vertebrates. *Biological Reviews* 57: 29-58.

McCormick, S. & Polis, G.A. 1990. Prey, predators, and parasites: 145-156. En: Polis, G. A. (ed.), *Biology of scorpions*. Stanford University Press, California.

Ojanguren-Affilastro, A.A. 2005. Estudio monográfico de los escorpiones de la República Argentina. *Revista Ibérica de Aracnología* 11: 75-241.

Pérez, C.H.F., Avila, L.J. & Camargo, A. 2010. Predation of *Liolaemus huacahuasicus* (Squamata: Iguania: Liolaemini) by *Brachistosternus intermedius* (Scorpiones: Bothriuridae) in cumbres Calchaquies, Tucumán Province, northwestern Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 24: 123-124.

Recibida: 25 Octubre 2013

Revisada: 04 Diciembre 2013

Aceptada: 07 Enero 2014

Editor Asociado: S. Quinteros

© 2014 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>

## Redescripción del canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis* Laurent, 1969 (Anura: Hemiphractidae) y primer registro para el Parque Nacional Campo de Los Alisos, Tucumán, Argentina

Mauricio S. Akmentins<sup>1</sup>, Yanina V. Bonduri<sup>2</sup>, Pablo Contreras<sup>3</sup>, Luis E. Francisconi<sup>4</sup>, Pedro J. Massabie<sup>4</sup>, Juan Santillán<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigaciones y Transferencia de Jujuy (CIT-JUJUY), CONICET-UNJu, Av. Bolivia 1711 (4600), Jujuy, Argentina - Instituto de Bio y Geociencias del NOA, Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2 (4400), Salta, Argentina.

<sup>2</sup> Profesional Asistente de Planta Permanente en el Programa SiPAP (Sistema Provincial de Áreas Protegidas), Secretaría de Ambiente, Ministerio de Ambiente y Producción Sustentable de la Provincia de Salta, Santiago del Estero 2245, Salta (4400), Argentina.

<sup>3</sup> Voluntario, PN Campo de los Alisos, Ruta Nacional N° 65 (sur) entre Av. Las Américas y calle Ernesto Padilla, Concepción (4641), Tucumán, Argentina.

<sup>4</sup> Aspirante a Guardaparque, Centro de Formación y Capacitación, APN. Bungalow 51, Unidad Turística de Embalse, Embalse de Río Tercero (5856), Córdoba, Argentina.

<sup>5</sup> Guardaparque de Apoyo, PN Campo de los Alisos, Ruta Nacional N° 65 (sur) entre Av. Las Américas y calle Ernesto Padilla, Concepción (4641), Tucumán, Argentina.

El estado de conservación de las tres especies de ranas marsupiales del género *Gastrotheca* Fitzinger, 1843 de Argentina ha sido motivo de preocupación en los últimos años. Estas ranas marsupiales presentan una distribución geográfica restringida a las selvas de Yungas del noroeste de Argentina y entre las principales amenazas para su conservación se destaca la pérdida de hábitat (Vaira, 2003; Lavilla y Heatwole, 2010). Un reciente trabajo basado en una serie de métodos probabilísticos y un análisis de tendencia que empleó la serie temporal de los registros de cada una de las especies sugiere que, aunque existe la posibilidad de que estas tres ranas marsupiales aun persistan en la naturaleza, han sufrido una declinación importante de sus poblaciones (Akmentins *et al.*, 2012). *Gastrotheca christiani* Laurent, 1967 y *Gastrotheca chrysosticta* Laurent, 1972, no han sido registradas en la naturaleza desde el año 1996 y el año 1993 respectivamente, mientras que *Gastrotheca gracilis* Laurent, 1969 fue recientemente redescubierta en el año 2011, después de 20 años sin registros (Akmentins *et al.*, 2012). Esto llevó a que en la nueva categorización del estado de conservación de los anfibios de Argentina, las tres especies fueran catalogadas como En Peligro de Extinción (Vaira *et al.*, 2012).

*Gastrotheca gracilis* es la especie con distribución más austral de la familia Hemiphractidae y es la

rana marsupial de Argentina con mayor número de registros geográficos históricos, desde su localidad tipo en "La Banderita" en el límite entre las provincias de Tucumán y Catamarca (Laurent, 1967), hacia el norte en las serranías del oeste y noreste de Tucumán (Laurent *et al.*, 1986). Las dos poblaciones redescubiertas se encuentran en la Reserva Provincial Los Sosa y en la localidad tipo (Akmentins *et al.*, 2012), pero en ambas localidades esta especie carece de protección efectiva (obs. pers.).

Las ranas marsupiales se caracterizan por sus hábitos de vida crípticos y generalmente no se encuentran cerca de los cuerpos de agua lénticos y lóticos como la gran mayoría de los anfibios de Yungas (Vaira, 2002). Las especies argentinas de ranas marsupiales han sido caracterizadas como de hábitos arborícolas y rupícolas, debido a que siempre se las registró asociadas a grietas en las rocas y oquedades en los árboles (Laurent *et al.*, 1986).

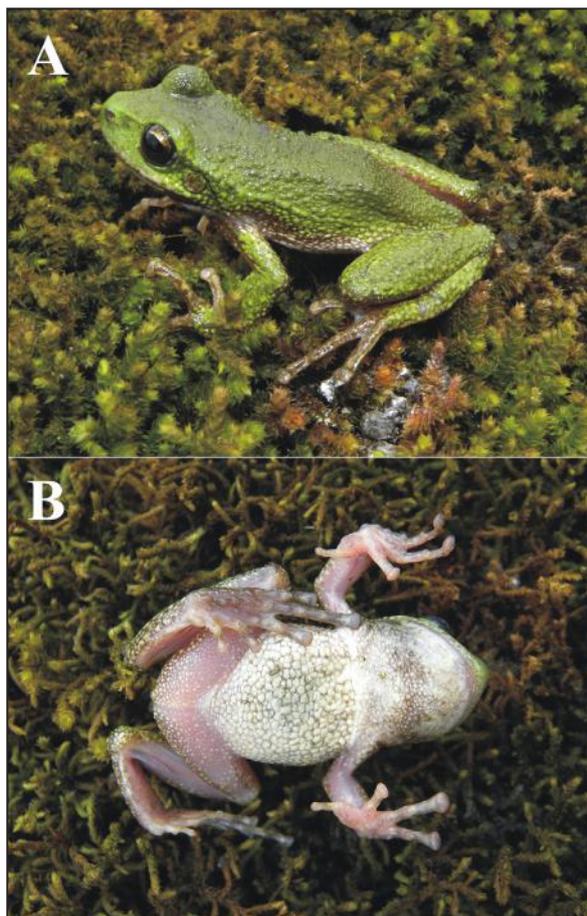
El contar con la descripción del canto de anuncio de especies de anfibios de interior de selva con hábitos de vida secretivos es de mucha utilidad, ya que es más probable registrar el canto de los machos que detectar individuos mediante otros métodos empleados frecuentemente en relevamientos de anfibios anuros como la búsqueda activa por encuentro visual (Crump y Scott, 1994). A su vez, el canto de anuncio permite registrar la presencia de una especie

mediante métodos pasivos de monitoreo como los registradores automatizados de cantos (Peterson y Dorcas, 1994). Para las especies argentinas del género *Gastrotheca*, solo se dispone de la descripción formal del repertorio vocal de *G. christiani* (Vaira *et al.*, 2011). En cambio, existe una descripción incompleta de las vocalizaciones de *G. gracilis* en Laurent (1976), en el que se presenta un espectrograma de las vocalizaciones y una descripción “onomatopéyica” del canto. El canto de anuncio de *G. chrysosticta* no ha sido formalmente descrito hasta la fecha.

El objetivo del presente trabajo es redescubrir el canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis* y reportar el registro de esta especie en jurisdicción del Parque Nacional Campo de los Alisos, provincia de Tucumán, Argentina.

Durante actividades de relevamiento en búsqueda de ranas marsupiales, el día 13 de octubre de 2013, se registraron varios machos de *Gastrotheca gracilis* vocalizando cerca del destacamento de “La Mesada” en el Parque Nacional Campo de Los Alisos (27°12'58.4" S; 65°55'35.5" O; 1675 m s.n.m.). El paisaje dominante en el sitio del registro es de un área abierta de pastizales, mantenida por la acción del ganado equino, con parches de Alisos (*Alnus acuminata*) y ejemplares añosos de Pino del Cerro (*Podocarpus parlatorei*). Se registró acústicamente y se identificó un ejemplar macho de la especie, el cual fue liberado después de ser fotografiado (Fig. 1). El individuo se encontraba vocalizando cerca del suelo, aperchado dentro de una enramada de “Zarzamora” (*Rubus sp.*). La grabación se realizó a las 22:54 hs con una temperatura del aire de 7,7° C, registrada con termómetro digital con termocuplas tipo K de Termopar k 0,8 mm<sup>2</sup> aislado en FV + FV retorcido TES 1312. Para el registro acústico se empleó un micrófono direccional Sennheiser ME66-K6 y un grabador digital Marantz PMD661, y los registros se realizaron con una frecuencia de muestreo de 96 kHz y 24 bits de resolución.

Posteriormente, a las 22:00 hs del día 01 de noviembre de 2013, ELF, PJM y JS registraron un coro de machos de *Gastrotheca gracilis* vocalizando en un roquedal cercano al refugio “La Cascada” del PN Campo de Los Alisos (27°10'36.6" S; 65°58'19.2" O; 2730 m s.n.m.). Los machos vocalizaban refugiados en las grietas de las rocas, pero se grabaron las vocalizaciones, lo que posibilitó su posterior identificación. El paisaje dominante en el lugar donde se registró esta población es de una zona de transición entre pastizal de altura y bosque montano de Yun-



**Figura 1.** Ejemplar macho de *Gastrotheca gracilis* registrado y grabado en el Parque Nacional Campo de los Alisos, Tucumán, Argentina. A: vista lateral, B: vista ventral.

gas, con zonas abiertas de pastizal con ejemplares aislados de Alisos y Queñoas (*Polylepis australis*). El sitio de este registro se encuentra a unos 6 km al noroeste y unos 1000 metros más elevado que el anterior registro en “La Mesada”.

Se analizaron en el laboratorio los 15 cantos completos del ejemplar registrado el 13 de noviembre de 2013 y para obtener la información numérica (la cual fue expresado como rango, promedio y desvío estándar -DE-) y generar audioespectrogramas y oscilogramas se utilizó el programa Soundruler 0.9.6.0 (Gridi-Papp, 2004). La información de frecuencias se obtuvo mediante transformaciones rápidas de Fourier (FFT) de un ancho de banda de 256 puntos y una ventana de análisis tipo Hamming. La terminología utilizada para describir los componentes del canto fue la propuesta por Heyer *et al.* (1990). El archivo de audio se encontrará disponible en los sitios web de libre acceso AmphibiaWeb (<http://amphibiaweb.org/>) y en el Sistema de Información de Biodiversidad de la Administración de Parques

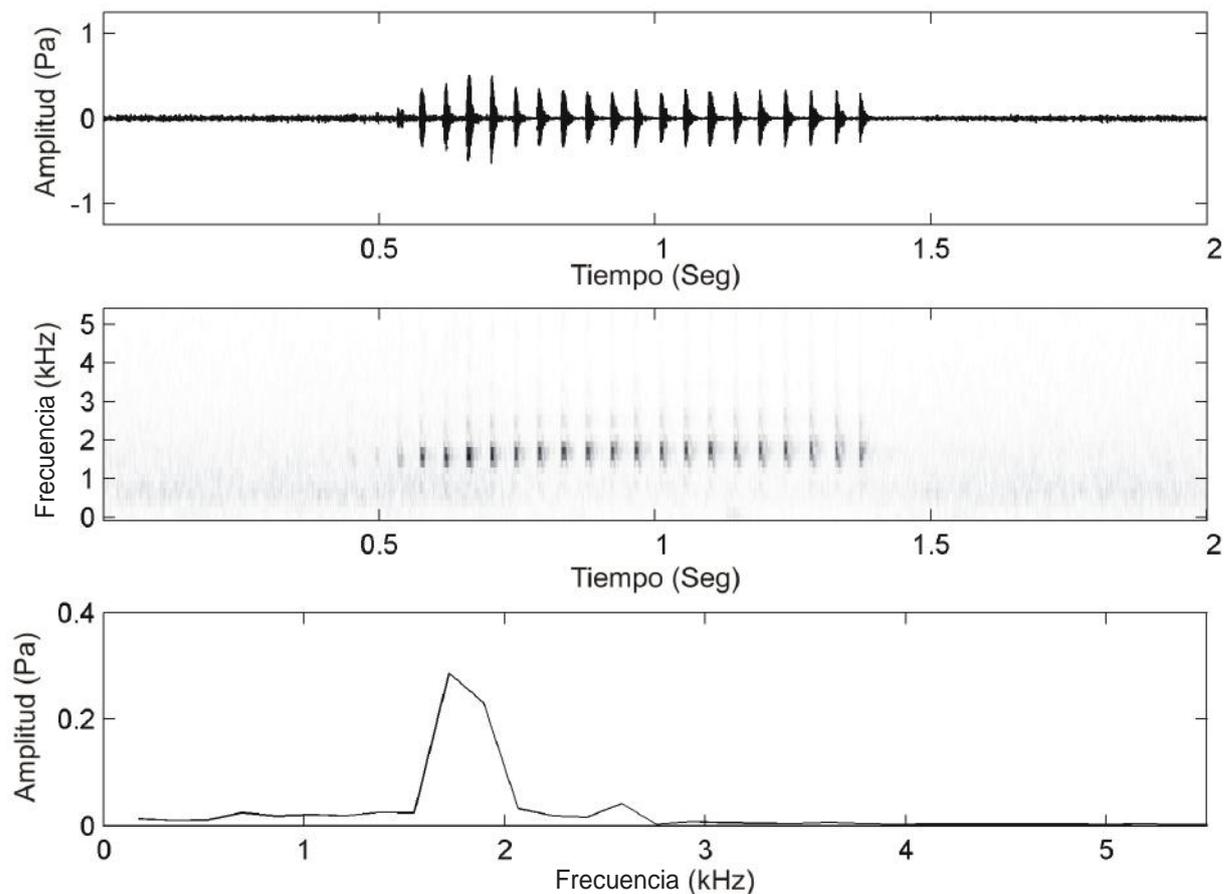
Nacionales (<http://www.sib.gov.ar/>).

El canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis* consiste en un trino (Fig. 2), formado por una nota multipulsada, compuesta de 20 a 24 pulsos regularmente repetidos (promedio  $\pm$  DE de  $22 \pm 1,5$  pulsos por canto). Los cantos tienen una duración de 853 a 1001 milisegundos (promedio  $\pm$  DE de  $923 \pm 55$  ms por canto) y el intervalo entre cantos es de 2082 a 4341 milisegundos (promedio  $\pm$  DE de  $2974 \pm 670$  ms). La tasa de repetición de los pulsos en el canto varía entre 23 a 24 pulsos por segundo (promedio  $\pm$  DE de  $23,5 \pm 0,4$  pulsos/s). La frecuencia dominante del canto varía entre los 1621 y los 1814 Hz (promedio  $\pm$  DE de  $1725 \pm 47$  Hz). Los caracteres espectrales del canto muestran frecuencias con su energía concentrada alrededor de los 1723 Hz, equiparando la frecuencia fundamental del canto con la frecuencia dominante. El canto muestra una modulación en la frecuencia al inicio del canto. Los caracteres temporales y espectrales del canto se encuentran resumidos en la Tabla 1. Aunque no se puede distinguir la cantidad de pulsos en el

espectrograma del canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis* presentado por Laurent (1976), la duración del canto y la frecuencia dominante son similares a las reportadas en el presente trabajo.

Si bien esta descripción del canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis* es de utilidad limitada como herramienta taxonómica, debido a que solo se registraron las vocalizaciones de un solo ejemplar, que no fue colectado como ejemplar de referencia, se pueden hacer algunas comparaciones generales con las descripciones disponibles del canto de las otras especies del grupo *Gastrotheca marsupiata* (Duellman y Fritts, 1972).

El canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis* es más largo que el canto de *G. antoniiochoai*, *G. marsupiata*, *G. nebulanastes*, *G. pseustes* y *G. peruana* y con una duración menor que *G. christiani*, *G. griswoldi*, *G. pachachacae* y *G. piperata*. *G. gracilis* posee el canto con menor número de pulsos y con la menor tasa de repetición de pulsos por canto de todo el grupo de especies. La frecuencia dominante del canto de *G. gracilis* es mayor que la frecuencia



**Figura 2.** Oscilograma, espectrograma y espectro de frecuencias del canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis*, grabado el 13 de octubre de 2013 en el Parque Nacional Campo de los Alisos, Tucumán, Argentina; temperatura del aire 7,7 °C.

dominante del canto de *G. peruana*, la frecuencia dominante es similar a la de *G. nebulanastes* y la frecuencia dominante es menor que el resto de las especies del grupo *marsupiata* (Tabla 1).

Sería necesario contar con un estudio complementario sobre la variación intraespecífica del canto de anuncio de *Gastrotheca gracilis*, a fin de establecer la variabilidad natural de este carácter, para futuros estudios sobre la identidad taxonómica de algunas poblaciones del género *Gastrotheca* de Argentina, como la población asignada a *G. chrysosticta* en las serranías de Metán en el sur de la provincia de Salta y la poblaciones asignadas a *G. christiani* en la “Serranía del Porongal” y “Quebrada El Mateal”, PN Baritú, en el norte de la provincia de Salta (Laurent *et al.*, 1986).

La descripción formal del canto de *Gastrotheca gracilis* brinda una valiosa herramienta para las tareas de búsqueda y monitoreo de esta especie amenazada de anfibio. Además, los machos de *G. gracilis* muestran un marcado comportamiento territorial, respondiendo con vocalizaciones territoriales a los “playbacks” del canto de anuncio de la especie (obs. pers.), lo que facilita la detección de los individuos aunque no estén vocalizando activamente.

Estos nuevos registros no representan una extensión de rango de distribución geográfica importante para la especie *Gastrotheca gracilis*, ya que se encuentran a unos 12 km al norte de la localidad tipo de la especie y a unos 8 km de la localidad de ocurrencia histórica de “Laguna del Tesoro” (Fig. 3). Sí es destacable la ampliación en el rango de distribución altitudinal para esta rana marsupial, ya que las localidades de registro histórico se encuentran en un rango altitudinal que van desde los 1200 a los 2000 m s.n.m. (Laurent *et al.*, 1986), en cambio la población registrada en “La Cascada” está a una altitud de 2730 m s.n.m. Este último aspecto sugeriría que esta especie es bastante plástica en cuanto a los ambientes que puede habitar en las Yungas, ya que se encuentra desde la selva montana hasta el pastizal de altura de las Yungas (Cabrera, 1976).

La presencia de varias poblaciones de *Gastrotheca gracilis* en jurisdicción del PN Campo de los Alisos representa una excelente chance para la persistencia a largo plazo de esta especie amenazada, catalogada como En Peligro en la categorización nacional y como Vulnerable en las listas rojas de IUCN (Vaira *et al.*, 2012; IUCN, 2013). Las medidas de conservación para esta especie dentro del parque nacional deberían centrarse, en una primera

etapa, en una estimación del estado poblacional, identificación de los hábitats reproductivos, testeo de los individuos en búsqueda de infección por quitridiomycosis y en la obtención de datos de la biología básica de la especie (fenología reproductiva, cantidad de renacuajos depositados por las hembras, tiempo de desarrollo en vida libre de los renacuajos, tasa de supervivencia de los renacuajos hasta la metamorfosis, etc).

Cabe destacar que el registro de *Gastrotheca gracilis* en el PN Campo de los Alisos, se debió en gran medida a los datos aportados por el guardaparque de apoyo y baqueano Don Felipe Nieva, que al ser consultado por las ranas marsupiales nos comentó “la rana que usted busca es la jorobadita, esa canta desde los palos cuando va a cambiar el tiempo, en la oración”. Esta descripción de los hábitos de vida de la especie coincide con lo recopilado por Laurent *et al.* (1986), que caracterizan *G. gracilis* como arborícola (debido a que se refugia en las oquedades de los árboles), con un pico de actividad de vocalización coincidente con las primeras precipitaciones de la temporada estival y de hábitos crepusculares y nocturnos. Además el sitio del hallazgo del ejemplar fotografiado fue en una de las zonas de búsqueda sugeridas por Don Nieva.

Para una evaluación más exacta del estado de conservación de *Gastrotheca gracilis*, sería necesario relevar las localidades de ocurrencia históricas de esta especie a fin de establecer si la especie conserva aún su rango de distribución natural o ha existido una reducción en la distribución geográfica. Con respecto a las otras dos especies desaparecidas del género *Gastrotheca* de Argentina, es imperioso establecer si ambas persisten en la naturaleza.

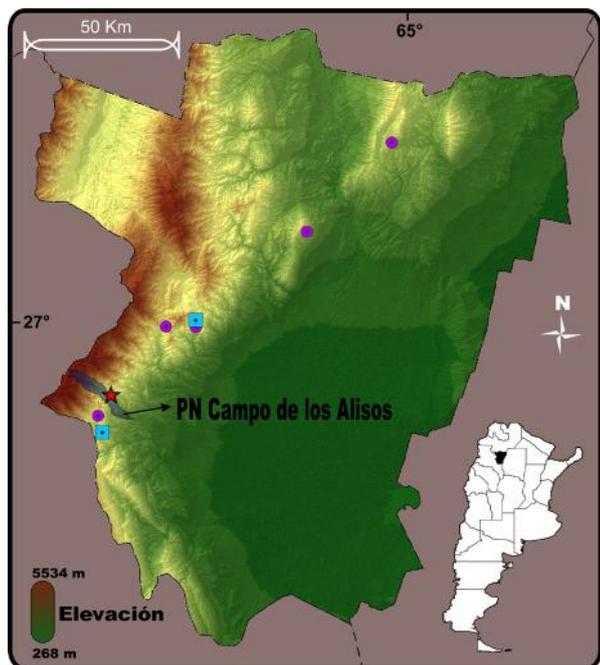
Existe una urgente necesidad de contar con un plan de acción de conservación para las especies amenazadas de anfibios de Argentina, a fin de unificar y encaminar los esfuerzos de conservación en base a un cronograma consensuado y establecido según las prioridades de conservación de cada especie.

### Agradecimientos

Los trabajos de campo fueron financiados por el Future Conservationist Award 2013 del Conservation Leadership Programme (CLP). Agradecemos al Lic. Javier Nori por su ayuda en la confección del mapa. Agradecemos al intendente del PN Campo de los Alisos Daniel Vega, al guardaparque Pablo Waisman y al guardaparque de apoyo Don Felipe Nieva por el apoyo logístico brindado en el trabajo

**Tabla 1.** Comparación de los parámetros espectrales y temporales del canto de anuncio de siete de las especies del grupo *Gastrotheca marsupiata*. Se indican los valores promedio  $\pm$  DE. SD= sin datos.

Carácter	G. <i>gracilis</i>	G. <i>christiani</i>	G. <i>antoniiochoai</i>	G. <i>griswoldi</i>	G. <i>marsupiata</i>	G. <i>nebulanastes</i>	G. <i>pachachacae</i>	G. <i>piperata</i>	G. <i>pseustes</i>	G. <i>peruana</i>
Duración del canto [ms]	923 $\pm$ 55	1299 $\pm$ 77	544.8 $\pm$ 27,5	1332 $\pm$ 48	450 $\pm$ 8	818.2 $\pm$ 70,0	1294 $\pm$ 132	1435 $\pm$ 63	575 $\pm$ 18	628 $\pm$ 46
Intercanto [ms]	2974 $\pm$ 670	1748 $\pm$ 282	SD	429 $\pm$ 17	820 $\pm$ 41	SD	SD	1616 $\pm$ 99	493 $\pm$ 45	368 $\pm$ 47
Pulsos por canto [n]	22 $\pm$ 1,5	50 $\pm$ 2,8	33.6 $\pm$ 1,9	72 $\pm$ 1,5	30 $\pm$ 0,4	41,6 $\pm$ 3,2	48.9 $\pm$ 5,2	77 $\pm$ 3,6	45 $\pm$ 0,6	62 $\pm$ 1,9
Tasa de repetición de pulsos [Hz]	23.5 $\pm$ 0,4	38 $\pm$ 0,1	SD	59 $\pm$ 0,7	67 $\pm$ 0,7	51,0 $\pm$ 1,2	37.9 $\pm$ 2,8	54 $\pm$ 0,5	83 $\pm$ 0,6	82 $\pm$ 1,6
Frecuencia dominante [Hz]	1725 $\pm$ 47	1910 $\pm$ 71	2544–2968	1980 $\pm$ 30	1940 $\pm$ 30	1538–1884	2173–2438	2100 $\pm$ 30	1550 $\pm$ 10	1870 $\pm$ 20
Fuente	Presente trabajo	Vaira <i>et al.</i> , 2011	Catenazzi y Lehr, 2009	Sinsch y Juraske, 2006	Sinsch y Juraske, 2006	Duellman <i>et al.</i> , 2011	Catenazzi y von May, 2011	Sinsch y Juraske, 2006	Sinsch y Juraske, 2006	Sinsch y Juraske, 2006



**Figura 3.** Distribución geográfica de la especie *Gastrotheca gracilis* en la provincia de Tucumán, Argentina. Estrella roja: nuevo registro para el Parque Nacional Campo de los Alisos; cuadrados celestes: localidades donde fue redescubierta la especie en 2011 (Akmentins *et al.*, 2012); círculos violetas: localidades de registro histórico de la especie.

de campo. Los trabajos de campo están autorizados por la Disposición N° 31/13 de la APN.

### Literatura citada

Akmentins, M.S.; Pereyra, L.C. & Vaira, M. 2012. Using sighting records to infer extinction in three endemic Argentinean marsupial frogs. *Animal Conservation*, 15: 142-151.

Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas Argentinas: 1-85. En: Kugler, W.F. (ed.). Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo 2. 2<sup>a</sup> edición. Fascículo 1. Editorial Acme. Buenos Aires, Argentina.

Catenazzi, A. & Lehr, E. 2009. The generic allocation of “*Hyla*” *antoniiochoai* De la Riva & Chaparro, 2005 (Anura), with description of its advertisement call and ecology. *Zootaxa*, 2304: 61-68.

Catenazzi, A. & von May, R. 2011. New species of marsupial frog (Hemiphractidae: *Gastrotheca*) from an isolated Montane Forest in Southern Peru. *Journal of Herpetology*, 45: 161-166.

Crump, M.L. & Scott, Jr, N.J. (1994). Visual encounter surveys: 84-92. En: Heyer, W.R.; McDiarmid, R.W.; Donnelly, M. & Hayek, L.(eds.). Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Duellman, W.E., Catenazzi, A. & Blackburn, D.C. 2011. A new species of marsupial frog (Anura: Hemiphractidae: *Gastrotheca*) from the Andes of southern Peru. *Zootaxa* 3095: 1-14.

Duellman, W.E. & Fritts, T.H. 1972. A taxonomic review of the southern Andean marsupial frogs. *Occasional Papers Museum Natural History University of Kansas* 9: 1-37.

Gridi-Papp, M. 2004. Soundruler, Versión 0.9.4.1. Disponible

en <<http://soundruler.sourceforge.net>>.

Heyer, W.R.; Rand, A.S.; Cruz, C.A.G.; Peixoto, O.L. & Nelson, C.E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31: 231-410.

IUCN. 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2013.1. Disponible en: <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)> Último acceso: 31 de octubre de 2013.

Laurent, R.F. 1967. Descubrimiento del género *Gastrotheca* Fitzinger en Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 22: 353-354.

Laurent, R.F. 1969. Una segunda especie del género *Gastrotheca* Fitzinger en Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 25: 143-150.

Laurent, R.F. 1976. Nuevas notas sobre el género *Gastrotheca* Fitzinger. *Acta Zoológica Lilloana* 32: 31-66.

Laurent, R.F.; Lavilla, E.O. & Terán, E.M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Gastrotheca* Fitzinger (Amphibia: Anura: Hylidae) en Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 38: 17-210.

Lavilla, E.O. & Heatwole, H. 2010. Status of amphibian conservation and decline in Argentina: 30-78. En: Heatwole, H.; Barrio-Aromós, C.L. & Wilkinson, J.W. (eds.). Amphibian Biology. Volume 9. Status of decline of amphibians of Western hemisphere. Issue number 1: Paraguay, Chile and Argentina. Surrey Beatty & Sons, Australia.

Peterson, C.R. & Dorcas, M.E. 1994. Automated data acquisition: 47-57. En: Heyer, W.R.; McDiarmid, R.W.; Donnelly, M. & Hayek, L.(eds.). Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Sinsch, U. & Juraske, N. 2006. Advertisement calls of hemiphractine marsupial frogs: I. *Gastrotheca marsupiata* group:145-148. En: Vences, M.; Köhler, J.; Ziegler, W. & Böhme (eds.). Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica, Societas Europaea Herpetologica, Bonn.

Vaira, M. 2002. Anurans of a subtropical montane forest in northwestern Argentina: ecological survey and a proposed list of species of conservation concern. *Biodiversity and Conservation* 11: 1047-1062.

Vaira, M. 2003. Report of a breeding aggregation extirpation of an endemic marsupial frog, *Gastrotheca christiani*, in Argentina. *Froglog* 60: 3.

Vaira, M.; Akmentins, M.; Attademo, A.; Baldo, D.; Barrasso, D.; Barrionuevo, S.; Basso, N.; Blotto, B.; Cairo, S.; Cajade, R.; Céspedes, J.; Corbalán, V.; Chilote, P.; Duré, M.; Falcione, C.; Ferraro, D.; Gutierrez, F.; Ingaramo, M.R.; Junges, C.; Lajmanovich, R.; Lescano, J.N.; Marangoni, F.; Martinazzo, L.; Marti, R.; Moreno, L.; Natale, G.S.; Pérez Iglesias, J.; Peltzer, P.; Quiroga, L.; Rosset, S.; Sanabria, E.; Sanchez, L.; Schaefer, E.; Úbeda, C.; Zaracho, V. 2012. Categorización del estado de conservación de los Anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 131-159.

Vaira, M.; Ferrari, L. & Akmentins, M.S. 2011. Vocal repertoire of an endangered marsupial frog of Argentina, *Gastrotheca christiani* (Anura: Hemiphractidae). *Herpetology Notes* 4: 279-284.

Recibida: 04 Noviembre 2013  
Revisada: 26 Noviembre 2013  
Aceptada: 12 Diciembre 2013  
Editor Asociado: M. Vaira

© 2014 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>

## Herpetofauna de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes, Argentina)

Víctor Hugo Zaracho<sup>1</sup>, María del Rosario Ingaramo<sup>1</sup>, Romina Valeria Semhan<sup>2</sup>, Eduardo Gabriel Etchepare<sup>1</sup>, José Luis Acosta<sup>1</sup>, Ana Camila Falcione<sup>1</sup>, Blanca Beatriz Álvarez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Herpetología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste. Av. Libertad 5470. (3400) Corrientes, Argentina.

<sup>2</sup> Fundación Miguel Lillo-Instituto de Herpetología. Miguel Lillo 251. (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina.

La información sobre biodiversidad es imprescindible para conocer y valorar el patrimonio natural de una región, especialmente para tomar decisiones correctas orientadas a la conservación de su biota (Aceñolaza *et al.*, 2004).

Los anfibios y reptiles están experimentando una disminución de especies y poblaciones a nivel mundial, y entre las amenazas implicadas en este declive se han mencionado la destrucción y fragmentación de los hábitats, la sobreexplotación de las especies, la introducción de especies exóticas, la contaminación ambiental y las enfermedades infecciosas (Alford y Richards, 1999; Gibbons *et al.*, 2000; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). Este serio problema ha renovado, en parte, el interés por los estudios de riqueza y abundancia de las especies de anfibios y reptiles.

La herpetofauna del nordeste argentino fue estudiada previamente, tanto en obras de índole general como regional (Ceí, 1956, 1980, 1987, 1993; Freiberg, 1942; Gallardo, 1966; Giraud, 2001; Lavilla y Ceí, 2001; Álvarez *et al.*, 2002, 2003), sin embargo, la fauna de anfibios y reptiles de la Isla Apipé Grande es prácticamente desconocida, así como la de la mayoría de las islas y planicies de inundación del río Paraná medio e inferior (Álvarez *et al.*, 1995; Baldo *et al.*, 2002; Sanchez *et al.*, 2007; Giraud *et al.*, 2007).

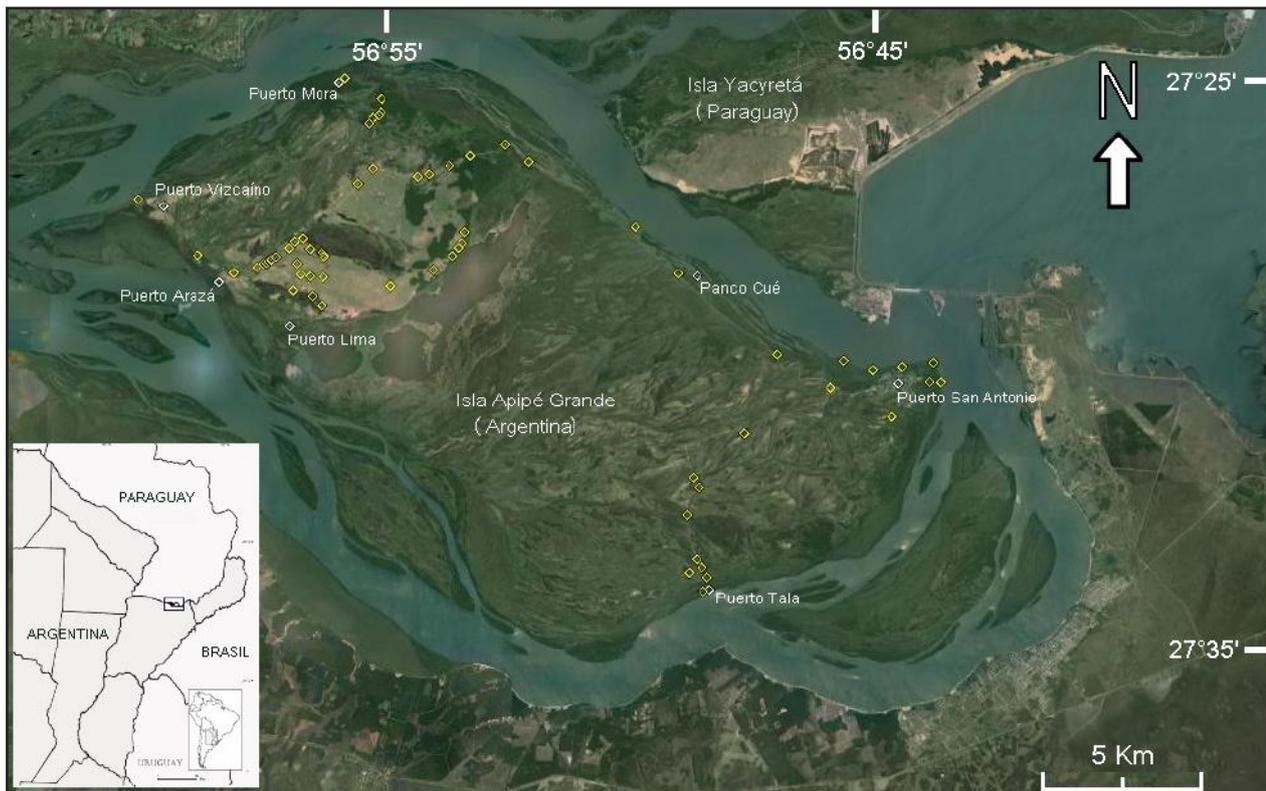
En ocasión del segundo rescate de fauna silvestre, y previo al llenado de la represa hidroeléctrica Yacyretá, se realizó el primer inventario herpetológico para la zona, en el mismo se registraron 18 especies de anfibios, 10 de lagartos y 26 de ofidios (Álvarez *et al.*, 1995). En esa oportunidad los muestreos se llevaron a cabo en diferentes puntos de la zona del embalse y áreas vecinas, abarcando tanto las islas como la región costera que fueron inundadas, por lo que la Isla Apipé Grande, aguas abajo de la

represa, no fue muestreada en aquel estudio.

La Isla Apipé Grande, con una población de aproximadamente 2000 habitantes, mayoritariamente asentada en la localidad de San Antonio, fue declarada Reserva Natural Provincial en el año 1994, con el fin de mitigar los efectos de la represa (Fontana, 2008). Los estudios sobre su biodiversidad son escasos, entre los cuales pueden citarse trabajos acerca de las comunidades vegetales de la isla (Neiff, 1986; Fontana, 2008) y el relevamiento de la ictiofauna de la laguna Cambá Cué (Iwaszkiw *et al.*, 2010). Es por ello, que el objetivo de este estudio fue inventariar la composición específica de anfibios y reptiles de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande, con el fin de contribuir al conocimiento de la diversidad de la Reserva y brindar información que pueda ser utilizada para establecer futuros planes de manejo y conservación.

La Reserva Natural Isla Apipé Grande está ubicada en el norte del departamento Ituzaingó, Corrientes, Argentina (27° 29' 04" - 27° 30' 44" S y 56° 53' 50" - 56° 50' 07" O), y ocupaba una superficie de 27710 ha, originalmente, que luego fue reducida a un quinto de su superficie (unas 5700 ha) según el Decreto Provincial N° 2280 del año 2005. Se sitúa 2 km río abajo de la represa Yacyretá, entre los kilómetros 1410 y 1460 del río Paraná, que la rodea íntegramente, conformando sus límites naturales (Fig. 1).

La isla posee dos núcleos elevados, formados por lomadas arenosas no inundables. En ocasiones, las inundaciones pueden cubrir el 40% del total de la superficie, en especial en su zona central, la cual presenta una suave depresión que favorece el desarrollo de humedales en forma de esteros y lagunas, destacándose algunas de grandes dimensiones, como las lagunas Cambá Cué y Hermosa, con un área aproximada de 1000 y 300 ha. respectivamente



**Figura 1.** Sitios de muestreo para el relevamiento de la herpetofauna en la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes, Argentina). Imagen Google Earth (Octubre de 2013).

(Iwaszkiw *et al.*, 2010).

El clima de la región puede definirse como subtropical perhúmedo, con una temperatura media en el mes de julio de 16 °C. En verano, la temperatura media de enero es de 26,5 °C, con máximas absolutas que superan los 40 °C. Las precipitaciones medias anuales están comprendidas entre las isohietas de 1500 mm al este y 1400 mm al oeste, siendo las precipitaciones estivales (noviembre a marzo) ligeramente superiores al resto del año, con unos 700 mm (Fontana, 2008).

La isla se encuentra dentro del Distrito de los Campos en la provincia fitogeográfica Paranaense (Cabrera, 1976). En ella se conjugan mosaicos de ambientes constituidos por comunidades vegetales higrófilas (selvas riparias, pajonales, pastizales, cañaverales, cortinas de trepadoras, embalsados, camalotales) y comunidades mesófilas (bosques, palmares y pajonales) que se distribuyen en toda la isla (Fontana, 2008).

Para los relevamientos de anfibios y reptiles se realizaron 18 viajes de campaña, entre mayo de 2007 y febrero de 2013 (7 en primavera, 4 en verano, 2 en otoño y 5 en invierno). Los sitios muestreados fueron seleccionados de acuerdo a su accesibilidad, ya sea por la existencia de caminos dentro de la isla,

disponibilidad de transporte, y las características propias de los ambientes (Fig. 1). La duración de cada viaje varió de 3 a 5 días, y en cada oportunidad participaron entre 3 y 4 personas.

En cada sitio se realizaron observaciones directas y/o búsquedas activas (Crosswhite *et al.*, 1999; Ryan *et al.*, 2002) durante el día, y en todos los microhábitats posibles, con un esfuerzo de muestreo aproximado de 8 hs. hombre/día. Se incluyó al menos un sitio representativo de cada ambiente presente en la isla: pastizal, bosque, selva riparia, cuerpos de agua temporarios y permanentes, borde de estero, y bañados. Para anuros adultos se realizaron, adicionalmente, transectos auditivos e inspecciones en sitios de apareamiento (Lips *et al.*, 2001). Se registraron durante 15 minutos todas las especies vistas u oídas por los observadores en cuerpos de agua pequeños, o a lo largo de transectos de 200 metros sobre la costa de los cuerpos de agua más grandes. Estos muestreos se realizaron desde el atardecer hasta la medianoche.

Los ejemplares capturados fueron eutanizados según el método estándar establecido en la Guía para la Eutanasia Animal, propuesto por la IACUC (The Institutional Animal Care and Use Committee), luego fijados en formol al 10% y conservados en alcohol

al 70%. Los mismos se encuentran depositados en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes (UNNEC) como ejemplares de referencia (Apéndice I). Para el caso de las especies de gran tamaño, se obtuvieron únicamente registros fotográficos.

Se calculó la riqueza específica total y para cada grupo taxonómico. Se analizó la frecuencia de ocurrencia de las especies, calculada como el porcentaje de las presencias en el total de los muestreos. La completitud del inventario se calculó mediante el estimador de riqueza no paramétrico Jackknife 2 (Krebs, 1989; Palmer, 1990), por contemplar heterogeneidad en las muestras. A partir del valor arrojado por dicho estimador se determinó el porcentaje de representatividad de anfibios, reptiles y del total de herpetozoos registrados en el estudio. Estas pruebas se llevaron a cabo mediante reordenamiento aleatorio repetido de las muestras (1000 repeticiones), con el software de acceso libre EstimateS versión v8.0.0 (<http://purl.oclc.org/estimates>) (Colwell, 2006).

Para la categorización del estado de conservación de las especies se siguió a Vaira *et al.* (2012), Abdala *et al.* (2012), Giraudo *et al.* (2012) y Prado *et al.* (2012a).

Se registraron 63 especies de anfibios y reptiles (27 anfibios anuros y 36 reptiles), de las cuales 2 están categorizadas como Amenazadas, 5 como Vulnerables, 55 como No Amenazadas, y 1 como Insuficientemente Conocida (Tabla 1). La completitud del inventario para los anfibios fue del 100% y para los reptiles del 66%, mientras que para el total de herpetozoos fue del 78%.

La lista con 63 especies de herpetozoos que se presenta en este trabajo constituye el primer registro formal de este grupo de vertebrados para la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande. El inventario incluye especies con escasos registros en Argentina o categorizadas con algún grado de amenaza. Por ejemplo, *Anisolepis longicauda* es una especie considerada Amenazada (Abdala *et al.*, 2012), y en los muestreos estuvo representada por un ejemplar juvenil hallado en una zona de transición entre un área palustre y un bosque higrófilo. A pesar de búsquedas intensivas y frecuentes en el lugar, no se observaron ejemplares adultos. En la región, sólo fue citada por Lions y Álvarez (1996) para la Isla Yacyretá (Paraguay), y por Waller (2009) para la Estancia San Juan Poriahú en los Esteros del Iberá (Corrientes).

En Corrientes, *Liolaemus azarai* y *Kentropyx*

*viridistriga* habitan ambientes de pastizales abiertos, parches de dunas y suelos arenosos. En los últimos años han sido escasamente registradas, posiblemente debido a la forestación y a las actividades agropecuarias que favorecieron la alteración de sus ambientes naturales, razón por la cual fueron categorizadas como Vulnerable (Abdala *et al.*, 2012). Los datos biológicos y ecológicos de estas dos especies son escasos.

Cuatro especies de serpientes se encuentran además con algún grado de amenaza. *Hydrops caesurus* está categorizada como Amenazada debido a que la principal población de Argentina fue ampliamente afectada por la construcción de la represa Yacyretá (Giraudo *et al.*, 2012). Se trata de una especie de escasos registros, por lo que su biología es poco conocida. Habita ambientes acuáticos y ha sido registrada desovando dentro de grietas formadas en las márgenes de los cuerpos de agua, por lo que las fluctuaciones hidrológicas provocadas por grandes presas, destruyen su hábitat y afectan sus puestas de huevos (Giraudo *et al.*, 2012; Scrocchi *et al.*, 2005; Etchepare *et al.*, 2012).

*Eunectes notaeus*, *Phimophis guerini* y *Micrurus altirostris* son consideradas Vulnerables, siendo la principal amenaza la alteración de sus hábitats. *Eunectes notaeus* fue cazada comercialmente en Argentina de manera irrestricta durante medio siglo (Giraudo *et al.*, 2012) y se encuentra listada actualmente en el apéndice II de la CITES.

En el contexto regional, la riqueza registrada en la isla (63 especies) representa aproximadamente el 40% de la fauna de anfibios y reptiles citados para la provincia de Corrientes (Abdala *et al.*, 2012; Giraudo *et al.*, 2012; Prado *et al.*, 2012a, 2012b; Vaira *et al.*, 2012), e incluye a 5 especies que no han sido registradas en otras áreas protegidas de la provincia: *Hypsiboas punctatus rubrolineatus*, *Hypsiboas caingua*, *Tropidurus torquatus*, *Amphisbaena mertensi* y *Oxyrhopus guibei*. En comparación con otras áreas protegidas aledañas, para el Parque Nacional Mburucuyá (17660 ha) se han mencionado 75 especies de herpetozoos (Álvarez *et al.*, 2000; Zaracho y Álvarez, 2005; Cano *et al.*, 2007), mientras que en la Reserva Natural Esteros del Iberá (1230000 ha) fueron citadas 102 especies (Giraudo *et al.*, 2006; Etchepare e Ingaramo, 2008; Etchepare y Zaracho, 2009; Ingaramo *et al.*, 2012). En conjunto, las tres áreas protegidas incluyen aproximadamente el 88% de la herpetofauna de la provincia de Corrientes.

Dado que la reserva ha sufrido una reducción

**Tabla 1.** Lista de especies, frecuencias y estado de conservación de anfibios y reptiles registrados en la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes, Argentina). A, Amenazada; V, Vulnerable; NA, No Amenazada; IC, Insuficientemente Conocida.

Clase/Orden/ Familia	Especies	Frecuencia (%)	Estado de conservación en Argentina	
<b>Amphibia</b>				
<b>Anura</b>				
Bufonidae	<i>Rhinella azarai</i>	72,2	NA	
	<i>Rhinella schneideri</i>	77,8	NA	
Odontophrynidae	<i>Odontophrynus americanus</i>	50,0	NA	
Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i>	55,6	NA	
	<i>Dendropsophus sanborni</i>	55,6	NA	
	<i>Hypsiboas caingua</i>	5,6	NA	
	<i>Hypsiboas punctatus rubrolineatus</i>	11,1	NA	
	<i>Hypsiboas raniceps</i>	50,0	NA	
	<i>Pseudis limellus</i>	62,5	NA	
	<i>Pseudis platensis</i>	50,0	NA	
	<i>Scinax fuscomarginatus</i>	50,0	NA	
	<i>Scinax fuscovarius</i>	61,1	NA	
	<i>Scinax nasicus</i>	55,6	NA	
	<i>Scinax similis</i>	16,7	NA	
	<i>Scinax squalirostris</i>	44,4	NA	
	<i>Trachycephalus typhonius</i>	33,3	NA	
	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus elenae</i>	11,1	NA
		<i>Leptodactylus fuscus</i>	55,6	NA
<i>Leptodactylus gracilis</i>		44,4	NA	
<i>Leptodactylus latinasus</i>		11,1	NA	
<i>Leptodactylus latrans</i>		61,1	NA	
<i>Leptodactylus podicipinus</i>		22,2	NA	
<i>Physalaemus albonotatus</i>		61,1	NA	
<i>Physalaemus riograndensis</i>		22,2	NA	
<i>Physalaemus santafecinus</i>		61,1	NA	
	<i>Pseudopaludicola aff. mystacalis</i>	88,9	NA	
Microhylidae	<i>Elachistocleis bicolor</i>	72,2	NA	
<b>Reptilia</b>				
<b>Squamata</b>				
<b>Amphisbaena</b>				
Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena mertensi</i>	61,1	NA	
	<i>Amphisbaena microcephalum</i>	5,6	NA	
<b>Sauria</b>				
Gymnophthalmidae	<i>Cercosaura schreibersii</i>	5,6	NA	
Leiosauridae	<i>Anisolepis longicauda</i>	5,6	A	
Scincidae	<i>Notomabuya frenata</i>	27,8	NA	
Teiidae	<i>Ameivula aff. abalosi</i>	77,8	NA	
	<i>Kentropyx viridistriga</i>	22,2	V	

	<i>Teius oculatus</i>	55,6	NA
	<i>Tupinambis merianae</i>	38,9	NA
Tropiduridae	<i>Tropidurus torquatus</i>	94,4	NA
Liolaemidae	<i>Liolaemus azarai</i>	66,7	V
<b>Serpentes</b>			
Typhlopidae	<i>Typhlops bronsgermianus</i>	38,9	NA
Boidae	<i>Eunectes notaeus</i>	5,6	V
Colubridae	<i>Atractus reticulatus</i>	16,7	NA
	<i>Erythrolamprus almadensis</i>	27,8	NA
	<i>Erythrolamprus jaegeri coraliventris</i>	11,1	NA
	<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i>	22,2	NA
	<i>Erythrolamprus semiaureus</i>	5,6	NA
	<i>Helicops leopardinus</i>	33,3	NA
	<i>Hydrodynastes gigas</i>	5,6	NA
	<i>Hydrops caesurus</i>	5,6	A
	<i>Lygophis meridionalis</i>	11,1	NA
	<i>Oxyrhopus guibei</i>	11,1	NA
	<i>Oxyrhopus rhombifer rhombifer</i>	5,6	NA
	<i>Phimophis guerini</i>	11,1	V
	<i>Philodryas olfersii</i>	5,6	NA
	<i>Philodryas patagoniensis</i>	22,2	NA
	<i>Thamnodynastes hypoconia</i>	22,2	NA
	<i>Xenodon dorbignyi</i>	16,7	NA
	<i>Xenodon merremi</i>	5,6	NA
	<i>Apostolepis dimidiata</i>	5,6	IC
Elapidae	<i>Micrurus altirostris</i>	16,7	V
Viperidae	<i>Bothrops alternatus</i>	22,2	NA
	<i>Bothrops diporus</i>	61,1	NA
<b>Crocodylia</b>			
Alligatoridae	<i>Caiman latirostris</i>	22,2	NA
	<i>Caiman yacare</i>	5,6	NA

en su extensión, y parte de la isla será utilizada por pobladores o productores de la región, brinda una oportunidad para evaluar el efecto de las actividades antrópicas sobre la fauna y eventualmente promover estrategias para enfrentar los desafíos que imponen estas alteraciones. En este sentido, en dunas arenosas con pastizales sometidos a pastoreo y quemadas periódicas, se observaron frecuentemente individuos de especies consideradas Vulnerables como *Liolaemus azarai* y *Kentropyx viridistriga*, además de *Ameivula* aff. *abalosi* y *Teius oculatus*. Esta situación brinda la oportunidad de analizar cómo estos factores actúan sobre la dinámica poblacional y uso del hábitat en

estas poblaciones de lagartos.

Este inventario de herpetofauna, que registró una elevada riqueza de especies en general, así como de varias con algún grado de amenaza o raras, evidencia la relevancia de las islas de grandes dimensiones del Paraná en la región de la represa de Yacyretá como potenciales sitios de conservación, en coincidencia con lo propuesto por Arzamendia y Giraudo (2012) quienes indican que existe en dicha región un nodo biogeográfico con la mayor prioridad de conservación basados en un estudio de las serpientes.

## Agradecimientos

A la Dirección de Recursos Naturales de la Provincia de Corrientes por los permisos de colección correspondientes. A Jorge Semhan y familia por coordinar el traslado hacia la isla y recibirnos en su casa cordialmente, a la Prefectura Naval Argentina y a la Entidad Binacional Yacyretá, en especial a Juan José Soto (“Pocho”) por facilitarnos el traslado hacia la isla. A los guardaparques de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande, en especial a Elisa Gómez, Agustín Cerdán y Jorge Escobar, por hospedarnos en la seccional de guardaparques, así como colaborar con el traslado dentro de la isla. A la Municipalidad de San Antonio, a Aníbal de La Cruz y Silvia Batista por facilitarnos hospedaje durante varios viajes de campaña. A Roberto Aguirre por su importante colaboración en los trabajos de campo. A Alejandra Hernando por sugerencias y bibliografía compartida.

Este trabajo fue financiado parcialmente por la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste (Proyecto F-018/10).

## Literatura citada

- Abdala, C.S.; Acosta, J.L.; Acosta, J.C.; Álvarez, B.B.; Arias, F.; Ávila, L.J.; Blanco, M.G.; Bonino, M.; Boretto, J.M.; Brancatelli, G.; Breitman, M.F.; Cabrera, M.R.; Cairo, S.; Corbalán, V.; Hernando, A.; Ibargiuengoytia, N.R.; Kacoliris, F.; Laspiur, A.; Montero, R.; Morando, M.; Pelegrin, N.; Pérez, C.H.F.; Quinteros, A.S.; Semhan, R.V.; Tedesco, M.E.; Vega, L. & Zalba, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl.1): 215-248.
- Aceñolaza, P.G.; Povedano, H.E.; Manzano, A. S.; Muñoz, J.D.; Areta, J.I. & Ronchi Virgolini, A.L. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta: 169-184. *En: Aceñolaza, F.G. (ed.), Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino, INSUGEO, Miscelánea 12. Tucumán.*
- Alford, R.A. & Richards, S.J. 1999. Global Amphibian Declines: A problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 133-165.
- Álvarez, B.B.; Aguirre, R.H.; Céspedes, J.A.; Hernando, A.B. & Tedesco, M.E. 2002. Atlas de Anfibios y Reptiles de las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa (Argentina). I. Anuros, Cecílidos, Saurios, Anfisbénidos y Serpientes. EUGENE. Corrientes.
- Álvarez, B.B.; Aguirre, R.H.; Céspedes, J.A.; Hernando, A.B. & Tedesco, M.E. 2003. Herpetofauna del Iberá: 99-178. *En Álvarez, B.B. (ed), Fauna del Iberá. EUDENE. Corrientes.*
- Álvarez, B.B.; Céspedes, J.A.; Aguirre, R.H. & Schaefer, E.F. 2000. Inventario de anfibios y reptiles del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *Facena* 16: 127-139.
- Álvarez, B.B.; Lions, M.; Aguirre, R.H.; Céspedes, J.A. & Hernando, A.B. 1995. Herpetofauna del área de influencia del embalse de la represa Yacyretá (Argentina-Paraguay). *Facena* 11: 57-73.
- Arzamendia, V. & Giraud, A. R. 2012. A panbiogeographical model to prioritize areas for conservation along large rivers. *Diversity and Distributions* 18: 168-179.
- Baldo, D.; Krauczuk, E. & Suárez, P. 2002. *Hyla punctata rubrolineata* Lutz, 1951 (Anura, Hylidae). *Cuadernos de Herpetología* 16: 79.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2: 1-85.
- Cano, P.D.; Leynaud, G.C. & Ball, H.A. 2007. Nuevos registros de anfibios para el Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *Facena* 23: 55-56.
- Cei, J.M. 1956. Nueva lista sistemática de los batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 3:35-68.
- Cei, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano, Monografia* 2: 1-609.
- Cei, J.M. 1987. Additional notes to “Amphibians of Argentina”: An update, 1980-1986. *Monitore Zoologico Italiano (N. S.)* 21: 209-272.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino Monografie* 14: 1-929.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from sample. Versión 8.0.0. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Crosswhite, D.L.; Fox, S.F. & Thill, R.E. 1999. Comparison of methods for monitoring reptiles and amphibians in upland forests of Ouachita Mountains. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 79, 45-50.
- Etchepare, E.G. & Ingaramo, M.R. 2008. *Pseudablades agassizii* (Jan, 1863) (Serpentes: Colubridae). Primer registro para la provincia de Corrientes (República Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 22: 51.
- Etchepare, E.G. & Zaracho, V.H. 2009. Serpentes, Colubridae, *Taeniophallus poecilopogon*: Rediscovery in Corrientes, Argentina, and natural history. *Check List* 5: 770-772.
- Etchepare, E.; Zaracho, V.; Semhan, R. & Aguirre, R. 2012. Further notes on the reproduction of *Hydrops caesurus* (Serpentes: Colubridae) from Corrientes, Argentina. *Herpetology Notes* 5: 169-170.
- Fontana, J.L. 2008. Vegetación y Diversidad de Ambientes en la Reserva Natural Isla Apipé Grande, Provincia de Corrientes, Argentina. 407-424. *En: Aceñolaza, F.G. (ed.), Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino III, INSUGEO, Miscelánea 17. Tucumán.*
- Freiberg, M.A. 1942. Enumeración sistemática y distribución geográfica de los batracios argentinos. *Physis* 19: 219-240.
- Gallardo, A. 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. *Physis* 26: 67-81.
- Gibbons, J.W.; Scott, D.E.; Ryan, T.J.; Buhlmann, K.A.; Tuberville, T.D.; Metts, B.S.; Greene, J.L.; Mills, T.; Leiden, Y.; Poppy, S. & Winne, C.T. 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience* 50: 653-666.
- Giraud, A.R. 2001. Serpientes de la Selva Paranaense y del Chaco Húmedo. Taxonomía, biogeografía y conservación. Ed. LOLA. Buenos Aires.
- Giraud, A.R.; Bortoluzzi, A. & Arzamendia, V. 2006. Fauna de vertebrados tetrápodos de la reserva y Sitio Ramsar Esteros

- del Iberá: Análisis de su composición y nuevos registros para especies amenazadas. *Natura Neotropicalis* 37:1-20.
- Giraud, A.R.; Arzamendia, V. & López, M.S. 2007. Reptiles. 341-362. *En*: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. & Parma, M.J. (eds). The Middle Paraná River: Limnology of a subtropical wetland. Springer. Germany.
- Giraud A.R.; Arzamendia, V.; Bellini, G.P.; Bessa, C.A.; Calamante, C.C.; Cardozo, G.; Chiaraviglio, M.; Costanzo, M.B.; Etchepare, E.G.; Di Cola, V.; Di Pietro, D.O.; Kretzschmar, S.; Palomas, S.; Nenda, S.J.; Rivera, P.C.; Rodriguez, M.E.; Scrocchi G.J. & Williams, J.D. 2012. Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 303-326.
- Ingaramo, M.R.; Etchepare, E.G.; Álvarez, B.B. & Porcel, E. 2012. Riqueza y composición de la fauna de anuros en la región oriental de la Reserva Natural Provincial Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 60: 759-769.
- Iwaszkiw, J.M., Firpo Lacoste, F. & Jacobo, A. 2010. Relevamiento de la ictiofauna de la laguna Camba Cué, isla Apipé Grande, Corrientes, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12: 81-90.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row Publishers. New York.
- Lavilla, E.O. & Cej, J.M. 2001. Amphibians of Argentina. A second Update, 1987-2000. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino Monografie* 28: 1-177.
- Lions, M.L. & Álvarez, B.B. 1996. *Anisolepis longicauda*. Geographic distribution. *Herpetological Review* 27: 32.
- Lips, K.R.; Reaser, J.K.; Young, B.E. & Ibáñez, R. 2001. Amphibian monitoring in Latin America: a protocol manual. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Herpetological Circular. Minnesota.
- Neiff, J.J. 1986. Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular del río Paraná en el tramo Candelaria-Itá-Ibaté. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral. Litoral* 17: 7-30.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Prado, W.S., Piña, C.I. & Waller, T. 2012a. Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacaré) de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 403-410.
- Prado, W.S.; Waller, T.; Albareda, D.A.; Cabrera, M.R.; Etchepare, E.; Giraud, A.; González Carman, V.; Prosdoci, L. & Richard, E. 2012b. Categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 375-387.
- Ryan, T.J.; Philippi, T.; Leiden, Y.A.; Dorcas, M.E.; Wingley, T.B. & Gibbons, J.W. 2002. Monitoring herpetofauna in a managed forest landscape: effects of habitat types and census techniques. *Forest Ecology and Management* 167: 83-90.
- Sanchez, L.C.; Peltzer, P.M.; Manzano, A.S. & Lajmanovich, R.C. 2007. Dinámica de un ensamble de anuros en un humedal del tramo inferior del río Paraná, Argentina. *Interciencia* 32: 463-470.
- Scrocchi, G.J.; Ferreira, V.L.; Giraud, A.R.; Ávila, R.W. & Motte, M. 2005. A new species of *Hydrops* (Serpentes: Colubridae: Hydropsini) from Argentina, Brazil and Paraguay. *Herpetologica* 61: 468-477.
- Suazo-Ortuño, I.; Alvarado-Díaz, J. & Martínez-Ramos, M. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblage. *Conservation Biology* 22: 362-374.
- Vaira, M., Akmentins, M.; Attademo, A.; Baldo, D.; Barrasso, D.; Barrionuevo, S.; Basso, N.; Blotto, B.; Cairo, S.; Cajade, R.; Céspedes, J.; Corbalán, V.; Chilote, P.; Duré, M.; Falcione, C.; Ferraro, D.; Gutierrez, F.R.; Ingaramo, M.R.; Junges, C.; Lajmanovich, R.; Lescano, J.N.; Marangoni, F.; Martinazzo, L.; Marti, R.; Moreno, L.; Natale, G.S.; Pérez Iglesias, J.M.; Peltzer, P.; Quiroga, L.; Rosset, S.; Sanabria, E.; Sanchez, L.; Schaefer, E.; Úbeda, C. & Zaracho, V. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 131-159.
- Waller, T. 2009. *Anisolepis longicauda* Boulenger, 1891 (Squamata, Leiosauridae). Primera cita para la Provincia de Corrientes, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 23: 67.
- Zaracho, V.H. & Álvarez, B.B. 2005. Nuevos registros de herpetozoos para el Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *Facena* 21: 135-136.

## Apéndice I.

### Anura

- Bufo: *Rhinella azarai*: UNNEC 9595, 9675, 9676, 9681, 10033, 10366, 10391, 10668-10689, 11116. *Rhinella schneideri*: UNNEC 9440.
- Odontophrynidae: *Odontophrynus americanus*: UNNEC 9688, 9691.
- Hylidae: *Dendropsophus nanus*: UNNEC 9669, 10190, 10191, 10370-10372. *Dendropsophus sanborni*: UNNEC 9567, 9674, 9700, 9785-9787, 10020, 10027-10029, 10140-10143, 10367-10369. *Hypsiboas caingua*: UNNEC 10561. *Hypsiboas punctatus rubrolineatus*: UNNEC 10426. *Hypsiboas raniceps*: UNNEC 9678, 10024. *Pseudis limellus*: UNNEC 9671, 9672, 10014, 10015. *Pseudis platensis*: 9670. *Scinax fuscmarginatus*: UNNEC 9788, 9789, 10185-10188, 10691. *Scinax fuscovarius*: UNNEC 9437-39, 9565, 9566, 9573-9585, 9596, 9602, 10023, 10030, 10189, 10361, 10440. *Scinax nasicus*: UNNEC 9642, 10011, 10382, 10439, 10960. *Scinax similis*: UNNEC 9783, 9782, 9699, 9781. *Scinax squalirostris*: UNNEC 9667, 9668. *Trachycephalus typhonius*: UNNEC 9690, 10498 (juvenil).
- Leptodactylidae: *Leptodactylus elenae*: UNNEC 10562. *Leptodactylus fuscus*: UNNEC 9795, 10357, 10376. *Leptodactylus gracilis*: UNNEC 10137. *Leptodactylus latinasus*: UNNEC 10022. *Leptodactylus latrans*: UNNEC 9689, 10021, 10036. *Physalaemus albonotatus*: UNNEC 09568, 9692, 9693, 10031-10032, 10359, 10360, 10436-10438. *Physalaemus riograndensis*: UNNEC 9694 - 9698, 10690. *Physalaemus santafecinus*: UNNEC 9658, 9679, 10034. *Pseudopaludicola* aff. *mystacalis*: UNNEC 9441-9445, 9447-9460, 9470, 9586-9587, 9597, 9643-9653, 9677, 10016-10019, 10358, 10383-10390, 10427-10435, 10441, 10978-10981.
- Microhylidae: *Elachistocleis bicolor*: UNNEC 09569-9572; 9589-9591; 9600-9601, 9680, 10962.

### Reptilia, Squamata

#### Amphisbaena

Amphisbaenidae: *Amphisbaena mertensi*: 9779, 9784, 10128, 10183, 10184, 10393, 10396-10399, 10414, 10420, 10521, 10967. *Amphisbaena microcephalum*: UNNEC 11440.

#### Sauria

Gymnophthalmidae: *Cercosaura schreibersii*: UNNEC 10129, 10130.

Leiosauridae: *Anisolepis longicauda*: UNNEC 10380.

Scincidae: *Notomabuya frenata*: UNNEC 9599.

Teiidae: *Ameivula* aff. *abalosi*: UNNEC 9588, 9594, 9657, 9683, 9765, 9766, 10194, 10195, 10590, 10960, 10963-10965, 10969, 10970, 10974, 10975, 11087-11089, 11099, 11119, 11120, 11123-11125, 11200, 11307, 11308, 11310. *Kentropyx viridistriga*: UNNEC 9790-9791, 10424, 11126-11128. *Teius oculatus*: UNNEC 9792, 9764, 10193, 10196, 10425.

Tropiduridae: *Tropidurus torquatus*: UNNEC 9592-93, 9654, 9502-9511; 9516-9520, 10968, 11198, 11199, 11233, 11309.

Liolaemidae: *Liolaemus azarai*: UNNEC 9489-9495, 9655-56, 9659-9666, 9682, 9767-9776, 10166, 10171-10172, 10181-10182, 10363-10365, 10416-10419, 10587-10589, 10951-10953, 10966, 10971-10973, 11100-11103, 11105, 11121, 11201-11210.

#### Serpentes

Typhlopidae: *Typhlops bronsgermanianus*: UNNEC 9685-9687, 9780, 10401, 10559, 10560.

Colubridae: *Atractus reticulatus*: UNNEC 10170, 10392, 10558. *Erythrolamprus almadensis*: UNNEC 9778, 10026, 10621. *Erythrolamprus jaegeri coraliventris*: UNNEC 10394-10395, 10591. *Erythrolamprus poecilogyrus*: UNNEC 10012, 10025, 10207, 10208. *Erythrolamprus semiaureus*: UNNEC 10443. *Helicops leopardinus*: UNNEC 10013 (juvenil), 10035, 10213, 10374, 11118. *Hydrops caesurus*: UNNEC 10402-10403 (juveniles). *Lygophis meridionalis*: UNNEC 10209. *Oxyrhopus guibei*: UNNEC 9603. *Oxyrhopus rhombifer rhombifer*: UNNEC 10132. *Phimophis guerini*: UNNEC 9702. *Philodryas patagoniensis*: UNNEC 9777, 10444. *Thamnodynastes hypoconia*: UNNEC 9673, 10375, 10400. *Xenodon dorbignyi*: UNNEC 10134. *Xenodon merremi*: UNNEC 9499. *Apostolepis dimidiata*: UNNEC 12232

Elapidae: *Micrurus altirostris*: UNNEC 10442.

Viperidae: *Bothrops alternatus*: UNNEC 10136, 10373. *Bothrops diporus*: UNNEC 9497, 9684, 9793, 10127, 10131, 10133, 10135, 10192, 10197-10199, 10362, 10415, 10421-10423, 10522, 10523, 10956-10959, 11117, 11122.

Recibida: 12 Noviembre 2013

Revisada: 22 Enero 2014

Aceptada: 20 Febrero 2014

Editor Asociado: A. Giraudo

© 2014 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>

## Ampliación del rango de distribución de *Tomodon orestes* Harvey y Muñoz, 2004 (Serpentes: Dipsadidae) para el territorio argentino

Freddy Burgos Gallardo<sup>1</sup>, Juan Carlos Stazzonelli<sup>2</sup>, Jorge Baldo<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Grupo FALCO, La Calandria 646, Barrio Los Perales (4600) San Salvador de Jujuy, Jujuy, Argentina.

<sup>2</sup> Instituto de Herpetología, Fundación e Instituto Miguel Lillo, (4000) Tucumán, Argentina.

<sup>3</sup> CONICET - Facultad de Ciencias. Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy, (4600) Jujuy, Argentina.

*Localidad.*— **MACN39806** Abra Cortadera, entre Santa Ana y Valle Colorado, departamento. Valle Grande, provincia de Jujuy. (-23,363629°, -65,056744°; 2796 m s.n.m.) Col.: Martín Pereyra, 16/02/2009. Colectada en ecotono entre un bosque de *Alnus acuminata* y pastizales de *Lamprothyrsus hieronymi*.

**FML25079** A° El Nogalar de la Serranías Centinela, cerca del Paraje El Fuerte, departamento Santa Bárbara, provincia de Jujuy. (-24,283052°, -64,381204°; 1881 m s.n.m.) Col.: Freddy Burgos, 09/01/2009. Colectada en un bosque de Mirtaceas con presencia de *Polylepis hieronymi* (Rosaceae) (Fig.1).

**FML01776** Parque Nacional El Rey, departamento. Anta, provincia de Salta. Col.: E. Richard. 1987. Datos originales sin georreferenciación.

**FML24713** Cuesta del Obispo, 57 km desde la plaza de Payogasta hacia Salta por ruta provincial N° 33, departamento. Cachi, provincia de Salta (-25,169167°, -65,833330°; 2792 m s.n.m.). Col.: Juan Carlos Stazzonelli, 25/02/2012. Colectada en ecotono



**Figura 1.** Ejemplar de *Tomodon orestes* depositado en colección herpetológica de Fundación Miguel Lillo. FML 25079. En ambiente de Bosque Montano con presencia de *Polylepis hieronymi*. Foto: Luis Calizaya.

no de pastizal con presencia de *Alnus acuminata*.

Los ejemplares estudiados están depositados en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (MACN) y del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina (FML).

Además de los citados precedentemente, se observaron, examinaron y fotografiaron otros ejemplares en cuatro localidades de la provincia de Jujuy. Margen del río Las Horquetas (-24,125840°, -65,484681°; 1840 m s.n.m.), observado y fotografiado al borde de un arroyo en bosque de *Alnus acuminata* y *Podocarpus parlatorei* (Fig. 2); proximidades de las Lagunas de Yala, departamento. Dr. Manuel Belgrano (-24,110283°, -65,477785°; 2087 m s.n.m.), observado y fotografiado en un ecotono entre el bosque de *Alnus acuminata* y arbustal de *Baccharis* sp. Parque Provincial Potrero de Yala, departamento Dr. Manuel Belgrano. Cerro Amarillo (-23,585194°, -64,867333°; 3261 m s.n.m.), Alto Calilegua, observado y fotografiado en Pastizales Montanos o de Neblina, con dominio de gramíneas amacolladas de los géneros *Festuca*, *Calamagrostis* y *Stipa* y céspedes cortos con gran diversidad de plantas herbáceas entre las que destacaban *Alchemilla* sp. Valle Morado, arroyo Pinal, nacientes del río Valle Morado (-23,512861°, -64,807778°; 1893 m s.n.m.), departamento Ledesma, observado y fotografiado en el interior de un bosque de Cedro Coya (*Cedrela lilloi*).

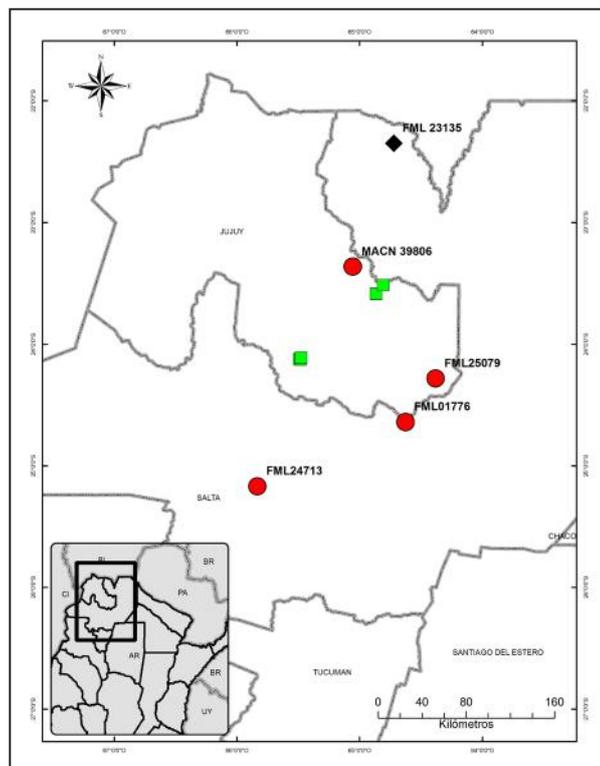
*Comentarios.*— El género *Tomodon*, está representado en Argentina por tres especies (Giraudó *et al.*, 2012). *Tomodon orestes* Harvey y Muñoz 2004, fue citada para una localidad limítrofe del noroeste argentino: Vallecito (-22,348888°, -64,723055°; 1.704 m s.n.m.), departamento de Santa Victoria, provin-



**Figura 2.** Ejemplar de *Tomodon orestes* examinado y liberado el 21 de Diciembre de 2006 en bosques de *Alnus*, al margen del río Las Horquetas, departamento Dr. Manuel Belgrano, Jujuy. Foto: José Segovia.

cia de Salta (Akmentins y Vaira, 2010). Esta especie fue descrita originalmente en base a especímenes colectados en los departamentos Chuquisaca, Cochabamba y Tarija, Bolivia.

En este trabajo se presentan nuevos registros para *T. orestes* extendiendo la distribución hacia el sur. Los caracteres de los ejemplares coinciden con



**Figura 3.** Localidades registradas para *Tomodon orestes* en Argentina. Círculos rojos: ejemplares depositados en colecciones herpetológicas. Cuadrados verdes: ejemplares observados en el campo. Rombo negro: primer registro para Argentina (Akmentins y Vaira, 2010).

los propuestos por Harvey y Muñoz (2004).

Se aportan así, nuevas localidades para *Tomodon orestes* en Argentina (Fig. 3), una especie categorizada Insuficientemente Conocida en la reciente categorización del estado de conservación de la herpetofauna de la República Argentina (Scrocchi y Kretzschmar, 2012). La localidad del ejemplar FML 24713, amplía la distribución de la especie 330 km al sur de la localidad más próxima previamente conocida en Vallecito, Salta (Akmentins y Vaira, 2010). El rango de distribución altitudinal observado en los ejemplares que se presentan en este trabajo, se encuentran entre los límites previamente publicados (Akmentins y Vaira, 2010; Harvey y Muñoz, 2004) oscilando entre 1700 y 3200 m s.n.m. aproximadamente.

Todos los registros fueron realizados principalmente en ambientes ecotonales de bosque montano y pastizales, habitando la especie en Argentina el distrito de los Bosques Montanos de la provincia fitogeográfica de las Yungas (Cabrera, 1994) o Bosques Boliviano-Tucumano (Navarro, 2011), en laderas de la Cordillera Oriental y en sectores elevados de las Sierras Subandinas. El Bosque Montano representa el piso ecológico de los “Bosques Nublados” propiamente dichos y limita ecotonalmente en su parte superior con los Pastizales de Neblina o Montanos, formando un paisaje de alta heterogeneidad estructural, dada por bosques en distintos estadios sucesionales, pastizales y céspedes con diferentes grados de presión antrópica (Brown, 1995; Arturi *et al.*, 1998; Grau y Veblen, 2000).

La franja altitudinal de los Bosques Montanos y Pastizales de Neblina se incluyen en el sistema de áreas protegidas existente en la región, pero a través de superficies muy pequeñas y completamente aisladas entre sí, teniendo un escaso aporte para su conservación (Brown, 1995). Especialmente para los Pastizales de Neblina, sería importante ampliar la superficie bajo algún estatus de protección legal.

### Agradecimientos

A M. Pereira, C. Sanconte y G. Nicolossi; a J. Segovia y L. Antequera por las fotografías. M. A Harvey por facilitarnos la bibliografía. A C. Martín y A. Vilte por la compañía en el campo. A G. Scrocchi por su ayuda en la identificación de los ejemplares y por sus aportes al trabajo.

### Literatura citada

Akmentins, M.S. & Vaira, M. 2010. Reptilia, Squamata, Dipsadidae, *Tomodon orestes*, Harvey and Muñoz. 2004: Distribution

- extension, new country record. *Check List* 6: 648-649.
- Arturi, M.F.; Grau, H.R.; Aceñolaza, P.G. & Brown, A.D. 1998. Estructura y sucesión en bosques montanos del Noroeste de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46: 525-532.
- Brown, A.D. 1995. Las selvas de montaña del noroeste de Argentina: problemas ambientales de importancia en su conservación: 9-18. *En*: Brown A.D., & H.R. Grau (eds.), Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. Proyecto de Desarrollo Agroforestal/ L.I.E.Y. Tucumán..
- Cabrera, A.L. 1994. Regiones Fitogeográficas Argentinas: 1-85. *En*: Kugler, W.F. (ed.), Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Tomo 2. 2a edición. Fascículo 1. ACME. Buenos Aires.
- Giraud, A.R.; Arzamendia, V.; Bellini, G.P.; Bessa, C.A.; Calamante, C.C.; Cardozo, G.; Chiaraviglio, M.; Costanzo, M. B.; Etchepare, E. G.; Di Cola, V.; Di Pietro, D.O.; Kretzschmar, S.; Palomas, S.; Nenda, S.J.; Rivera, P.C.; Rodríguez, M.E.; Scrocchi, G.J. & Williams, J.D. 2012. Categorización del estado de conservación de las Serpientes de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 303-326.
- Grau, H.R & Veblen, T.T. 2000. Rainfall, fire, vegetation dynamics in subtropical montane ecosystems in northwestern Argentina. *Journal of Biogeography* 27: 1107-1121.
- Harvey, M.B. & Muñoz, A. 2004. A new species of *Tomodon* (Serpentes: Colubridae) from high elevation in the bolivian andes. *Herpetologica* 60: 364-372.
- Navarro, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patino. CEDSIP. Santa Cruz.
- Scrocchi, G. y Kretzschmar, S. 2012. *Tomodon orestes* (Harvey & Muñoz, 2004). *En*: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de taxones. Serpientes. *Cuadernos de Herpetología* 26 (supl. 1): 367.

Recibida: 25 Junio 2013

Revisada: 12 Septiembre 2013

Aceptada: 22 Octubre 2013

Editor Asociado: A. Giraud

© 2013 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>



## Confirmación de la presencia de *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812) (Testudines, Chelidae) en la provincia de Misiones, Argentina

Rodrigo Cajade<sup>1</sup>, Federico Marangoni<sup>2</sup>, José Miguel Piñeiro<sup>1</sup>, Blanca B. Álvarez<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Herpetología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste, (3400) Corrientes, Argentina.

<sup>2</sup>Instituto de Biología Subtropical (IBS) UNaM-CONICET, Laboratorio de Genética Evolutiva. Félix de Azara 1552, 6to Piso, (3300) Posadas, Misiones, Argentina.

**Localidad.**— *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812). República Argentina provincia de Misiones, departamento Capital (27° 21' 48.59" S; 55° 56' 30.71" O, Fig. 1). Colectores: Rodrigo Cajade, Federico Marangoni y José Miguel Piñeiro. El día 13 de Julio de 2013 a las 16:00 hs se colectó un individuo adulto, que fue depositado en la Colección Herpetológica del Laboratorio de Genética Evolutiva (LGE 6420), Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Misiones.

**Comentarios.**— La familia Chelidae comprende 15 géneros de tortugas de agua dulce (Uetz y Hošek, 2013), de los cuales cuatro se hallan presentes en Argentina (Prado *et al.*, 2012): *Acanthochelys* Gray (1873), *Hydromedusa* Wagler (1830), *Mesoclemmys* Gray (1873) y *Phrynops* Wagler (1830). El género

*Phrynops* incluye cuatro especies de tortugas de distribución sudamericana (McCord *et al.*, 2001), de las cuales tres especies habitan en Argentina: *Phrynops hilarii* (Duméril y Bibron, 1835), *P. geoffroanus* (Schweigger, 1812) y *P. williamsi* (Rhodin y Mittermeier, 1983). *Phrynops geoffroanus* es la especie con distribución continental más amplia del género, registrándose poblaciones de esta especie en Argentina, Brasil, Colombia, Ecuador, Paraguay y Perú (Van Dijk *et al.*, 2012). La presencia de *P. geoffroanus* en la provincia de Misiones, República Argentina, fue sugerida en varias oportunidades (Bertoni, 1925; Freiberg, 1938; 1970; 1977) y recientemente por Van Dijk *et al.*, (2012). Sin embargo, ninguna de estas menciones cuenta con especímenes en colecciones que confirmen la presencia de *P. geoffroanus* en esta provincia. Según la categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina *P. geoffroanus* se halla registrada en Argentina únicamente para la provincia de Corrientes (Prado *et al.*, 2012). En esta comunicación confirmamos la presencia de *P. geoffroanus* para la provincia de Misiones, documentada con un ejemplar testigo colectado (LGE 6420).

El espécimen LGE 6420 fue pescado en la desembocadura del arroyo Antonica en el Río Paraná en la zona oeste de la ciudad de Posadas (Fig. 2). En este sitio, la desembocadura del arroyo Antonica forma un subembalse de aproximadamente 41 ha, originado por el aumento de la cota del embalse de la represa binacional Yacretá, producido en los últimos tres años. En el sector proximal de la desembocadura del arroyo, el subembalse posee un perímetro cubierto por una faja de uno a tres metros de camalotes de la especie *Eichhornia crassipes*, que delimitan un espejo de agua con abundante vegetación hidrófita radicante sumergida. El espécimen



**Figura 1.** Distribución geográfica de *Phrynops geoffroanus* en Argentina (triángulos amarillos = registros previos en la provincia de Corrientes, Baldo *et al.*, 2007; rombo rojo = primer registro para la provincia de Misiones, LGE 6420). En coloración gris se señala la porción sur de la distribución geográfica potencial de *Phrynops geoffroanus* según McCord *et al.* (2001).



**Figura 2.** Sector proximal (derecha) y distal (izquierda) del espejo de agua formado en la desembocadura del arroyo Antonica.

LGE 6420 fue identificado como *P. geoffroanus* por presentar el plastrón y el borde interno del caparacho de coloración rojiza con manchas negras (Fig. 3), presencia de una línea oscura desde la nariz hasta los hombros, pasando a través de las órbitas y el borde superior del tímpano, presencia de una segunda línea oscura cubriendo la mandíbula superior hasta el borde posterior inferior del tímpano, y patrón de numerosas líneas oscuras en la garganta



**Figura 3.** Caparazón (arriba) y plastrón (abajo) de *Phrynops geoffroanus* (LGE 6420).

(Fig. 4) (Bonin *et al.*, 2006). Su caparazón presenta una longitud de 23,5 cm y un ancho máximo de 17,5 cm; mientras que el plastrón presenta una longitud de 20 cm y un ancho máximo de 11 cm.

*Phrynops geoffroanus* es una especie considerada “Insuficientemente Conocida” en Argentina (Prado *et al.*, 2012) y de preocupación menor (“Least Concern”) a nivel global (Van Dijk *et al.*, 2012). Su presencia en Argentina fue recientemente confirmada para la provincia de Corrientes en base a tres especímenes colectados en el río Paraná, en la localidad de Ituzaingó, y un espécimen colectado en la localidad de Puerto Valle (Baldo *et al.*, 2007). El registro del presente trabajo se ubica a 74 km en línea recta hacia el noreste del registro previo conocido para Argentina (Baldo *et al.*, 2007), ampliando su rango de distribución en este país, y llenando un espacio en la distribución geográfica de la especie. El estado de las poblaciones de esta especie en Argentina es desconocido. Según los pobladores aledaños al arroyo Antonica, la pesca de tortugas es frecuente en la desembocadura de este arroyo. Nuevos relevamientos serán necesarios para determinar si existe en este sitio una población establecida de *P. geoffroanus*. El hallazgo de *P. geoffroanus* asociado al río Paraná sugiere la probable presencia de esta especie en otros puntos geográficos de este río y arroyos tributarios. El registro de *P. geoffroanus* para la provincia de Misiones se halla incluido dentro del rango potencial de distribución geográfica propuesto para la especie (Fig. 1, McCord *et al.*, 2001).

#### Agradecimientos

A Marianela Bordoy por la ayuda brindada durante el trabajo de campo. Este trabajo fue parcialmente financiado con una beca posdoctoral otorgada por CONICET a Rodrigo Cajade.



**Figura 4.** Detalles de la cabeza de *Phrynops geoffroanus* (LGE 6420) en vista lateral (izquierda) y ventral (derecha).

### Literatura citada

- Baldo, D.; Martínez, P.; Boeris, J.M. & Giruado, A.R. 2007. Reptilia, Chelonii, Chelidae, *Phrynops geoffroanus* Schweigger, 1812 and *Mesoclemmys vanderhaegei* (Bour, 1973): Distribution extension, new country record, and new province records in Argentina. *CheckList* 3: 348-352.
- Bertoni, A.W. 1925. Nuevos quelonios paraguayos. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 2: 71.
- Bonin, F.; Devaux, B. & Dupré, A. 1996. Toutes les tortues du monde. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- Freiberg, M.A. 1938. Catalogo sistemático y descriptivo de las tortugas argentinas. *Memorias del Museo Entre Ríos, Paraná, Zoología* 9: 1-23.
- Freiberg, M.A. 1970. Validez específica de *Phrynops hilarii* (D. et B.) (Testudines, Chelidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Zoología* 10: 189-197.
- Freiberg, M.A. 1977. Reptilia. Testudines o Chelonia. *Fauna de agua dulce de la República Argentina* 42: 1-55.
- McCord, W.P.; Joseph-Ouni, M. & Lamar, W.W. 2001. A taxonomic reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Revista de Biología Tropical* 49: 715-764.
- Prado, W.S.; Waller, T.; Albareda, T.D.; Cabrera, M.R.; Etchepare, E.; Giruado, A.R.; González Carman, V.; Prosdociami, L. & Richard, E. 2012. Categorización del estado de conservación de las tortugas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 375-388.
- Uetz, P. & Hošek, J. 2013. The Reptile Database. Disponible en: <<http://www.reptile-database.org>>. Último acceso: 1 agosto 2013.
- Van Dijk, P.P.; Iverson, J.B.; Shaffer, H.B.; Bour, R. & Rhodin, G.J. 2012. Turtles of the World, 2012 Update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. 243-328. *Err: Rhodin, A.G.J.; Pritchard, P.C.H.; Van Dijk, P.P.; Saumure, R.A.; Buhlmann, K.A.; Iverson, J.B. & Mittermeier, R.A. (eds). Conservation biology of freshwater turtles and tortoises: A compilation project of the IUCN/ SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs* 5.

Recibida: 03 Agosto 2013  
 Revisada: 22 Agosto 2013  
 Aceptada: 12 Septiembre 2013  
 Editor Asociado: M. Cabrera

© 2013 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>



## First record of the globally-threatened Cerrado endemic snake *Philodryas livida* (Amaral, 1923) (Serpentes, Dipsadidae) from Paraguay, and the importance of the Reserva Natural Laguna Blanca to its conservation

Paul Smith<sup>1,2</sup>, Pier Cacciali<sup>2</sup>, Norman Scott<sup>3</sup>, Hugo del Castillo<sup>4</sup>, Helen Pheasey<sup>2</sup>, Karina Atkinson<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Fauna Paraguay, Encarnación, Paraguay.

<sup>2</sup> Para La Tierra, Reserva Natural Laguna Blanca, Santa Rosa del Aguaray, San Pedro, Paraguay.

<sup>3</sup> Smithsonian Institution, P. O. Box 307, Creston, California, 93432, USA.

<sup>4</sup> Guyra Paraguay, Gaetano Martino Nro. 215 esq. Tte. Ross., Asunción, Paraguay.

*Locality.*— Paraguay. Reserva Natural Laguna Blanca (RNLB), Departamento San Pedro. (23°46'52.6"S, 56°17'28.9"W). RNLB is a 804 hectare reserve consisting of over 400 hectares of near pristine Cerrado, a patch of degraded Atlantic Forest, and areas of transitional semi-deciduous, semi-humid gallery forest. The four main Cerrado ecotopes are present at RNLB and grow on a predominately sandy substrate (Eiten, 1972; 1978). The reserve is based around an eponymously-named freshwater lake of 157 hectares which, geologically-speaking, is possibly the only true lake in Paraguay (Guyra Paraguay, 2008).

A specimen of *Philodryas livida* was found sunning itself half-coiled on a patch of open sandy soil in campo limpio Cerrado within RNLB at around 10 am on 24 March 2011. The snake flattened itself against the ground when approached, but did not try to flee until capture was attempted, when it headed directly for a nearby hole in a low termite mound. The specimen was collected under permit 03/11 issued by the Secretaría del Ambiente, and is deposited in the Para La Tierra collection, Laguna Blanca, Departamento San Pedro (CZPLT 131). Additional images and a video of the live specimen are stored in the FAUNA Paraguay (2012) photo database (FPREP 775-781). The specimen is a male and shows the typical coloration of the species, quite distinct from all other members of the genus. Identification was confirmed by means of the pholidosis. Scale counts are as follows: dorsal scale rows 17-17-15, ventrals 172 (range 148-168, n=19; Thomas and Fernandes, 1996), and subcaudals 71 divided (range 66-86, n=19; Thomas and Fernandes, 1996). SVL 530 mm, tail 163. The number of ventral scales for this specimen is slightly higher than previously recorded for this species.

*Comments.*— *Philodryas livida* (Amaral, 1923), is a rarely-recorded xenodontine snake that was described in the monotypic genus *Platyinon* (Amaral, 1923). Thomas and Fernandes (1996) merged *Platyinon* with *Philodryas* on the basis of meristic data and hemipenial morphology. Although the type locality was originally cited as the Brazilian city of Dorizon, state of Paraná, this was later corrected to the locality of Guaicurús, in the Brazilian state of Mato Grosso do Sul (Amaral, 1925), and to date there are still no records from Paraná.

*Philodryas livida* is rare in collections and is known only from a handful of specimens in the Cerrado belt of Brazil, with published records from São Paulo, Goiás, Mato Grosso, and Mato Grosso do Sul (Amaral, 1925; Amaral, 1977; Thomas and Fernandes, 1996; Valdujo *et al.*, 2009). IUCN classifies the species as Vulnerable because of its restricted and fragmented range, severe threats to its preferred habitat, and a paucity of recent records even in well-sampled areas. It is considered endemic to the southern portion of the Cerrado (the upper Paraná basin), the most modified region of the greatly fragmented Neotropical Savanna habitat that covers much of central Brazil, a small area of eastern Bolivia, and extreme northeastern Paraguay (Eiten, 1978). It has been estimated that just 16% of the original Cerrado habitat remained in 2008, and forecasts estimate that this will dwindle to just 8% by 2018. Urgent conservation measures have been recommended in order to ensure the survival of *P. livida*, though no species specific conservation measures are currently in place and less than 1% of its known range lies within protected areas (Nogueira, 2010).

All known specimens are from open areas in campos cerrados habitat or in transition zones from

Cerrado to sub-humid deciduous forest (Thomas and Fernandes, 1996). A single specimen is from Porto Esperança, Mato Grosso do Sul, a locality which lies well within the Pantanal wetlands, but Thomas and Fernandes (1996) commented that this may have been a shipment point rather than a true locality. All recent records are from the municipality of Mineiros (Parque Nacional Emas), in the state of Goiás (Valdujo *et al.*, 2009). The specimen reported here is the first record of this species in Paraguay, the first documented record outside of Brazil and the most southerly record to date (Fig. 1). It extends the species' known range within the Cerrado ecoregion by almost 404 km to the southwest of the closest known record at Campo Grande, Mato Grosso do Sul (20°28'S; 54°37'W) (Thomas and Fernandes, 1996).

The species might reasonably be assumed to be present in suitable habitat in other areas in Paraguay, forming a more or less continuous distribution between its known Brazilian range. However, given the rarity of specimens in collections, the apparently patchy distribution throughout the Brazilian Cerrado, and the limited amount of Cerrado in Paraguay, this species is likely to be critically endangered at national level. Considering the current state of habitat destruction within the Cerrado region, the less than adequate coverage of it within protected areas, and the apparent rarity of this species throughout its range, the conservation of the population at RNLB assumes special significance. The RNLB was declared a Natural Reserve on 3 February 2010 for a limited period of just five years (Decreto 3893,

Artículo 26 of Protected Areas Law 352/94), but consolidating its long term conservation should now be a national conservation priority.

Though relatively small, the importance of the RNLB for conservation in Paraguay should not be underestimated. It was declared an Important Bird Area by Birdlife International (IBA PY021- Guyra Paraguay 2008) due to the extraordinarily high number of globally (11) and nationally (47) threatened bird species occurring within the reserve. Early indications from ongoing herpetological inventories suggest that it is also an area of national and international importance for the conservation of reptiles and amphibians, and a series of species, several previously considered to be endemic to Brazil, have recently been recorded there by fieldworkers from Para La Tierra Ecological Station based permanently within the reserve (Smith *et al.*, 2012, Cacciali *et al.*, 2013, Smith *et al.*, 2013a, b).

### Acknowledgements

We thank all the volunteers and staff at Para La Tierra Biological Station for all their efforts. Thanks to the SEAM for their continued support of scientific research in Paraguay and to the reserve owner Malvina Duarte for her forward thinking and active attempts to conserve the Cerrado.

### Literature cited

- Amaral, A. 1923. New genera and species of snakes. *Proceedings of the New England Zoological Club* 8: 85-125.  
Amaral, A. 1925. Ophidios de Matto Grosso (Contribuição II



**Figure 1.** a. Collection locality for *Philodryas livida*. PARAGUAY: San Pedro: Reserva Natural de Laguna Blanca, Municipality of Santa Barbara (CZPLT 131). b. *Philodryas livida* (CZPLT 131) from Reserva Natural Laguna Blanca, San Pedro, Paraguay (Photo by Paul Smith).

- para o conhecimento dos ophidios do Brasil). *Comissão de Linhas Telegráficas Estratégicas de Matto Grosso ao Amazonas, Publicação 84, Anexo 5, História Natural, Zoologia*: 1-29.
- Amaral, A. 1977. Serpentes do Brasil. Edições Melhoramentos, São Paulo.
- Cacciali, P., Smith, P., Källberg, A., Pheasey, H. & Atkinson, K. 2013. Reptilia, Squamata, Serpentes, *Lygophis paucidens* Hoge, 1952: First record for Paraguay. *Check List* 9: 131-132.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-341.
- Eiten, G. 1978. Delimitation of the Cerrado concept. *Vegetatio* 36: 169-178.
- Fauna Paraguay. 2012. *Philodryas livida* image gallery. Available at: <<http://www.faanaparaguay.com/philodryaslivida.html>> Last accessed on: 21 November 2011.
- Guyra Paraguay. 2008. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves del Paraguay. Guyra Paraguay, Asunción.
- Nogueira, C. 2010. *Philodryas livida*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. Available at: <<http://www.iucnredlist.org>>. Last accessed on: 2 March 2012.
- Smith, P., Cacciali, P., Atkinson, K., Pheasey, H. & Motte, M. 2012. New distributional records of amphibians for Departamento San Pedro, Paraguay (Amphibia). *Check List* 8: 903-907.
- Smith, P., Scott, N., Cacciali, P., Atkinson, K. & Pheasey, H. 2013a. Confirmation of the presence of *Philodryas nattereri* STEINDACHNER, 1870 in Paraguay. *Herpetozoa* 26: in press.
- Smith, P., Scott, N., Cacciali, P. & Atkinson, K. 2013b. *Rhachidelus brazili* (Squamata: Serpentes): First records from Paraguay and clarification of the correct spelling of the generic name. *Salamandra* 49: 56-58.
- Thomas, R.A. & Fernandes, R. 1996. The taxonomic status of *Platyinion lividum* Amaral, 1923 (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Herpetologica* 52: 271-275.
- Valdujo, P.H., Nogueira, C.C., Baumgarten, L., Rodrigues, F.H.G., Brandão, R.A., Eterovic, A., Ramos-Neto, M.B. & Marques, O.A.V. 2009. Squamate reptiles from Parque Nacional das Emas and surroundings, Cerrado of central Brazil. *Check List* 5: 405-417.

Recibida: 06 Marzo 2013

Revisada: 12 Abril 2013

Aceptada: 24 Abril 2013

Editor Asociado: A. Giraudo

© 2013 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>



# Normas de autor de CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA

## Alcance y Política Editorial

CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA es una revista multi-disciplinaria que lidera en Argentina la publicación de trabajos científicos relacionados con Anfibios y Reptiles, abarcando tópicos como: sistemática, taxonomía, anatomía, fisiología, embriología, evolución, ecología, genética, comportamiento, conservación, paleontología, etc. Comprende las siguientes secciones: TRABAJOS, NOTAS, PUNTOS DE VISTA, NOVEDADES ZOOGEOGRÁFICAS y NOVEDADES BIBLIOGRÁFICAS. Los idiomas aceptados son castellano, portugués e inglés.

CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA se publica dos veces al año y está disponible tanto en formato papel como en la versión en línea para miembros de la *Asociación Herpetológica Argentina* y suscriptores de la revista.

## Envío de Manuscritos

La revista cuenta con un sistema de envío en línea de los manuscritos. Para ello, los autores deben registrarse en el siguiente sitio <ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/login> y seguir las instrucciones que allí se detallan para el envío electrónico. Los manuscritos que no sigan el estilo editorial no serán considerados para su publicación y serán devueltos a los autores. Números recientes de CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA pueden ser consultados antes de enviar un manuscrito. A partir de 2011, el formato de la revista ha sufrido cambios sustanciales que se solicita sean tenidos en cuenta. La última versión de Normas de Autor y Artículos están disponibles en <ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/index>.

## Presentación de Manuscritos

Los trabajos deben ser originales y no deben haber sido enviados simultáneamente, o haber sido aceptados en otra revista. Los trabajos serán sujetos a revisión por dos o más revisores. Preferiblemente el manuscrito consistirá de un archivo incluyendo el texto, en formato Word o RTF. Las imágenes se enviarán en archivos independientes con formato JPG o TIF; durante el proceso de revisión se aceptarán gráficos de menor calidad. Si el trabajo es aceptado, deberá enviarse los gráficos en buena calidad, en formatos TIFF o JPG. CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA es una publicación que no cobra a los autores por su

publicación a excepción de manuscritos que contengan un número elevado de fotografías o gráficos en color que pueden convertirse a escalas de grises en la versión impresa o estipular un pago con los autores de acuerdo a los costos de edición de cada trabajo.

**MANUSCRITO.**- Los manuscritos deberán ser redactados a doble espacio, dejando márgenes amplios y numerando tanto las páginas como las líneas de texto en forma continua a partir del resumen y hasta las leyendas de tablas y figuras (sin reiniciar la numeración en cada página). Se debe dejar sangría al comienzo de cada párrafo. No separar párrafos entre sí con espacios extras. Los nombres científicos deben ir en itálica, los grupos taxonómicos (Ejemplo; Squamata: Teiidae) y referencias geográficas con la primera letra en mayúscula. Los títulos deben ir solamente con la primera letra en mayúscula y sobre el margen izquierdo, los subtítulos en minúscula y negrita sobre el margen izquierdo. La primera página debe indicar: 1) Título completo con la primera letra en mayúsculas y el resto en minúsculas; 2) Nombre completo de los autores (Nombre y Apellido consecutivamente) sólo con mayúsculas la primera letra del nombre y del apellido con superíndice numérico para indicar la dirección; 3) Direcciones de los autores incluyendo una dirección de correo electrónico solamente para el autor para la correspondencia; 4) Nombre del o los autores abreviado para encabezado de página (si es uno o dos nombres indicar inicial y apellido en mayúscula; si son tres o más indicar la inicial del primer nombre y el apellido del primer autor en mayúscula seguido de *et al.*) seguido del Título abreviado (no más de cuarenta caracteres contando los espacios).

Los TRABAJOS y PUNTOS DE VISTA deben estructurarse de la siguiente manera: Título, Autor o autores, Resumen, Abstract, Introducción, Materiales y Métodos, Resultados (pudiendo ser Resultados y Discusión, o Resultados, Discusión y Conclusiones), Agradecimientos (opcional), Literatura citada, Leyendas de Tablas y Figuras y Tablas y Figuras (ambas con la numeración correspondiente a las leyendas).

**Título:** Debe ser breve, autoexplicativo.

**Resumen:** Debe ser conciso, describiendo los principales resultados y las conclusiones; deben evitarse las citas bibliográficas. La extensión no debe superar

las 300 palabras.

**Palabras clave:** hasta cinco y preferentemente que no figuren en el título. Cada una debe ir en mayúsculas y separadas por punto y coma.

**Abstract:** Debe llevar el mismo contenido que el Resumen pero en idioma inglés.

**Key words:** Debe llevar el mismo contenido que las Palabras clave pero en idioma inglés.

**Referencias bibliográficas en el texto:** el formato a seguir será: Apellido del/los autor/es en mayúsculas y minúsculas con el año separado por una coma y todo entre paréntesis. Cuando se trate de dos autores, ambos apellidos estarán separados por “y”. Ejemplo: (Reig y Limeses, 1963). Cuando sean más de dos autores, debe indicarse el apellido del primero seguido de “*et al.*”. Ejemplo: (Reig *et al.*, 1990). En el texto, las listas de autores deben ordenarse cronológicamente (separados por “;”).

**Agradecimientos:** deben ser breves e incluir las fuentes de financiamiento si las hubiere. Si el estudio requiere de permisos legales el organismo que otorgó los permisos debe indicarse y la identificación del permiso si existiere (números o códigos). Las referencias personales deben indicarse con el Apellido y la inicial del primer nombre solamente.

**Literatura citada:** debe estar en orden alfabético, sin números. El o los apellidos deben escribirse con mayúsculas y minúsculas. Para las publicaciones periódicas el formato a seguir será: en primer lugar el apellido del primer autor, coma, seguido por las iniciales de su nombre seguidas por un punto y sin espacios entre las iniciales; luego el apellido del siguiente autor seguido por las iniciales de los nombres; los autores se separan con puntos y comas y el último con “&”. Luego del último autor punto, año de publicación, punto, título del artículo, punto, nombre completo de la revista en *itálica*, volumen, dos puntos y páginas separadas por un guión. El nombre de la revista se escribe completo y en *itálica*. Ejemplo:

Vega, L.E.; Chañi, J.M. & Trivi de Mandri, M. 1988. Observations on the feeding habits of *Ameiva ameiva* (Sauria: Teiidae). *Herpetological Review* 19: 53-54.

Los libros o publicaciones no periódicas seguirán el siguiente formato: Autor, año. Título. Editor y/o editorial, Ciudad de edición. Ejemplo:

Pisanó, A. & Barbieri, F.D. 1977. Anatomía Compa-

rada de los Vertebrados, Eudeba. Buenos Aires. Si es capítulo de libro debe ir: Autor. Año. Título del capítulo: páginas del capítulo. «*En:*» Editor/es seguido de (ed/s.), Título del libro. Editorial, Ciudad de edición. Ejemplo:

Campbell, H.W. & Christman, S.P. 1982. Field Techniques for Herpetofaunal Community Analysis: 193-200. *En:* Scott, N.J. Jr. (ed.), *Herpetological communities: A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and Herpetologists' League, August 1977*. U.S. Fish and Wildlife Service Research Report 13. Washington, D.C.

Si es un recurso publicado en internet, y suficientemente reconocido como material válido de consulta debe ir: Autor, año. Título. Versión (fecha de la versión si la tuviere). «Disponible en: » (dirección <http://>). Último acceso: (fecha de la última visita a la página o al recurso. Ejemplo:

Frost, D.R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Disponible en: <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>>. Último acceso: 12 mayo 2011.

Los resúmenes de Congreso, Jornadas o Reuniones que no hayan sido publicados en revistas periódicas o Anales de Congresos que posean ISBN o ISSN no serán consideradas como citas y deberán indicarse en el cuerpo del texto como comunicaciones personales o datos no publicados.

**Leyendas de Tablas y Figuras:** Deben referirse primero las tablas y luego las figuras.

**Tablas:** comprenden datos numéricos o alfanuméricos. Deben ser elaboradas utilizando un editor de texto que permita construir tablas y no utilizar tabulaciones ni espaciados para separar columnas. No incluya líneas verticales. Consulte un formato de Tabla publicado en un artículo reciente de Cuadernos para seguir el formato. Las tablas deben estar numeradas correspondiendo al número de las leyendas. En el texto deben citarse con la primera letra en mayúscula. Ej.: Las especies se distribuyeron diferencialmente en sectores bajos o altos (Tabla 1). **Figuras:** Comprenden los dibujos, mapas, gráficas o fotos. Como originales se aceptarán imágenes digitalizadas con un mínimo de 300 ppi y en for-

mato TIF o JPG. La numeración de las figuras debe corresponder a sus leyendas. El tamaño de las figuras no debe exceder de 30 x 20 cm; las proporciones deseadas son 1,5 x 1. Si varios gráficos se reúnen en una misma Figura deben ser lo más homogéneos posibles (mismas escala de ejes y evitar repetir títulos de ejes). Explicar todos los símbolos utilizados. Se permite el envío de imágenes en color. En el texto deben citarse con la primera letra en mayúscula y abreviado. Ej: Sólo en un sitio no fue registrada ninguna especie (Fig. 1).

Las **NOTAS** no deben dividirse en secciones, salvo la de los Agradecimientos y la Literatura citada que deben tener el mismo formato indicado arriba. No llevan resumen ni abstract.

Las **NOVEDADES ZOOGEOGRÁFICAS** deberán estructurarse de la siguiente forma:

*Título:* Incluyendo el nombre científico del taxón, con mención del autor del taxón.

*Autor(es):* Nombre, dirección profesional, correo electrónico del autor para correspondencia.

*Localidad:* debe hacer mención del País, Provincia, Departamento, Localidad, y Coordenadas geográficas (o coordenadas de un sitio cercano). Pueden mencionarse más de una localidad relacionada. Fecha de colección. Colector. Colección de depósito y número del ejemplar de referencia: (dar preferencias a los acrónimos sugeridos por Levinton *et al.*, (Copeia, 1985 (3): 802-832). Los autores son los responsables de la correcta identificación del material. *Comentarios:* Deben ser breves, de índole biogeográfica (extensión de rango), que complementen los

datos de captura (microhábitat, comportamientos, etc.) y bibliografía en la que se basan (v. g. última revisión).

*Literatura citada:* debe tener el mismo formato indicado más arriba.

Es política de CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA y de la Asociación Herpetológica Argentina hacer referencia concreta del material biológico examinado; por ello debe consignarse al menos material de referencia (Voucher) e institución pública donde está depositado el mismo. Los acrónimos deberán seguir cuando sea posible Levinton *et al.* (op. cit.).

### **Publicación**

El autor principal o el que indicaren como autor para correspondencia recibirá un archivo PDF de su trabajo para uso personal. Está permitido que los autores pongan a libre disposición en sus sitios web personales una copia exacta de la versión PDF del artículo enviado por el Editor.

### **Copyright**

Es condición fundamental que el manuscrito enviado no haya sido publicado en otro lugar con anterioridad y que no haya sido enviado simultáneamente a otra revista. Al enviar un manuscrito el autor acuerda mantiene sus derechos y otorga licencia para que los artículos publicados en Cuadernos de Herpetología sean de acceso abierto y distribuidos bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución- No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>

