

ISSN 0326 - 551X (impresa)

ISSN 1852 - 5768 (en línea)

CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA

VOLUMEN 29 - NUMERO 1 - MAYO 2015

ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/



Revista de la
Asociación Herpetológica Argentina

Asociación Herpetológica Argentina

Presidente: Javier Goldberg

Vicepresidente: Diego Baldo

Secretaria: Mariana Pueta

Prosecretario: J. Sebastián Barrionuevo

Tesorera: Silvia Quinzio

Vocales Titulares: Daiana Paola Ferraro, Vanesa Arzamendia

Vocal Suplente: Marcelo Fabián Bonino,

Junta Revisora de Cuentas: Marta Duré, Samanta Cairo

CUADERNOS de HERPETOLOGÍA

Una publicación semestral de la Asociación Herpetológica Argentina (Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy, Alberdi 47 - CP 4600, S. S. de Jujuy, Argentina). Incluye trabajos científicos relacionados con todos los aspectos de la investigación en Anfibios y Reptiles, abarcando tópicos como: sistemática, taxonomía, anatomía, fisiología, embriología, ecología, comportamiento, zoogeografía, etc. Comprende las siguientes secciones: **Trabajos, Puntos de Vista, Notas, Novedades Zoogeográficas y Novedades Bibliográficas**. Publica en formato digital online y en formato impreso artículos científicos originales asegurando a los autores un proceso de revisión por evaluadores externos sólido y transparente más una alta visibilidad internacional de sus trabajos. Para los lectores, se garantiza el acceso libre a los artículos. Los idiomas aceptados son castellano, portugués e inglés.

Comité Científico

Robert Espinoza

California State University,
California, EE.UU.

Taran Grant

Universidade Católica do Rio Grande
do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil

Fernando Lobo

Instituto de Bio y Geociencias del
NOA, Salta, Argentina

Lee Fitzgerald

Texas A&M University, College
Station, Texas, EE.UU.

Célio F. B. Haddad

Instituto de Biociências, UNESP, Rio
Claro, São Paulo, Brasil

Gustavo Scrocchi

Fundación Miguel Lillo, Tucumán,
Argentina

Darrel Frost

American Museum of Natural
History, New York, EE.UU.

Esteban O. Lavilla

Fundación Miguel Lillo, Tucumán,
Argentina

James A. Schulte II

Clarkson University, Potsdam, NY,
EE.UU.

Director

Marcos Vaira

Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy,
Alberdi 47, (4600) Jujuy, Argentina / director.cuadherpetol@gmail.com

Editores Asociados

David Buckley

Departamento de Biodiversidad y
Biología Evolutiva Museo Nacional de
Ciencias Naturales, Madrid, España

Julián Faivovich

Museo Argentino de Ciencias
Naturales "Bernardino Rivadavia"
Buenos Aires, Argentina

John O. Reiss

Department of Biological Sciences,
Humboldt State University, Arcata,
CA, Estados Unidos de Norteamérica

Mario R. Cabrera

Departamento Diversidad Biológica y
Ecología Universidad Nacional de
Córdoba, Córdoba, Argentina

Alejandro Giraudo

Instituto Nacional de Limnología
CONICET, Universidad Nacional del
Litoral, Santa Fe, Argentina

Alex Richter-Boix

Evolutionary Biology Centre, Uppsala
Universitet, Norbyvägen, Uppsala,
Suecia

Santiago Castroviejo-Fisher

Pontificia Universidade Católica do
Rio Grande do Sul, Porto Alegre,
Brasil

Carlos A. Navas

Departamento de Fisiologia, Instituto
de Biociências, Universidade de São
Paulo, São Paulo, Brasil

Miguel Tejedo

Departamento de Ecología Evolutiva
Estación Biológica de Doñana, EBD-
CSIC Sevilla, España

Ana Lucia da Costa Prudente

Museu Paraense Emilio Goeldi,
Belém, Estado do Pará, Brasil

Paola Peltzer

Universidad Nacional del Litoral,
Santa Fe, Argentina

María Florencia Vera Candiotti

Instituto de Herpetología, Dirección
de Zoología, Fundación Miguel Lillo,
Tucumán, Argentina

Classius de Oliveira

Universidade Estadual Paulista Júlio
de Mesquita Filho, Sao Jose do Rio
Preto, SP - Brasil

Sebastián Quinteros

Instituto de Bio y Geociencias del
NOA, Salta, Argentina

Ilustración de tapa:

Caiman yacare llamado comúnmente yacaré negro, esta especie se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica. En los Esteros del Iberá en la provincia de Corrientes, sus poblaciones son muy numerosas por lo que es muy común verlos sobre los embalsados tomando sol. Ver: Ingaramo *et al.* pp. 177-178. **Foto:** María del Rosario Ingaramo.

Volumen 29 - Número 1 - Mayo 2015

CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA

Revista de la Asociación Herpetológica Argentina

Discovery of two new species of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Patagonia, Argentina, and occurrence of melanism in the *patagonicus* group

Fernando Lobo¹, Santiago Javier Nenda²

¹ Instituto de Bio y Geociencias del NOA, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)–Universidad Nacional de Salta, Avenida Bolivia 5150, 4400–Salta, Argentina.

² División Herpetología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”-CONICET, Avenida Ángel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina

Recibido: 03 Abril 2014

Revisado: 12 Mayo 2014

Aceptado: 25 Junio 2014

Editor Asociado: A. S. Quinteros

ABSTRACT

Comprehensive studies recently published on the evolution and systematics of *Phymaturus* (morphological and molecular ones) revealed not only a historical pattern and subclades within the traditional *P. palluma* and *P. patagonicus* species groups but also a still not fully understood unsuspected diversity. Several populations in northern and southern Argentina may represent independent lineages that deserve formal description. Two of these populations were studied for the present contribution and are easily distinguished from all the other species in the genus. One of these populations is from Río Negro province and belongs to the *P. patagonicus* group; it exhibits a unique dorsal color pattern and several individuals are melanic, a characteristic never reported before for the genus, with the exception of *P. tenebrosus*. A careful examination of melanic individuals revealed the same dorsal pattern as that of non-melanic ones, although it is obscured. We also report the discovery of melanic individuals of two other species that are probably closely related: *P. ceii* and *P. sitesi*. The melanism found in the *P. patagonicus* group differs from the head melanism of males in certain species of the *P. palluma* group because in the former group melanism is not determined by sexual dimorphism and involves the whole animal. The other population studied in this contribution belongs to the *P. palluma* group and is described as a new species because its color pattern and scalation differ from those of all the other members of the *P. palluma* group. Finally, we discuss the position of these new lizard species in the context of the available phylogenetic hypothesis and the occurrence and evolution of melanism in the *P. patagonicus* group.

Key words: Lizard, *Phymaturus cacivioi* sp. nov., *Phymaturus tromen* sp. nov., Taxonomy, Phylogeny, Polymorphism.

RESUMEN

Estudios exhaustivos publicados recientemente sobre la evolución y la sistemática de *Phymaturus* (morfológicos y moleculares, respectivamente) revelaron no sólo un patrón histórico y subclados dentro de los grupos de *P. palluma* y de *P. patagonicus* tradicionales, sino también una diversidad insospechada todavía no entendida completamente. Varias poblaciones en el norte y el sur de la Argentina pueden representar linajes independientes que merecen descripción formal. Dos de estas poblaciones fueron estudiadas en el presente trabajo y se distinguen fácilmente de las otras especies del género. Una de estas poblaciones es de la provincia de Río Negro y pertenece al grupo de *P. patagonicus*, posee un patrón de coloración dorsal particular y varios individuos son melánicos, una característica nunca antes reportada para el género, con la excepción de *P. tenebrosus*. Un examen cuidadoso de los individuos melánicos revela el mismo patrón dorsal como el de los ejemplares no melánicos, aunque oculto. Se da a conocer también el descubrimiento de individuos melánicos de otras dos especies que probablemente están muy relacionados: *P. ceii* y *P. sitesi*. El melanismo que se encuentra en el grupo *patagonicus* difiere del melanismo de la cabeza de los machos de algunas especies del grupo de *P. palluma* porque en el primero, el melanismo, no se rige por el dimorfismo sexual e involucra a todo el animal. La otra población estudiada en este trabajo pertenece al grupo de *P. palluma* y se describe como

una nueva especie ya que su patrón de coloración y escamación difieren del de todos los demás miembros del grupo de *P. palluma*. Finalmente, se discute la posición de estas nuevas especies de lagartos en el contexto de la hipótesis filogenética disponible y la aparición y evolución del melanismo en el grupo de *P. patagonicus*.

Palabras clave: Lagarto, *Phymaturus cacivioi* sp. nov., *Phymaturus tromen* sp. nov., Taxonomía, Filogenia, Polimorfismo.

Introduction

Phymaturus is a distinctive clade of saxicolous lizards occurring in rocky environments across the arid west of Argentina, from Chubut province to the Puna steppe in Catamarca, and in central Chile. Its taxonomic composition after its first cladistic revision (Etheridge, 1995, 10 species) increased rapidly, becoming a genus composed of more than 40 species (Lobo *et al.*, 2013). For a review of the whole sequence of descriptions and contributions on the taxonomy of *Phymaturus*, see Lobo *et al.* (2012a; 2013). The rate of increase of knowledge about this generic diversity is impressive, with 12 new taxa formally described for northern and western central Argentina, and central and southern Chile in the last two years (Avila *et al.*, 2010; Lobo *et al.*, 2010a; 2012b; 2012c; Núñez *et al.*, 2010; Troncoso-Palacios and Lobo, 2012; Scolaro *et al.*, 2012). Most species of *Phymaturus* show a restricted geographic distribution (Lobo *et al.*, 2010a), and because of its habitat preference (saxicolous) and its exclusive herbivory, among other characteristics, these animals are the focus of attention for different research groups.

Regarding the evolution and phylogenetics of the genus *Phymaturus*, Etheridge (1995) divided it into two groups, the *P. patagonicus* and *P. palluma* groups, comprising four and six species, respectively. This division was based on synapomorphies and was confirmed by later studies. Espinoza *et al.* (2004) evaluated herbivory in liolaemid lizards and formulated a phylogenetic hypothesis. Morando (2004) analysed phylogenetic relationships within Liolaemidae, with emphasis on *Liolaemus*, using 12 species of *Phymaturus*. The analyses of Espinoza *et al.* (2004) and Morando (2004) were based on DNA sequences from different gene regions. Lobo and Quinteros (2005) analysed a morphological data set of 133 characters and 22 terminal taxa, including 10 taxa of the 12 available in the literature at that time. Recently, two more comprehensive studies have been published. One was based on 206 morphological characters that resulted in a hypothesis of relation-

ships for 46 terminal taxa (Lobo *et al.*, 2012a). The other analysed the information recovered from mitochondrial and nuclear genes for 49 terminal taxa (Morando *et al.*, 2013). In both studies several unnamed populations of potential new species were included. Taking into account these cladistic analyses, plus the taxonomic contributions mentioned above, a considerable increase in our understanding of the composition and evolutionary relationships within the genus has been advanced in just a few years. The *Phymaturus patagonicus* group consists of 23 taxa including recent descriptions of Avila *et al.* (2010), Avila *et al.* (2012), Avila *et al.* (2014), Lobo *et al.* (2010a; 2012c; 2012d), Scolaro *et al.* (2012) and Scolaro *et al.* (2013) (see Table 1 in Lobo *et al.*, 2013). Within this group there are several unnamed populations, most of them requiring a detailed morphological study. The *Phymaturus palluma* group consists of 19 taxa (following Lobo *et al.*, 2013), and several populations are the objects of taxonomic studies at this time. The populations that resemble “*roigorum*” lizards, which inhabit the Tromen volcano (Neuquén province) are among those of uncertain identity. The main goal of the present contribution is to describe formally two new taxa of the *P. patagonicus* and *P. palluma* groups, and to discuss the phenomenon of melanism that occurs in certain species of the genus.

Materials and methods

We examined the type series of most species of *Phymaturus* described to date (see Appendix). We were unable to examine directly described taxa of the *patagonicus* group (*P. desuetus*, *P. sitesi*, *P. delheiyi*, and *P. sinervoi*), so we used information from their type descriptions for comparative purposes. For diagnoses of the two new taxa, we examined the external morphology (e.g., squamation and color patterns) of 583 specimens, representing 25 of the currently recognized species (see Appendix). Color in life of the new species (and most of the previously

described species of the genus *Phymaturus*) was recorded in the field. All specimens from the type series of the new species are deposited at MCN-UNSa and MACN; they were fixed in 10% formaldehyde and preserved in 70% ethanol. Some character states were determined with the aid of a binocular dissection microscope, and measurements were taken with electronic calipers to the nearest 0.05 mm. Terminology for the description of squamation follows Smith (1946), and neck-fold terminology follows Frost (1992). Definitions and detailed descriptions for body patterns of *Phymaturus* are provided in Lobo and Quinteros (2005), Lobo *et al.* (2010a), Lobo *et al.* (2010b) and Lobo *et al.* (2012a). Optimization of melanism on a *Phymaturus* cladogram (Fig. 5) was performed using TNT (Goloboff *et al.*, 2003). Institutional abbreviations follow Sabaj Pérez (2013), with the following additions: JAS-DC (José A. Scolaro Diagnostic Collection), MCN-UNSa (Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Salta, Argentina), and UNCo-PH (Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina, Programa de Herpetología).

Results

Phymaturus cacivioi sp. nov.

Holotype.— MCN-UNSa 3895. Male. 12.6 km SW of Mengué on Provincial Route 67; 40°30'53.90" S, 69°42'25.00" W 1140 m above sea level. El Cuy Department. Río Negro Province. Argentina.

Paratypes.— 8 females, 10 males and 3 juveniles. MCN-UNSa 3888, MCN-UNSa 3890, MCN-UNSa 3894, MACN 44731 (ex MCN-UNSa 3896), MACN 44732 (ex MCN-UNSa 3897), MACN 44733 (ex MCN-UNSa 3898), MACN 44735 (ex MCN-UNSa 3935), MACN 44737 (ex MCN-UNSa 3938) females, MCN-UNSa 3936, MCN-UNSa 3889, MCN-UNSa 3891, MCN-UNSa 3892, MCN-UNSa 3899, MCN-UNSa 3901, MCN-UNSa 3902, MACN 44730 (ex MCN-UNSa 3893), MACN 44736 (ex MCN-UNSa 3937), MACN 44734 (ex MCN-UNSa 3900) males. MCN 3903-05 juveniles. Same data as holotype.

Diagnosis

Phymaturus cacivioi sp. nov. belongs to the *Phymaturus patagonicus* group because it exhibits apomorphies found for this group of species (Lobo *et al.*, 2012a): bellies of females and males light orange or pink (not yellow, which is exclusive of males of the

palluma group), a set of enlarged scales projected over the auditory meatus (not perpendicular), and external margins of postmental scales dark pigmented. Within the *P. patagonicus* group, *P. cacivioi* sp. nov. differs from *P. payunia*, *P. nevadoi*, *P. sitesi*, *P. delheyi*, *P. patagonicus*, *P. somuncurensis*, *P. sinervoi*, *P. calcogaster*, *P. camilae*, *P. yachanana* and *P. etheridgei* in that it lacks a dorsal pattern formed by dispersed white spots. *Phymaturus cacivioi* sp. nov. does not exhibit a dorsal pattern of ocelli forming two paravertebral rows, unlike *P. manuelae*, *P. spectabilis*, *P. excelsus*, *P. spurcus* (juveniles), *P. payunia* (females), *P. nevadoi* (females), *P. castillensis*, *P. felixi* (polymorphic) and *P. camilae* (females). *Phymaturus cacivioi* sp. nov. has a lateral dark band, which is absent in almost all species of *Phymaturus* with the exception of *P. zapalensis*, *P. ceii*, *P. tenebrosus*, *P. sinervoi* (females) and *P. somuncurensis*. Four species are phenetically similar to *P. cacivioi* sp. nov.: *P. tenebrosus*, *P. manuelae*, *P. ceii* and the recently described *P. sinervoi*, which can be easily distinguished by the following character combination: dorsal ocelli light brown, more marked than the rest of the background color, which is darker, conspicuous in all females of *P. ceii* and *P. manuelae* and in melanic males of *P. ceii* (but fading); dorsal ocelli always absent in *P. cacivioi* sp. nov., *P. sinervoi* and *P. tenebrosus*; presence of sexual dimorphism in color pattern in *P. ceii* and *P. manuelae*, but not in *P. cacivioi* sp. nov., *P. sinervoi* and *P. tenebrosus*. Transverse rows of white spots on the back are always present in *Phymaturus cacivioi* sp. nov.; this character is shared with *P. calcogaster* and an individual of *P. manuelae* but is absent in *P. tenebrosus*, *P. sinervoi* and *P. ceii*. Dorsum of trunk with red-brown background color only present in *P. cacivioi* sp. nov., and in a few individuals of *P. manuelae* and *P. calcogaster* (but combined with white dispersed spots). A similar color is observed in *P. manuelae*, but the dorsal pattern is quite different. The occurrence of complete melanic individuals (MCN collection) is different in the three species: *Phymaturus cacivioi* sp. nov. 36%, *P. ceii* 13.4%, and *P. tenebrosus* 76.9%. In *P. sitesi*, *P. tenebrosus* and *P. ceii* an individual with irregular melanic coloring on body or limbs was exceptionally observed. Melanic individuals of the three species are easily recognizable because they have the characters observed in the non-melanic individuals. Throats of *P. cacivioi* sp. nov. are variegated as in *P. sinervoi*, and *P. tenebrosus*; *P. manuelae* lacks any kind of pattern, and *P. ceii* exhibits similar variegation but fading, almost

inconspicuous (see Fig. 2 in Scolaro *et al.*, 2007) (*P. sitesi* idem *P. tenebrosus*, *P. delheyi* variegated). Tails of *P. sinervoi* are spotted in white as on the trunk; this character was not included in Lobo *et al.* (2012a) and probably is a synapomorphy of *P. payunia*, *P. nevadoi*, *P. sitesi* and *P. delheyi*. In *P. cacivioi* sp. nov., *P. ceii*, and *P. tenebrosus* tails are slightly ringed or variegated or they lack pattern at all (*P. tenebrosus*). Color in life of the belly in both sexes is pink in *P. cacivioi* sp. nov. or pink-orange in males, pink/orange in *P. sinervoi* females and orange to yellow in males; yellow in males of *P. manuelae* and light pink to lack of color in females. In *P. ceii* it is yellow in males and white to light pink in females. Belly yellow/mustard in males of *P. tenebrosus*, and light orange in females. Midbody scale number in *Phymaturus cacivioi* sp. nov. (\bar{X} = 203.2; SD = 8.2; range = 187-213), similarly to *P. tenebrosus* (\bar{X} = 199.2; SD = 20.2; range = 171-236); but the number is lower than in *P. manuelae* (\bar{X} = 218.3; SD = 9.7; range = 208-233), *P. ceii* (\bar{X} = 223.8; SD = 10.7; range = 204-242), and *P. sinervoi* (\bar{X} = 227.0; SD = 9.9; range = 213-248 after Scolaro *et al.*, 2012). The number of scales in contact with nasal are fewer in *P. cacivioi* sp. nov. (\bar{X} = 7.05; SD = 0.70; range = 6-8), in *P. ceii* (\bar{X} = 8.18; SD = 0.87; range = 7-9) but similar to the number in *P. manuelae* (\bar{X} = 7.43; SD = 0.8; range = 6-8) and *P. tenebrosus* (\bar{X} = 7.56; SD = 1.09; range = 6-9); the number of scales in contact with mental in *P. cacivioi* sp. nov. (\bar{X} = 4.26; SD = 0.65; range = 4-6) is also lower than in *P. ceii* (\bar{X} = 5.18; SD = 0.98; range = 4-6) but similar to that in *P. tenebrosus* (\bar{X} = 4.25; SD = 0.58; range = 4-6), *P. manuelae* (\bar{X} = 4.28; SD = 0.5; range = 4-5) and *P. sinervoi* (\bar{X} = 4.70; SD = 0.8; sensu Scolaro *et al.*, 2012). Larger number of preloacal pores in males than in females in *Phymaturus cacivioi* sp. nov. (\bar{X} = 9.36 SD = 1.91 range = 6-12); a similar range is reported by Scolaro *et al.* 2012 for *P. sinervoi*: (6-13); *P. ceii* (\bar{X} = 7.71 SD = 1.6 range = 5-10); *P. tenebrosus* (\bar{X} = 8.50 SD = 1 range = 7-9); *P. manuelae* (\bar{X} = 8.33 SD = 1.5 range = 7-10). Preloacal pores are present in 50% of females of *P. cacivioi* sp. nov. and absent in all females of *P. ceii*, *P. sinervoi* (according to Scolaro *et al.*, 2012), *P. manuelae* and *P. tenebrosus*. Body size of *P. cacivioi* sp. nov. (SVL \bar{X} = 91.93; SD = 5.02; range = 78.9-98.71) is similar to that of *P. sinervoi* (\bar{X} = 91.7; SD = 5.5, after Scolaro *et al.*, 2012) being a little smaller in *P. ceii* (\bar{X} = 85.57; SD = 4.79; range = 74.35-92.03) and a little larger in *P. manuelae* (\bar{X} = 93.1; SD = 6.6; range = 83.3-100.4) and in *P. tenebrosus* (\bar{X} = 94.81; SD = 6.38; range

= 85-107.52). Most informative characters for this diagnosis are presented in Table 1; character states exhibited by species closely related to *P. cacivioi* sp. nov. are shown.

Description of holotype.— Male. SVL 89.09 mm. Head length 16.5 mm. Head width 15.4 mm. Head height (at parietal) 8.6 mm. Axilla-groin 42.2 mm (47.3% of SVL). Tail length (complete, not regenerated) 102.7 mm (1.15 times SVL). Body moderately wide, trunk width: 36.2 mm (40.7% of SVL). Nineteen smooth dorsal head scales. Seven, six, five organs in postrostrals. Nasal bordered by eight scales, not in contact with rostral. Canthal separated from nasal by two scales. Loreal region flat. Nine enlarged supralabial scales, none contacting subocular. Eight enlarged infralabials. Auditory meatus oval with five small, flat, projecting scales on the anterior margin. Auricular scale absent. Nine convex, juxtaposed temporals. Rostral undivided. Mental subpentagonal, in contact with four scales. Interparietal bordered by eight scales. Frontal region without an azygous scale. Supraorbital semicircles inconspicuous. No distinctly enlarged supraoculars. Eight imbricate flat superciliaries. Subocular not fragmented, separated from supralabials by one row of lorilabials. Nine lorilabials, the eighth and ninth contacting subocular. Preocular separated from lorilabial row by one scale. Scales of throat round, flat, and juxtaposed. Eighty-three gulars between auditory meata. Lateral nuchal folds well developed, with granular scales over longitudinal fold. Antehumeral pocket well developed. Sixty-nine scales between auditory meatus and shoulder. In ventral view, anterior gular fold absent and posterior gular folds present, their anterior margins with enlarged scales on their borders. Enlarged scales in the center of chest absent. Dorsal scales round, smooth, juxtaposed. Forty-one dorsal scales along midline of the trunk at a distance equivalent to head length. Scales around midbody: 204. Ventral scales larger than dorsals. Ventral scales between mental and preloacal pores: 177. Ten preloacal pores in a divided row without supernumerary pores. Brachial and antebrachial scales smooth, with round posterior margins. Supracarpals laminar, round, smooth. Subdigital lamellae of fingers with three keels. Number of subdigital lamellae of fingers I: 11; II: 15; III: 19; IV: 22; V: 15. Claws moderately long. Supradigital lamellae convex, imbricate. Infracarpals and infratarsals with round margins and 2-3 keels. Supracarpals and supratarsals smooth, with rounded posterior margins. Subdigital lamellae of

toes I: 12; II: 17; III: 23; IV: 27; V: 19.

Holotype coloration: the holotype exhibit dorsal background brown color, with transversal rows of white small spots over dorsum, head reticulated dark brown and a conspicuous dark lateral band on flanks. Throat white with thin black variegation and chest entirely white, belly light orange. Limbs are irregularly spotted (light brown to dark brown markings). In ventral view, limbs are white and speckled with very few and dispersed small black spots. Ventral surfaces of thighs are yellow.

Variation: Based on 19 adult specimens (11 males and 8 females). SVL 78.9-98.7 mm (\bar{x} = 91.9; SD = 5.0) (taken from four adult specimens to avoid ontogenetic variation). Head length 16.4-18.8% (\bar{x} = 17.7%; SD = 0.6) of SVL. Tail length 1.05-1.26 (\bar{x} = 1.17; SD = 0.06) times SVL. Scales around midbody 187-213 (\bar{x} = 203.2; SD = 8.2). Dorsal head scales 17-22 (\bar{x} = 19.9; SD = 1.2). Ventrals 152-196 (\bar{x} = 178.2; SD = 9.5). Scales surrounding interparietal 6-9 (\bar{x} = 7.6; SD = 0.9). Scales surrounding nasal 6-8 (\bar{x} = 7.0; SD = 0.7). Number of scale organs on postrostrals 2-7 (\bar{x} = 4.6; SD = 1.1). Superciliaries 7-10 (\bar{x} = 7.9; SD = 1.0). Subocular fragmented in two scales only in one specimen. Mental scale in contact with

4-6 (x = 4.3; SD = 0.6). Number of chinshields 6-10 (\bar{x} = 7.2; SD = 1.1). About two thirds of individuals (13 versus 6) show enlarged scales on the border of gular fold. Lorilabials 8-11 (\bar{x} = 9.4; SD = 0.7). Enlarged scales on the anterior border of the auditory meatus 3-7 (\bar{x} = 4.5; SD = 1.2). Scales of neck along longitudinal fold from posterior border of auditory meatus to shoulder 64-93 (x = 76.3; SD = 6.6). Gulars 67-93 (\bar{x} = 81.4; SD = 6.1). Scales between rostral and frontal 7-10 (\bar{x} = 8.8; SD = 1.0). Subdigital lamellae on fourth finger 19-26 (\bar{x} = 22.6; SD = 1.7). Subdigital lamellae on fourth toe 24-32 (\bar{x} = 27.5; SD = 1.9). Males with 6-12 precloacal pores (\bar{x} = 9.4; SD = 2.0). Half of females show precloacal pores 1-9 (\bar{x} = 4.7; SD = 3.3). Most individuals (except four) exhibit dorsal white thin spots arranged forming transverse rows on the back (Figs. 1 and 2). Throats show a thin dark reticulation, with the exception of three individuals.

Pattern of body and limbs, color in life (Figs. 1, 2 and 3): almost all specimens studied exhibit dorsal background brown color, with transversal rows of white small spots over dorsum. In several individuals a wide vertebral band of darker color is present. Heads are reticulated dark brown. Dark lateral bands on



Figure 1. A and B Dorsal and ventral views of an adult male of *Phymaturus cacivoi* sp. nov. (regular pattern); C and D dorsal and ventral view of an adult male of the same species (melanic pattern). Recognizable diagnostic characters for the species, even in melanic specimens: transverse series of white spots over trunk, absence of ocelli and variegated throat.

Table 1. Morphological characters that exhibit variation (and are useful for its diagnosis) among those species more closely related and most phenetically similar to *Phymaturus cacivioi* sp. nov.

	<i>P. tenebrosus</i>	<i>P. cacivioi</i> sp. nov.	<i>P. ceii</i>	<i>P. zapalensis</i>	<i>P. sitesi</i>	<i>P. delheyi</i>	<i>P. manuelae</i>	<i>P. sinervoii</i>
Midbody scales	199,2(20,2) 171-236	203,2(8,2) 187-213	223,8 (10,7) 204-242	226,1 (23,9) 190-276	166-238	198-227	218,3 (9,7) 208-233	227,0 (9,9) 213-248
Black transversal stripes	Absent	Present	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent	Absent
Ocelli	Absent	Absent	In females	Absent	Absent	In females	In females	Absent
White spots in transversal row ¹	Absent	Present	Absent	Absent	Absent	Absent	Present	Absent
Complete melanic individuals	76,9% of sample	36% of sample	13,4% of sample	None	None	None	None	None
Partially melanic ²	Present	Present	Present	Absent	Present	Absent	Absent	Absent
Throat pattern (variegation)	Absent	Both sexes	Absent	Both sexes	Males no Females yes	Both sexes	Both sexes	Both sexes
Dark lateral band	Present	Present	Present	Present	Present	Present	Absent	Present
Precloacal pores in males	8,50 (1) 7-9	9,36 (1,91) 6-12	7,71 (1,6) 5-10	7,88 (1) 6-9	8,75 (2,2) 7-12	7,66 (0,7) 7-8	8,33 (1,5) 7-10	6-13
Precloacal pores in females ³	No	Yes	No	Yes	No	No	No	No
White, dorsal spots* continued on tails	No	No	No	No	Yes	Yes	No	Yes
Belly color of males ⁵	mustard	pink/orange	yellow	orange	mustard	yellow	yellow	orange/yellow
Belly color of females ⁵	mustard/pink	pink	pink / white	pink	pink	pink / white	white	orange / pink / white
Scales contacting mental	4,25 (0,6) 4-6	4,26 (0,6) 4-6	5,18 (1) 4-6	4,22 (0,6) 4-6	-	-	4,28 (0,5) 4-5	4,7 (0,8) 4-6

⁰ information taken from their original descriptions Avila *et al.* (2011) and Scolaro *et al.* (2012).¹ In *P. manuelae* not all individuals exhibit this character.² only found in one or two specimens per species and restricted to small black irregularly shaped markings on chest, flanks, or thighs.³ when occurs it is not in all females.⁴ this pattern is present also in *P. payuniiae* and *P. nevadoi*, may be a derived character (apomorphy) of a group formed by *P. sitesi*, *P. delheyi* and these other two species.⁵ variation in bellies coloration in both sexes can be affected by seasonal change, becoming brighter during reproductive season or even because sexual maturity. There is a need of additional observations for this character.

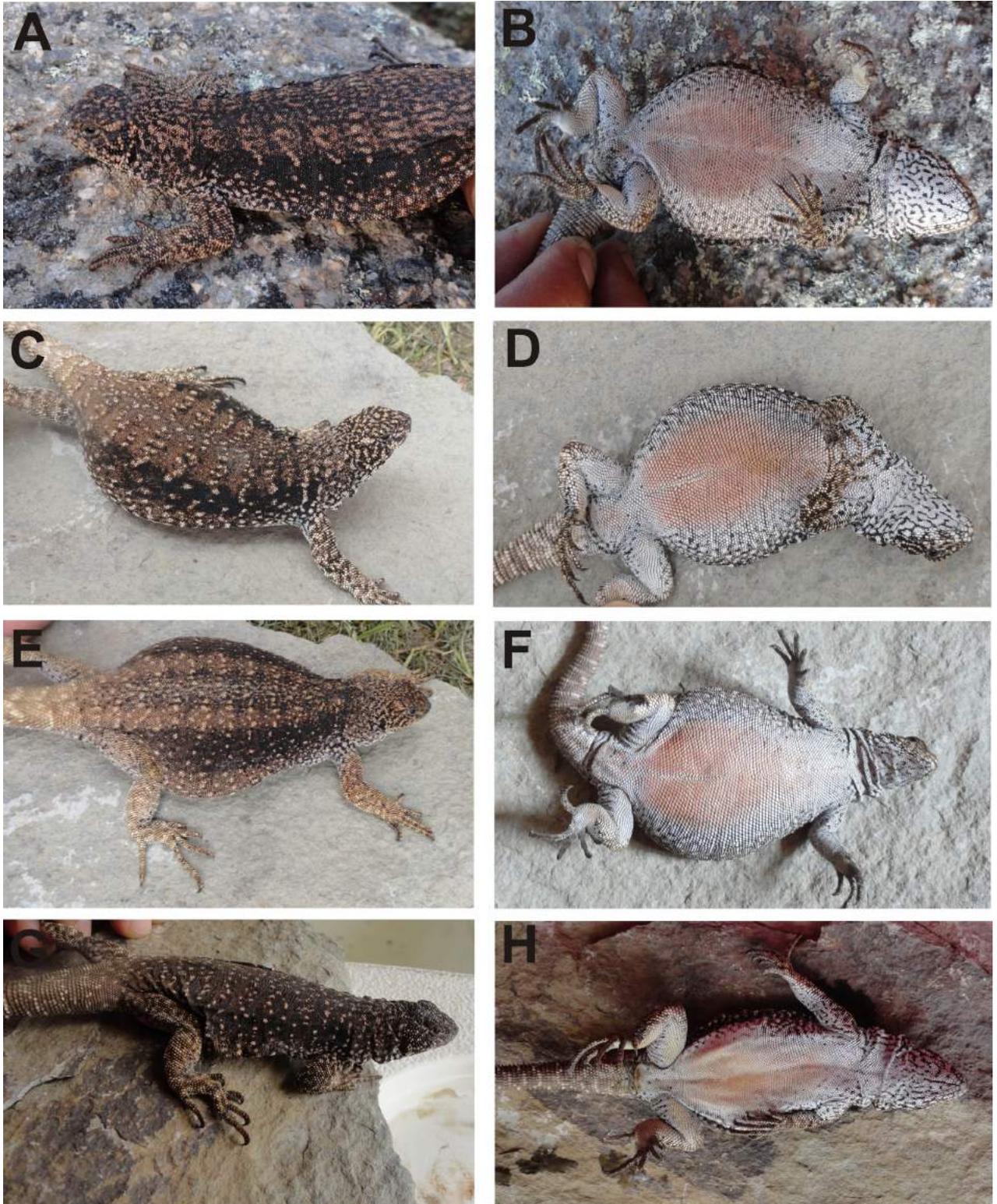


Figure 2. A, C and E dorsal views of *Phymaturus cacivioi* sp. nov. females; B, D and F ventral views of same individuals. G and H dorsal and ventral views of an adult male of *Phymaturus cacivioi* sp. nov.



Figure 3. Three color morphs of *Phymaturus cacivioi* sp. nov. juvenile found: A. melanic MCN 3903, B. an intermediate form (irregularly melanic, MCN 3904) and C. regular pattern (MCN 3905). This intermediate pattern is present at very low frequency, was unique among studied specimens (adult and juvenile combined).

flanks are conspicuous. Throats and chest are white, the first showing a thin black variegation. Pink color is always present on bellies of females and young males; in adult males bellies become light orange. Limbs are irregularly spotted (light brown to dark brown markings). In ventral view, limbs are white and speckled with very few and dispersed small black spots. Ventral surfaces of male thighs are yellow, as in most males of Liolaemids. Juveniles show the same pattern and general color as adult specimens; here we report a single juvenile specimen with its body, limbs and head irregular and partially melanic (Fig. 3b).

Etimology: we name this new species in honour of our Argentine colleague and friend PEDRO MATÍAS CACIVIO, in recognition of his enthusiasm and companionship during several field trips and laboratory work.

Distribution (Fig. 4): only known from its type locality.

Phylogenetic relationships (Fig. 5): We included *P. cacivioi* sp. nov. in the most recent data matrix of the morphological analysis (Lobo *et al.*, 2012a) plus *P. sitesi* and *P. delheyi* (Avila *et al.* 2011) and we added additional morphological characters (29) (unpublished data). After running TNT we found a K3 hypothesis, *P. tenebrosus* is found as sister taxon of *P. zapalensis* and *P. cacivioi* sp. nov. sister taxon of *P. ceii*, all these species related to clade D (Lobo *et al.*, 2012a; *payuniaie* group of Morando *et al.*, 2013) (Fig. 5). Optimization of melanism in the group suggests two alternative explanations: one of them is that melanism arose in the ancestral node of clade D (*payuniaie* group) and was lost in *P. zapalensis* and in the node supporting *P. delheyi*, *P. payuniaie* and *P. nevadoi*. The other possible explanation is that melanism occurred independently in *P. tenebrosus*, in the pair of sister taxa *P. ceii*-*P. cacivioi* sp. nov. and in *P. sitesi*.

Comment: this new taxa could correspond to populations studied by Morando *et al* (2013) as sp. 18 and sp 19.

Phymaturus tromen sp. nov.

Holotype.– MCN-UNSa 3719 Male. Provincial Route 37, on the way from Chos Malal to Tromen, 37°10'38.5" S, 70°10'16.2" W. Chos Malal Department, Neuquén Province, Argentina.

Paratypes.– 5 females, one male, and one juvenile female. MCN-UNSa 3720 male, MACN 45430 (ex MCN-UNSa 3713), MCN-UNSa 3714, MCN-UNSa

3717-18 females, MACN 45431 (ex MCN-UNSa 3715), MCN-UNSa 3716 juvenile (female). Same data as holotype.

Diagnosis

Phymaturus tromen sp. nov. belongs to the *palluma* group of *Phymaturus* because it exhibits apomorphies found for this group of species (Lobo *et al.*, 2012a): superciliary scales short and juxtaposed, loss of contact between lorilabial row and subocular scale, row of precloacal pores tending to be divided, spotted chests, and tail scales showing longitudinal thin grooves. Within the *palluma* group *P. tromen* sp. nov. differs from all members of the puna subclade (*P. antofagastensis*, *P. punae*, *P. extrilidus*, *P. aguanegra*, *P. williamsi*, *P. mallimacci*, *P. laurenti*, *P. denotatus*, *P. paihuanense*, *P. alicahuense*, *P. darwini* and *P. bibroni*) in that it lacks the homogeneous, thin, brown-spotted pattern ("spray pattern") typical of that group. *Phymaturus tromen* sp. nov. differs from *P. roigorum*, *P. querque*, *P. sp1.* (Lobo *et al.*, 2012a), *P. verdugo*, and *P. palluma* in that it has the largest number of midbody scales of the group (Table 2). Dorsal head melanism is absent in *P. tromen* sp. nov. but conspicuous in *P. verdugo*, *P. sp1.*, *P. querque*, and *P. palluma*. Dorsal reticulated pattern of males is thin, unlike in *P. roigorum*, *P. sp1.*, and *P. dorsimaculatus* (thick) (see Fig. 1 in Lobo and Abdala, 2007). Female flank color is present in *P. tromen* sp. nov. but absent in *P. querque*, *P. verdugo*, and *P. sp1.* A scapular spot is conspicuous in *P. tromen* sp. nov. but absent in *P. dorsimaculatus*, *P. roigorum* and *P. verdugo*. Females of *P. tromen* sp. nov. exhibit an ocellate pattern (absent in *P. maulense*, *P. damasense*, *P. dorsimaculatus*, *P. verdugo*, *P. palluma* and *P. sp1.*), dorsal ocelli of each longitudinal row become fused without evident margins, unlike in *P. roigorum* and *P. querque* (Fig. 7). *Phymaturus tromen* sp. nov. differs from *P. maulense* and *P. damasense*, in the dorsal pattern of females; females of both Chilean species lack dorsal ocelli, exhibiting transverse thin black stripes. Throat pattern of *P. tromen* sp. nov. is variegated, not black as in *P. vociferator*, *P. damasense* and *P. maulense*. Females of *P. tromen* sp. nov. lack a patch of enlarged scales in the center of gular fold, as in females of *P. damasense*.

The characters useful for species recognition within this group are listed in Table 2.

Description of holotype (Fig. 6a and b) – Male. SVL 105.19 mm. Head length 20.1 mm. Head width 20.5 mm. Head height (at parietal) 9.6 mm. Axilla-groin

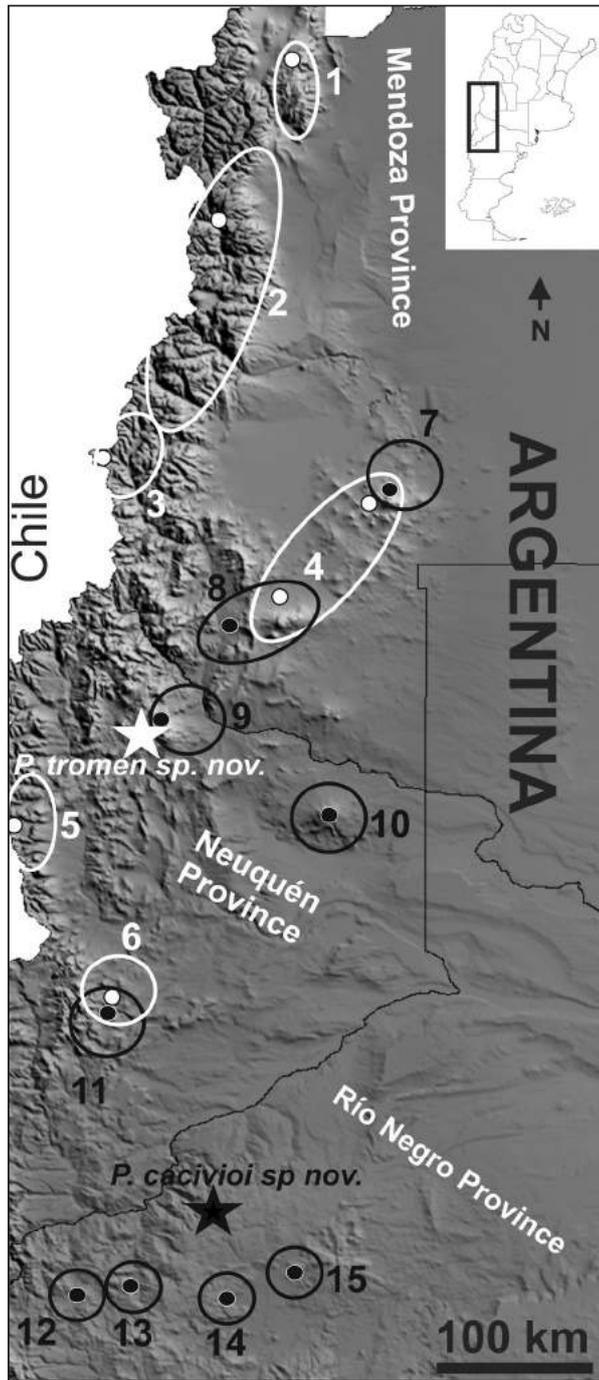


Figure 4. Geographical distribution of species of the *palluma* (white) and *patagonicus* (black) groups in argentine provinces of Mendoza, Neuquén and Río Negro. White star represents type locality of *P. tromen* sp. nov., black star type locality of *P. cacivioi* sp. nov. 1- *P. sp.* ("adrianae"), 2- *P. palluma*, 3- *P. verdugo*, 4- *P. roigorum*, 5- *P. dorsimaculatus*, 6- *P. querque*, 7- *P. nevadoi*, 8- *P. payunie*, 9- *P. delheyi*, 10- *P. sitesi*, 11- *P. zapalensis*, 12- *P. tenebrosus*, 13- *P. manuelae*, 14- *P. sinervoi*, 15- *P. ceii*. Dots indicate type localities.

53.9 mm (51.3% of SVL). Tail length (complete, not regenerated) 104.9 mm. Body moderately wide, trunk width 47.7 mm (45.0% of SVL). Twenty-two

rugose dorsal head scales. One to three scale organs per postrostral scale ($x = 2.2$). Nasal bordered by 11 scales, not in contact with rostral. Canthal separated from nasal by two scales. Flat loreal region. Thirteen enlarged supralabial scales. Twelve enlarged infralabials. Oval auditory meatus with five scales projecting on the anterior margin. Auricular scale absent. Ten convex, rugose and juxtaposed temporals. Rostral undivided. Mental subpentagonal, in contact with seven scales. Interparietal bordered by nine scales. Frontal region without an azygous scale. Supraorbital semicircles inconspicuous. Five scales between superciliaries and frontal region. Eleven juxtaposed flat superciliaries. Subocular fragmented in two scales and separated from supralabials by two rows of lorilabials. Preocular separated from lorilabial row by three scales. Scales of throat small, round, flat, and juxtaposed. Eighty-eight gulars between auditory meata. Well-developed lateral nuchal folds, with granular scales over longitudinal fold. Well-developed antehumeral pocket. One hundred and eighteen scales between auditory meatus and shoulder. In ventral view, gular fold present and posterior gular fold without enlarged scales on the borders of their anterior margins. Round, small, smooth, juxtaposed dorsal scales. Forty-three dorsal scales along midline of the trunk, covering a length equivalent to head length. Scales around midbody: 242. Mid-dorsal scales larger than those on flanks. Ventral scales larger than dorsals. Ventral scales between mental and precloacal pores: 213. Ten precloacal pores. Brachial and antebrachial scales smooth with round posterior margins. Flat, round, smooth supracarpals. Subdigital lamellae of fingers with 3-5 keels. Number of subdigital lamellae of fingers I: 10; II: 14; III: 19; IV: 22; V: 15. Moderately long claws. Convex, imbricate supradigital lamellae. Infracarpals and infratarsals with round margins and 1-3 obtuse mucrons. Smooth supratarsals, with round posterior margins. Subdigital lamellae of toes I: 10; II: 16; III: 21; IV: 24; V: 17.

Holotype color (Fig. 6a and b): This specimen has a dorsal pattern of black reticulated pigmentation on a light gray background; a pale yellow color covers the dorsum of trunk. This pattern is extended over limbs. The holotype lack a melanic head, and the throat is partially variegated, as it occurs in *P. roigorum* and *P. querque*. Male chest has pale gray spots and the belly has yellow color.

Variation: Based on four females and two males (including the holotype). SVL 85.8-105.2 mm ($\bar{X} = 95.6$;

Table 2. Morphological characters that exhibit variation (and are useful for its diagnosis) among those species more closely related and most phenetically similar to *Phymaturus tromen* sp. nov.

	<i>P. tromen</i> sp. nov.	<i>P. roigorum</i>	<i>P. querque</i>	<i>P. dorsimaculatus</i>	<i>P. verdugo</i>	<i>P. palluma</i>	<i>P. sp. 1</i>
Midbody scales	240,3(12,2) 224-261	215,5(14,5) 188-242	208,8(12,7) 187-234	240,9(19,6) 200-286	224,3(4,8) 217-230	204,0(13,7) 183-229	214,5(9,7) 184-230
Gular scales	90,5(6,0) 85-100	83,9(5,7) 71-92	86,3(7,7) 68-98	80,0(9,6) 55-96	92,1 (8,4) 78-103	87,4(8,7) 76-109	87,3(7,5) 70-99
Dorsal head melanism in males	Absent	Absent	Present	Absent	Present	Present ^o	Present ^o
Reticulated dorsal pattern of males	Thin	Thick	Thick	Thick	Thin	Thin	Thick
Females with "white faces"	yes	yes	no	yes	yes	yes	yes
Females with "white faces"	not homogeneous	not homogeneous	no	not homogeneous	yes	yes	yes
Female flank color (yellow)	yes	yes	no	yes	no	yes	no
Ringed tails in females	ringed/no	ringed	ringed	ringed	no	no	ringed
Scapular spot	yes	no	yes	no	no	yes	yes
Black vertical scapular bars in females	yes	no	no	yes	no	no	no
Female ocellated pattern	present empty ocelli ²	present patterned	present patterned	absent	absent	absent	absent
Throat pattern (variegation)	variegated	variegated	variegated/ melanistic	melanistic	melanistic	melanistic	melanistic
Precloacal pores in males	9,0(1,4) 8-10	10,4(2,1) 7-14	11,2(1,9) 7-13	9,17(1,3) 7-10	10,5(3,5) 8-13	8,66(1,9) 6-11	10,0(1,8) 6-12
Females with Precloacal pores	no	no	no	no	no	yes rare (1pore)	yes rare (1pore)

^o adult males with attenuated head melanism ("dirty heads") (character 158 in Lobo *et al.*, 2012a).¹ but obscure pigmented in the middle of temporal region.² light brown wide ocelli, in contrast in *P. querque* and *P. roigorum* females show darker pigmentation inside ocelli (Fig. 6.)

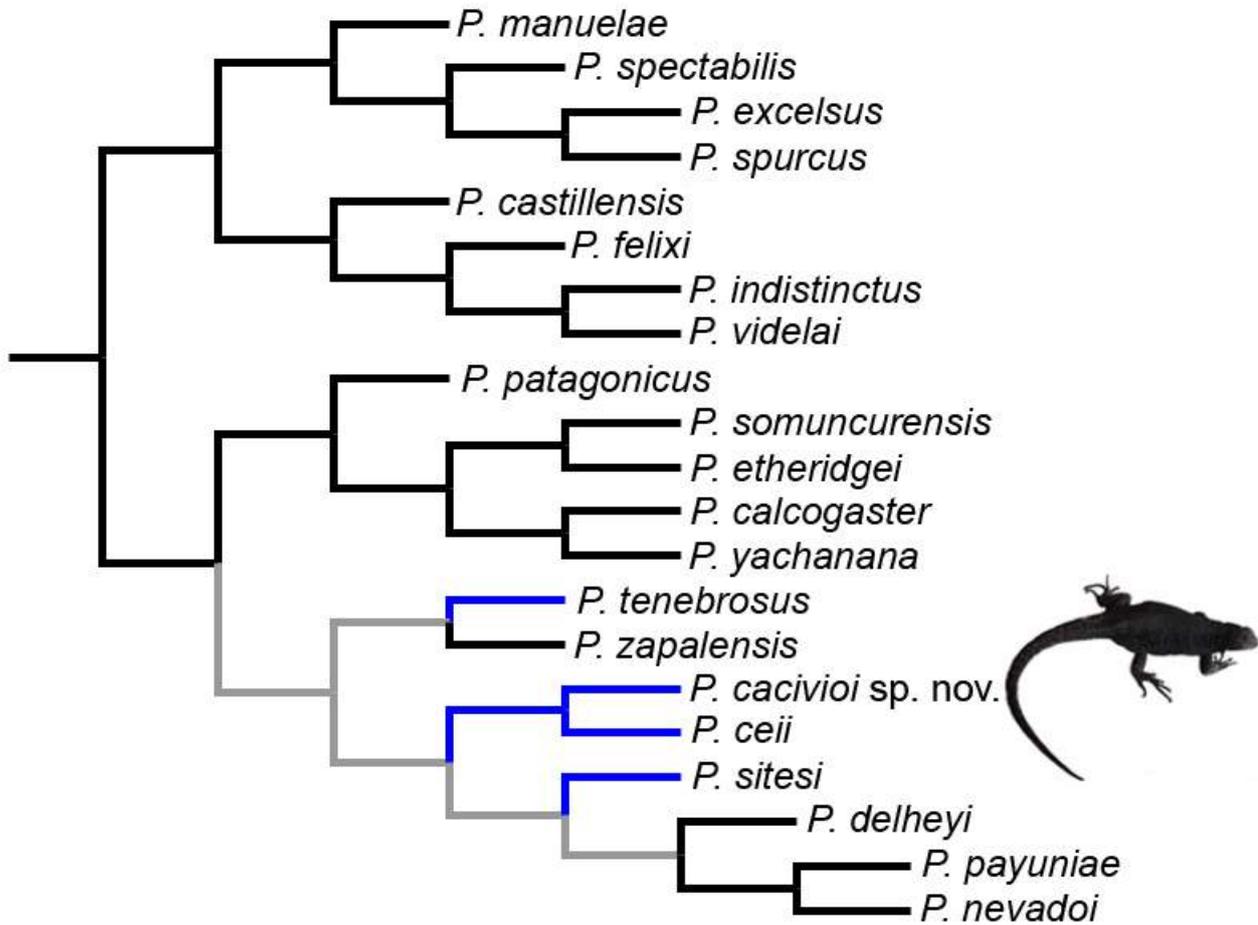


Figure 5. Cladogram showing phylogenetic relationships of species of the *P. patagonicus* group after a reanalysis performed over the original data matrix of Lobo *et al.* (2012a). The occurrence of complete melanic individuals or at least spotted ones is mapped in blue. Ancestral assignment of states for this subclade is ambiguous.

SD = 6.7). Head length 16.3-20.1 mm (\bar{X} = 17.6; SD = 1.3). With the exception of the holotype, all other individuals have regenerated tails. Scales around midbody 224-261 (\bar{X} = 240.3; SD = 12.2). Dorsal head scales 22-25 (\bar{X} = 22.7; SD = 1.2). Ventrals 192-230 (\bar{X} = 206.3; SD = 14.7). Scales surrounding interparietal 8-9 (\bar{X} = 8.3; SD = 0.5). Scales of neck along longitudinal fold from posterior border of auditory meatus to shoulder 94-118 (\bar{X} = 105.2; SD = 8.8). Gulars 85-100 (\bar{X} = 90.5; SD = 6.0). Scales between rostral and frontal 9-11 (\bar{X} = 10.2; SD = 0.7). *Pattern of body and limbs, color in life* (Fig. 6): This new species shows a notable sexual dichromatism. Males have a dorsal pattern of black reticulated pigmentation on a light gray background; a pale yellow color covers the dorsum of trunk. This pattern is extended over limbs. Males lack a melanic head, and the throat is partially variegated, as in *P. roigorum* and *P. querque*. Male chest has pale gray spots and the belly has yellow spots. Females are brown (se-

veral of them “chocolate”) and have a dorsal pattern formed by two longitudinal rows of ocelli that in most individuals are fused, losing their anterior and posterior margins. In a few individuals a scapular spot is conspicuous (Fig. 6f). A pale thin reticulation all over the belly and chest is evident, with a light yellow color on the chest and anterior sides of belly. *Etymology*: The specific epithet [“Tromen”] refers to the name of the volcano at whose base this new species is found.

Distribution (Fig. 4): only known from its type locality. Other lizard species found in the same area are *Liolaemus punmahuida* (Avila *et al.*, 2003) and *Liolaemus tromen* (Abdala *et al.*, 2012a).

Phylogenetic relationships: When *P. tromen* sp. nov. is included in the morphological data set of Lobo *et al.* (2012a), it is always found related to *P. roigorum* and *P. querque*, but its position is uncertain because it changes according to different values of constant K (implied weights). Using a value of K = 3, the analysis

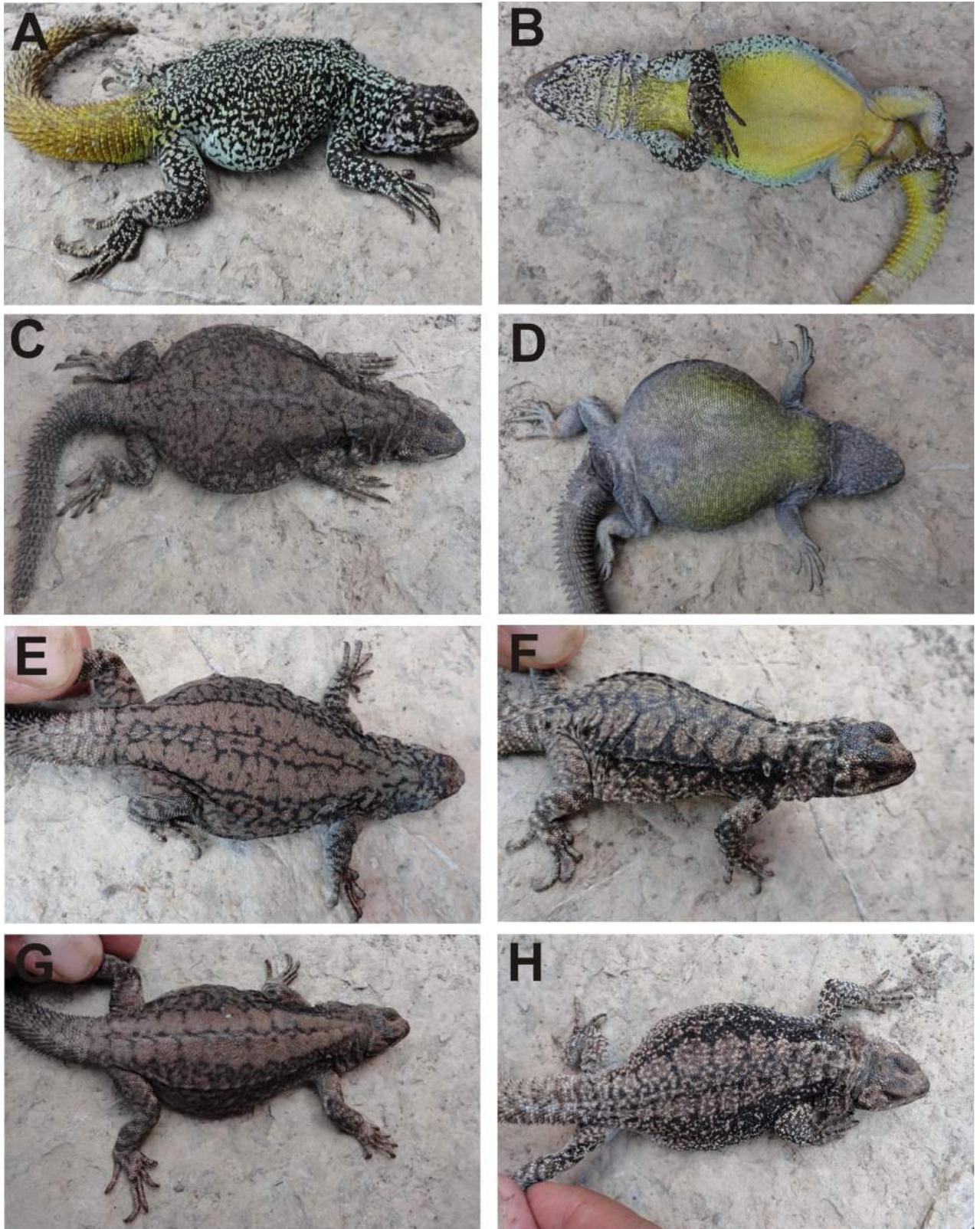


Figure 6. A and B dorsal and ventral views of the holotype (male) of *Phymaturus tromen* sp. nov. C and D, same views for an adult female of the species. E-H dorsal pattern variation in females of *P. tromen* sp. nov. Recognizable diagnostic characters for the species: homogeneous thin reticulated pattern over dorsum of trunk head and neck, variegated throat, yellow color more restricted to abdominal region and chest not extended over flanks, and yellow tail in males (Fig. 6A). Females with ocelli of the same side becoming confluent. Females with yellow flank color (Fig. 6D).

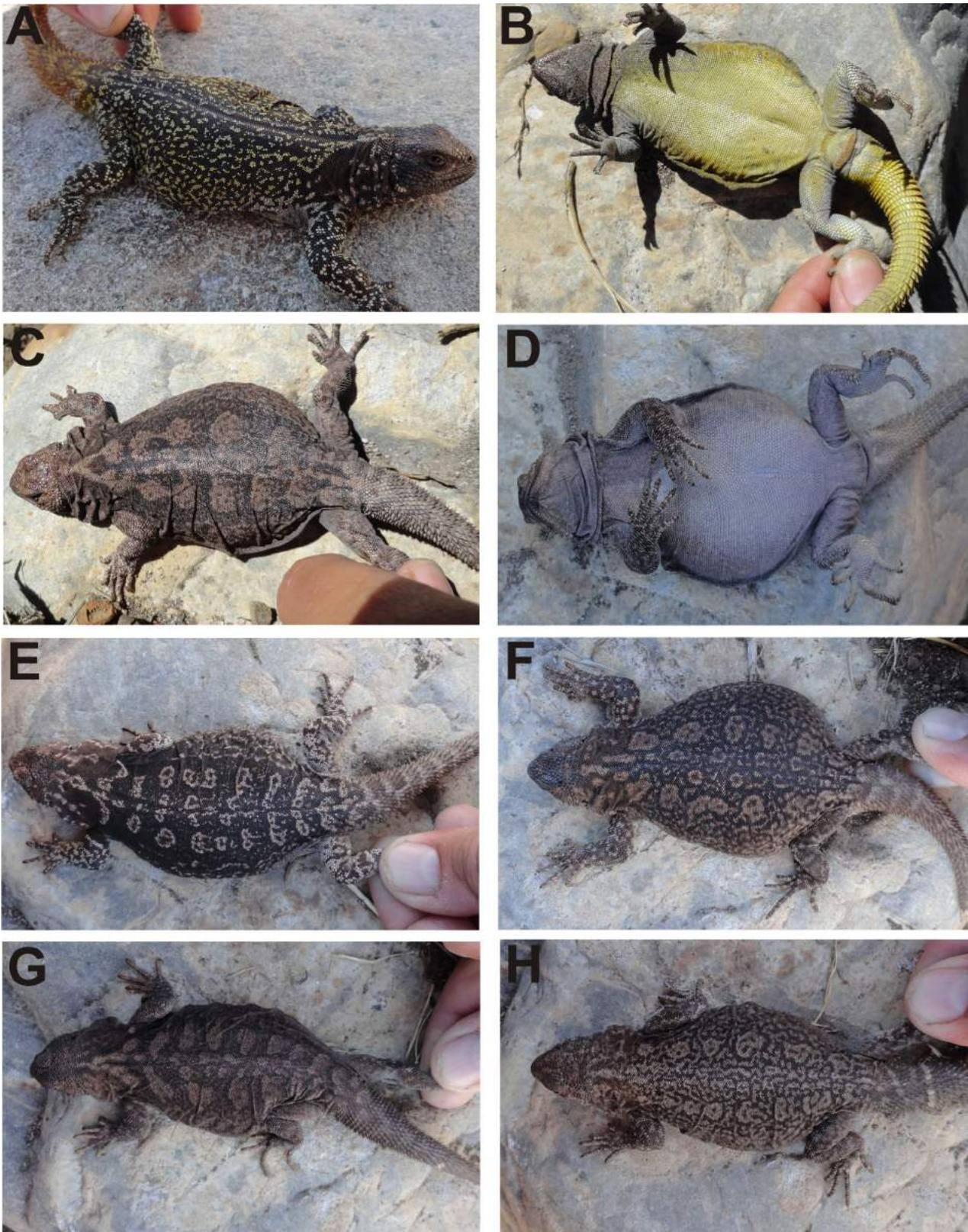


Figure 7. A and B dorsal and ventral views of an adult male of *Phymaturus quерque*. C and D, same views for an adult female of this species. E-H dorsal pattern variation in females of *P. quерque*. Recognizable diagnostic characters for the species: melanic color continued on the neck and shoulder of male, melanic and/or homogeneous dark gray/melanic throat, yellow color covering its entire ventral surface and projected also over flanks, and orange/yellow tail. Females with thick reticulated pattern over dorsum exhibiting individual small ocelli. No flank color in females.

was found congruent with other independent studies in Lobo *et al.* (2012a). *Phymaturus tromen* is the sister taxon of the pair of species formed by *P. querque* and *P. roigorum*. In Morando *et al.* (2013) this species is recorded as sp.1 and in one of their analyses it is related to *P. querque* and *P. roigorum* (“only nuclear BEST analysis”) (Morando *et al.*, 2013). The latter result is congruent with our morphological data.

Comment: this new taxa could correspond to populations studied by Morando *et al.* (2013) as sp. 1.

Discussion

About melanism in *Phymaturus*

There are two kinds of melanic phenomena in *Phymaturus*. One of them is restricted to the neck and head and is ruled by the same processes as those that allow differentiation of all sexually dimorphic characters. This case is evident in species of the *P. palluma* group, whose males exhibit a melanic pigmentation that partially or totally covers the neck and head (*P. palluma* and *P. sp1.* of Uspallata, or in *P. dorsimaculatus* where it is restricted to the throat and sides of head, and the extreme case of *P. verdugo*). The second condition is an overall melanism that covers the head, body and limbs entirely (individuals of *P. tenebrosus* Lobo and Quinteros, 2005; *P. cacivioi* and *P. ceii*). The latter condition is not determined by sexual dimorphism because both sexes can exhibit this condition, and up to now we do not know any species whose entire population is melanic. Another phenomenon that also deserves attention is the condition exhibited by several species of the Puna clade of *Phymaturus* (i.e., *P. extrilidus*), which do not exhibit melanic heads as do southern species (*P. palluma*, *P. verdugo*). When individuals sunbathe in the field, their heads become dark, almost black, whereas the remaining pigmentation becomes brighter; in fixatives, these animals exhibit a patterned head with typical reticulation over head and neck. There is a kind of physiological condition that deserves further study. Under careful examination, melanic individuals of *P. ceii* exhibit (fading) dorsal ocelli, and a throat without variegation, characters that differentiates this species from *P. cacivioi* sp. nov. The pattern of non-melanic individuals of each species can be distinguished under the darkened surface of bodies, as in other melanic lizards (see Fig.1 in *Lacerta vivipara*, Jambrich and Jandzik, 2012). Within *Liolaemus* melanic heads

or bodies have been reported for species of the *L. fitzingerii* group (Ceï, 1998; Abdala, 2007; Abdala *et al.*, 2012a; 2012b; Escudero *et al.*, 2012; e.g., *L. melanops*, *L. canqueli*, *L. tromen*, *L. purul*), and in the “*andinus*” group (sensu Lobo *et al.*, 2010b) (Koslowskyi, 1898, e.g., *L. andinus*, *L. montanus*, *L. nigriceps*). Within the *chiliensis* group partial or total melanism has been described in species belonging to different sub-groups in the *nigromaculatus* group (Müller and Hellmich, 1933, e.g., *L. ater*, *L. sieversi*), in the *nigroviridis* group (Núñez and Labra, 1985, e.g., *L. curis*) in the *altissimus* group (Núñez *et al.*, 1991; Navarro and Núñez, 1993, e.g., *L. cristiani*, *L. isabelae*); in the *petrophilus* group (Avila *et al.*, 2010; Abdala *et al.*, 2010, e.g., *L. punmahuida*); and in the *alticolor* group (Shreve, 1938, e.g., *L. tacnae*). Hence, the occurrence of total or partial melanism is quite homoplastic and its expression is varied: head melanism (sexual dimorphic or not), flank melanism, ventral melanism, and complete melanism, among other forms. And because melanism is present in a wide range of latitudes and elevations, its potential adaptive significance can be addressed only by studying each case within those independent lineages.

The genetic basis of melanism has been studied in different vertebrates in recent years. The MC1R gene was found to be related to melanism in mammals (Anderson *et al.*, 2009; McRobie *et al.*, 2009). Buades *et al.* (2013) studied the MC1R gene in melanic and non-melanic populations of two species of *Podarcis* and found no statistical evidence of selection for MC1R, suggesting that here is no relationship between MC1R polymorphism and color variation in these lacertids lizards. However, other studies showed that different variants of the MC1R gene are directly related to phenotypes. These variants can result in similar phenotypes; species with darker morphs living in the desert become lighter when living on white sands (*Sceloporus undulatus*, *Aspidoscelis inornata* and *Holbrookia maculata*). Each one of these three species has a single coding mutation in MC1R that is statistically correlated with their phenotypes (Rosenblum *et al.*, 2004; 2010).

The occurrence of populations of lacertid lizards with some melanic individuals has been observed, but entire melanic populations are rare and have been seldom reported (Castilla, 1994; Jambrich and Jandzik, 2012; Trócsányi and Korsós, 2004). Common explanations supporting this phenomenon are related to conditions associated with insularity, either on oceanic islands, restricted alpine habitats or

northern latitudes, which could favour the appearance of melanic forms. Reports on this lizard group included *Podarcis hispanica* (Pérez-Mellado, 1984), *P. hispanica atrata*, *P. dugesii*, *P. lilfordi* and *P. muralis* (Zuffi, 1986; Barbadillo and Sánchez Herráinz, 1992), *Lacerta vivipara* and *L. agilis* (Malkmus, 1976; Bruno, 1979; Bischoff *et al.*, 1989; Kuranova, 1989; Pérez Mellado, 1989; Cirer and Martínez Rica, 1990). The melanism exhibited by the species studied in the present contribution cannot be explained by the fact that populations live at extreme latitudes because there are several species of *Phymaturus* living far to the south that do not exhibit melanic individuals. In addition, even when most species of *Phymaturus* show a kind of insular distribution (rocky isolated formations) non-melanic species are more numerous than the melanic ones reported in the present study. Melanism is believed to offer a thermoregulatory advantage (the “thermal melanism hypothesis” of Clusella-Trullas *et al.*, 2008), but results reported in the literature about this hypothesis are contradictory. Tosini *et al.* (1991) and Gvoždík (1999) rejected or did not confirm this assumption, whereas Pearse and Pogson (2000) suggested that the two populations of the subspecies *Anniella pulchra nigra* may have arisen from different ancestral populations in response to selection in cool, coastal habitats. Studies that compare heating rates of individuals differing in skin reflectance under the same environmental conditions generally support the hypothesis that melanism plays an adaptive role in thermoregulation (Clusella-Trullas *et al.*, 2008). Different authors have suggested that low skin reflectance would be important for animals inhabiting cold regions (e.g., Watt, 1968); however, among the species sampled they did not include representatives from South America (see Fig. 3, Clusella-Trullas *et al.*, 2008). Our knowledge about thermal biology in *Phymaturus* does not provide a reasonable answer to this phenomenon; in fact, Cruz *et al.* (2009) found that thermal biology for *Phymaturus* is conservative, and detected low levels of variation in the thermal parameters studied, with no clear relationships between climatic and thermal variables. Specific studies to propose an explanation of melanism in *Phymaturus* are needed. To date, no studies have been conducted on *Phymaturus* about skin reflectance and its relation to thermoregulation.

A lower melanism rate in females for *Lacerta vivipara* was reported and was explained by their higher vulnerability to visual predators, mainly during pregnancy, when females rely more heavily

on crypsis (Bauwens and Thoen, 1981; Gvoždík, 1999; Jambrich and Jandzik, 2012). Our samples and observations of *Phymaturus* are limited, so any conclusion should be considered with caution. *Phymaturus cacivioi* sp. nov. exhibits a sex-biased proportion in melanic individuals (five males versus two females), whereas the only two melanic *P. ceii* individuals collected are both males, and in *P. tenebrosus* (those deposited at MCN) four are males and one is a female. We consider that increased predation pressure on melanic females is an interesting hypothesis to be tested in this group.

Phymaturus phylogenetics

There is a significant degree of congruence between morphological and molecular analyses of relationships within *Phymaturus* (Lobo *et al.*, 2012a; Morando *et al.*, 2013), although different criteria for building trees were implemented. The K3 topology is the morphological hypothesis most congruent with the all-genes molecular analysis: both *P. patagonicus* and *P. palluma* groups are recovered; clades A, B, C, and D within the *patagonicus* group in Lobo *et al.* (2012a) are *indistinctus*, *spurcus*, *somuncurensis*, and *payuniaie* groups, respectively, in Morando *et al.* (2013). The only important incongruence is the split of the C clade of Lobo *et al.* (2012a) into two clades, *calcogaster* and *somuncurensis*, in Morando *et al.* (2013) and the relationships among subclades. Within the *palluma* group clades F, G, H, and I of Lobo *et al.* (2012a) are *verdugo* and *mallimacci* groups (*mallimacci* group formed by two subclades with the same internal relationships as those of the morphological analysis). Although basal taxa of the *palluma* group (*vociferator* group of Morando *et al.*, 2013) were poorly sampled in the morphological analysis, it is congruent with *P. dorsimaculatus*, being basal to the remaining species of the group. The use of implied weight in the morphological analysis resulted in better supported clades than in the current un-weighted analyses (Goloboff *et al.*, 2008), but there are no criteria about the magnitude of the weight that should be used in any analysis. Because of this, Lobo *et al.* (2012a) used several values of K. Comparisons with independent studies, like the one of Morando *et al.* (2013) based on DNA sequences, allowed us to test the value of morphological information in recovering phylogenetic relationships in this lizard clade. The analysis performed, which yielded a value of 3 to the constant K, provides the most congruent hypothesis with other independent

(DNA-based) analysis, the probability that these two independent studies arrive at the same arrangements by chance is almost impossible (see Omland, 1994). Both analyses are congruent between them because they recover only one history of the group.

***Phymaturus cacivioi* sp. nov. relationships**

We were not able to examine samples of sp.18 and sp.19 of Morando *et al.* (2013), which could be conspecific with *P. cacivioi*. In their Bayesian analysis using all-genes information (Fig. 5, Morando *et al.*, 2013) sp.18 and sp.19 are found as sister taxa of the *payunia* group, *P. tenebrosus* related to the clade formed by Chubut species, and *P. ceii* nested within that last group and sister taxon of *P. somuncurensis*. Morando *et al.* (2013) for all genes (BEST) sampled found a polytomy of *P. sp.18*, *P. sp.19*, *P. tenebrosus*, and the *payunia* and *somuncurensis* groups (Morando *et al.*, 2013, Fig. 6B). It seems that the Bayesian hypothesis is more congruent with our morphological tree (Lobo *et al.*, 2012a) than the BEST analysis because, both hypotheses have almost the same hierarchical structure: (*P. zapalensis* (*P. sitesi* (*P. delheyi* (*P. payunia*-*P. nevadoi*))). Therefore, because incongruence between morphological and molecular hypotheses for the *patagonicus* group remains unexplained, we cannot arrive at definite conclusions about melanism evolution and further studies are necessary. Hypotheses of melanism evolution within the *patagonicus* group may change with future analyses.

Acknowledgements

J. Faivovich (MACN), L. Avila and C. Pérez (CENPAT) and J. Williams (MLP), allowed us to study specimens under their care. We thank two anonymous referees for their useful comments and suggestions on this contribution. We thank A. Laspiur, S. Valdecantos, J. Grosso, M. Paz, M. Pereyra, B. Blotto and L. Díaz Fernández for helping us in the field or lab. This study was supported by grants (FL) from CONICET Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas of Argentina (PIP 2841) and CIUNSA Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta, Argentina (CIUNSA 1663).

Literature cited

- 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.; Quinteros, A. S.; Scrocchi, G. J. & Stazzonelli, J. C. 2010. Three new species of the *Liolaemus petrophilus* group (Iguania: Liolaemidae) from Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 24: 25-40.
- Abdala, C. S.; Semhan, R. V.; Moreno Azócar, D. L.; Bonino, M.; Paz, M. M. & Cruz, F. 2012a. 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. & Juárez Heredia, V. I. 2012b. 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.
- Anderson, T. M.; von Holdt, B. M.; Candille, S. I.; Musiani, M.; Greco, C.; Stahler, D. R.; Smith, D. W.; Padhukasahasram, B.; Randi, E.; Leonard, J. A.; Bustamante, C. D.; Ostrander, E. A.; Tang, H.; Wayne, R. K. & Barsh G. S. 2009. Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science* 323: 1339-1343.
- Avila, L. J.; Pérez, C. H. F. & Morando, M. 2003. A new species of *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaemidae) from Northwestern Patagonia (Neuquén, Argentina). *Herpetologica* 59: 534-545.
- Avila, L. J.; Morando, M.; Pérez, D. R. & Sites Jr. J. W. 2010. A new species of the *Liolaemus elongatus* clade (Reptilia: Iguania: Liolaemini) from Cordillera del Viento, northwestern Patagonia, Neuquén, Argentina. *Zootaxa* 2667: 28-42.
- Avila, L. J.; Pérez, C. H. F.; Pérez, D. R. & Morando, M. 2011. Two new mountain lizard species of the *Phymaturus* genus (Squamata: Iguania) from northwestern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 2924: 1-21.
- Avila, L. J.; Pérez, C. H. F.; Minoli, I. & Morando, M. 2014. A new lizard of the *Phymaturus* genus (Squamata: Liolaemidae) from Sierra Grande, northeastern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3793: 099-118.
- Barbadillo, L. J. & Sánchez-Herráiz M. J. 1992. Melanismo en una población de *Podarcis muralis* (Reptilia, Lacertidae) de Cantabria (N. de España). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 3: 15-17.
- Buades, J. M.; Rodríguez, V.; Terrasa, B.; Pérez Mellado, V.; Castro, J. A.; Picornell, A. & Ramon, M. 2013. Variability of the mc1r Gene in Melanic and Non-Melanic *Podarcis lilfordi* and *Podarcis pityusensis* from the Balearic Archipelago. *Plos One* 8: 1-9.
- Bauwens, D. & Thoen, C. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 50: 733-743.
- Bischoff, W.; Osenegg, K. & Mayer, W. 1989: Untersuchungen zur subspezifischen Gliederung der Madeira Mauereidechse, *Podarcis dugesii* (Milne-Edwards 1829). *Salamandra* 25: 237-259.
- Bruno, S. 1979. *Rettili d'Italia*. Tartarughe-Sauri-Serpenti. Giunti Martello, Firenze. 363 pp
- Castilla, A. M. 1994. A case of melanism in a population of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata*. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears* 37: 175-180.
- Cei, J. M. 1998. La mélanocéphalie chez les Lézards liolamines et redécouverte de l'holotype de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 longtemps considéré comme perdu (Reptilian: Squamata: Iguania: Tropicuridae). *Revue Française de Aquariologie* 25: 59-62.
- Cirer, A. M. & Martínez-Rica, J. P. 1990. The polymorphism of *Podarcis pityusensis* and its adaptive evolution in the

Lobo & Nenda — Two new species of *Phymaturus*

- Mediterranean isles. *Herpetological Journal* 1: 465-473.
- Clusella-Trullas, S.; Terblanche, J. S.; Blackburn, T. M. & Chown, S. L. 2008. Testing the thermal melanism hypothesis: a macrophysiological approach. *Functional Ecology* 22: 232-238.
- Cruz, F. B.; Belver, L.; Acosta, J. C.; Villavicencio, H. J.; Blanco, G. & Cánovas, M. G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112: 425-432.
- Escudero, P. C.; 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* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R. E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adpersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum of Natural History Novitates* 3142: 1-34.
- Frost, D. R. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropicurus* group of lizards (Iguania: Tropicuridae). *American Museum of Natural History Novitates* 3033: 1-68.
- Goloboff, P. A.; Carpenter, J. M.; Arias, J. S. & Miranda Esquivel, D. R. 2008. Weighting against homoplasy improve phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24: 758-773.
- Gvoždík, L. 1999. Colour polymorphism in a population of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* 48: 131-136.
- Jambrich, A. & Jandzik, D. 2012. Melanism in the topotypic population of the Pannonian subspecies of the common lizard, *Zootoca vivipara pannonica* (Reptilia: Lacertidae). *Herpetology Notes* 5: 219-221.
- Koslowsky, J. A. 1898. Enumeración sistemática y distribución geográfica de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 8: 13-200.
- Kuranova, V. N. 1989. On melanism in the viviparous lizard and common adder. *Vestnik Zoologii* 2: 59-61.
- 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. 2005. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 143-177.
- Lobo, F.; Abdala, C. & 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.; Slodki, D. & Valdecantos, S. 2010b. Two new species of lizards of the *Liolaemus montanus* group (Iguania: Liolaemidae) from the northwestern Uplands of Argentina. *Journal of Herpetology* 44: 279-293.
- Lobo, F.; Abdala, C. & Valdecantos, S. 2012a. Morphological diversity and phylogenetic relationships within a South-American clade of iguanian lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zootaxa* 3315: 1-41.
- Lobo, F.; Cruz, F. B. & Abdala, C. S. 2012b. Multiple lines of evidence show that *Phymaturus agilis* Scolaro, Ibargüengoytía, and Pincheira-Donoso, 2008 is a junior synonym of *Phymaturus spectabilis* Lobo & Quinteros, 2005. *Cuadernos de Herpetología* 26: 21-27.
- Lobo, F.; Espinoza, R.; Sanabria, E. & Quiroga, L. 2012c. A new *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from the southern extreme of the Argentine Puna. *Copeia* 1: 12-22.
- Lobo, F.; Nenda, S. J. & Slodki, D. 2012d. A new lizard of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Argentina. *Herpetologica* 68: 121-133.
- 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.
- Malkmus, K. 1976. Ein negrino der Bergeidechse (*Lacerta vivipara*) aus den schladminger Tauern. *Naehr Naturwissenschaftliche Museum Aschaffenburg* 84: 11-16.
- McRobie, H.; Thomas, A. & Kelly, J. 2009. The genetic basis of melanism in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Journal of Heredity* 100: 709-714.
- Morando, M. 2004. Sistemática y filogenia de grupos de especies de los géneros *Phymaturus* y *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae: Liolaeminae). Unpublished Ph.D. Dissertation, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Morando, M.; Avila, L.; Pérez, C. H. F.; Hawkins, M. & 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.
- Müller, L. & Hellmich, W. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. VII. Der Rassenkreis der *Liolaemus nigromaculatus*. *Zoologischer Anzeiger* 103: 128-142.
- Navarro, J. & Núñez, H. 1993. *Liolaemus patriciائiturras* and *Liolaemus isabelae*, two new species of lizards for northern Chile: Biogeographic and cytotoxic aspects (Squamata, Tropicuridae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 44: 99-113.
- Núñez, H.; Navarro, J. & Loyola, J. 1991. *Liolaemus maldonadae* y *Liolaemus cristiani*, dos especies nuevas de lagartijas para Chile (Reptilia, Squamata). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 42: 79-88.
- Núñez, H. & Labra, M. A. 1985. *Liolaemus curis*, a new lizard from the Los Andes range, central Chile. *Copeia* 1985: 556-559.
- 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.
- Omland, K. E. 1994. Character congruence between a molecular and a morphological phylogeny of Dabbling ducks (*Anas*). *Systematic Biology* 43: 369-386.
- Pearse, D. E. & Pogson, G. H. 2000. Parallel evolution of the melanistic form of the California legless lizard, *Anniella pulchra*, inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Evolution* 54: 1041-1046.
- Pérez-Mellado, V. 1984. Sobre un ejemplar melánico de *Podarcis*

- hispanica* (Steindacher, 1870). *Doñana, Acta Vertebrata* 11: 320-321.
- Pérez-Mellado, V. 1989. Estudio ecológico de la lagartija balear *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874) en Menorca. *Revista de Menorca* 80: 455-511.
- Rosenblum, E. B.; Hoekstra, H. E. & Nachman, M.W. 2004. Adaptive reptile color variation and the evolution of the Mc1r gene. *Evolution* 58: 1794-1808.
- Rosenblum E. B.; Rompler, H.; Schoneberg, T. & Hoekstra, H. E. 2010. Molecular and functional basis of phenotypic convergence in white lizards at White Sands. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 2113-2117.
- Sabaj Pérez, M. H. (editor). 2013. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: an Online Reference. Version 4.0 (28 June 2013). Available at <<http://www.asih.org/>, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Washington, DC>.
- Scolaro, J. A. & Iburgüengoytia, N. R. 2007. A new species of *Phymaturus* from rocky outcrops in the central steppe of Rio Negro province, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 1524: 47-55.
- Scolaro, J. A.; M. Jara & D. Pincheira Donoso 2013. The sexual signals of speciation? A new sexually dimorphic *Phymaturus* species of the patagonicus clade from Patagonia Argentina. *Zootaxa* 3722: 317-332.
- Scolaro, J. A; Méndez de la Cruz, F. & Iburgüengoytia, N. R. 2012. A new species of *Phymaturus* of the *patagonicus* clade (Squamata, Liolaemidae) from isolated plateau of southwestern Rio Negro Province, Argentina. *Zootaxa* 3451: 17-30.
- Shreve, B. 1938. A new *Liolaemus* and two new *Syrhopus* from Perú. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 28: 404-407.
- Smith, H. M. 1946. Handbook of Lizards: Lizards of the United States and of Canada. Comstock Publishing Company, Ithaca, New York.
- Tosini, G.; Lanza, B. & Bacci, M. 1991. Skin reflectance and energy input of melanic and non-melanic populations of wall lizard (*Podarcis muralis*). Pp. 443-448 *Err: Korsós, Z. & Kiss, I. (eds.), Proceedings of the Sixth Ordinary General Meeting. Budapest (SEH-HNHM)*.
- Trócsányi, B. & Korsós, Z. 2004. Recurring melanism in a population of the common wall lizard: numbers and phenotypes. *Salamandra* 40: 81-90.
- Troncoso-Palacios, J. & Lobo, F. 2012. A new species of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) of the *palluma* group from Central Chile. *Cuadernos de Herpetología* 26: 69-78.
- Watt, W. B. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22: 437-458.
- Zuffi, M. 1986. Su *Podarcis muralis maculiventris* (Werner, 1981) melanica in Risaia a Bereguardo (Pavia). *Atti Societa italiana Di Scienze Naturale E Museo Civico Di Storia Naturale Milano* 127: 293-296.
- 1096-97: Argentina, Chubut Province, Telsen Dept., Laguna de las Vacas; JAS-DC 1154-55,
- Argentina, Chubut Province, Telsen Dept., Bajo Amarillo. MCN-UNSa 4295-98, 4301-04. Laguna de las Vacas, southwestern end of the lake, 42°29'54.60" S, 67°21'07.03" O. 651 m above sea level. Telsen Dept., Chubut Province. Argentina.
- Phymaturus castillensis* (n=15): IBA 869-1, 869-2, 869-3, Argentina, Chubut Province, Sarmiento Department, NW Lago Colhué Huapi, Sierra Castillo, 1000 m. MCN-UNSa 3960-64, 3967-69 3975-78. Sierra del Castillo, Estancia La Juanita, near Provincial Route 24, 58 km NW of Sarmiento, Sarmiento Dept., Chubut Province 45°08'11.30" S, 69°10'10.40"W. 405 m.
- Phymaturus ceii* (n=21): MCN-UNSa 910-18, Argentina, Río Negro Province, 25 de Mayo Dept., Provincial Road 8, 17 km S of San Antonio del Cuy. MACN 44738 (ex MCN-UNSa 3914), MACN 44739 (ex MCN-UNSa 3918), MACN 44740 (ex MCN-UNSa 3921), MACN 44741 (ex MCN-UNSa 3923), MACN 44742 (ex MCN-UNSa 3928), MACN 44743 (ex MCN-UNSa 3941), On Provincial Route 6, El Cuy Dept., Río Negro Province, Argentina; 40°20'47,1"S; 68°58'50,3"W (1194 m) MCN-UNSa 3913, 3916, 3920, 3939-40, 3942. On Provincial Route 6, El Cuy Dept., Río Negro Province, Argentina; 40°20'47,1"S; 68°58'50,3"W. 1194 m.
- Phymaturus damasense* (n=6): MNHN 4782 (Holotype). "Las Damas" river, approximately 1.5 Km to east from Termas del Flaco (34°57'56''S - 70°24'45''W), 66 km SE from San Fernando, Región del Libertador Bernardo O'Higgins, Chile. SSUC; Re 0413-17 (Paratypes). Same data as the holotype. Between 1765 and 2032 m MNHN; 4745-48. Termas del Flaco (Río Las Damas).
- Phymaturus dorsimaculatus* (n=35): MCN 1573 (Holotype). Copahue, Dept. Ñorquin. 37°49'S; 71°06'W. Neuquén, Argentina. MCN-UNSa 1571-1572, 1574-1575 (Paratypes). Same data as holotype. MCN 1568-1570. Termas de Copahue, Dept. Ñorquin, Neuquén, Argentina. 37°49'14"S; 71°05'12"W; 2050 m. MCN-UNSa 921. Termas de Copahue, 2050 m. MVZ 232503. Depto. Ñorquin, Barba W Termas de Copahue; elevation 2050 m. Prov. Neuquén, Argentina. MCN-UNSa 1565-1567, 1573 and MCN-UNSa 1484-1487 Copahue, Dept. Ñorquin, Neuquén, Argentina. MCN-UNSa 1579-1581. R Provincial Route 4, 14.8 km W Colipilli. 37° 44' 06"S; 70° 28' 53"W. 1590 m. Ñorquin Dept. Neuquén Province, Argentina. MCN-UNSa 3727-32. Between El Huecu and Colipilli 37°44'06.6S; 70°28'52.1W. 1545 m. MCN-UNSa 3733-40. North of El Huecu, 37° 36' 31.1'' S; 70°37' 53.5'' W; 1638 m.
- Phymaturus etheridgei* (n=17): FML 23495 (Holotype) FML 23496-501 (paratypes) Argentina, Río Negro Province, 25 de Mayo Dept., between Ingeniero Jacobacci and Moligüe, on Provincial Route 76, 41°34'47.2"S, 69°23'33.0"W, 818 m; FML 8435, MCN-UNSa 3109-13, Argentina, Río Negro Province, 25 de Mayo Dept., 43 km N of Moligüe, 41°35.880'S, 69°22.628'W. MCN-UNSa 4305, 07-08, 10. Between Ingeniero Jacobacci and Molihue (Provincial Route 76), 41°34'47.2"S, 69°23'33.0"W. 818 m.
- Phymaturus excelsus* (n=9): MCN-UNSa 1582 (Holotype) Provincial Route 6, 1 km NW of Ojo de Agua, 41°32'30"S, 69°51'33"W, 1141 m, Ñorquinco Dept., Río Negro Province, Argentina. MCN-UNSa 1386, 1388 (paratypes) Argentina, Río Negro Province, Ñorquinco Dept., Provincial Route 6,

Appendix

Specimens of *Phymaturus* examined (583 individuals) representing 25 recognized species. *Phymaturus calcogaster* (n=16): MACN 39990-91 (paratypes), JAS-DC 799, 803,

Lobo & Nenda — Two new species of *Phymaturus*

- Ojo de Agua; MCN-UNSa 1587–88, no data. MCN-UNSa 1385, 1387. Provincial Route 6, Ojo de Agua; Ñorquinco Dept., Río Negro Province, Argentina. MCN-UNSa 1590. Provincial Route 6, 1 km NW Ojo de Agua, 41°32'30"S, 69°51'33"W, 1141 m. Ñorquinco Dept., Río Negro Province, Argentina.
- Phymaturus felixi* (n=18): MCN-UNSa 1280 (Holotype) MCN-UNSa 1279, 1281–83 (paratypes) Argentina, Chubut Province, Paso de Indios Dept., 108 km S Paso de Indios on Provincial Route 24. MCN-UNSa 3979–91.84.5 km S to Paso de Indios on Provincial Route 24. Paso de Indios Dept., Chubut Province, Argentina. 44° 27' 10.5" S 69° 17' 48.3" W. 734 m.
- Phymaturus indistinctus* (n=24): IBA 666-1, (Holotype) IBA 666-2–3, Lago Munsters, 2 km W. Las Pulgas, 700–800 m, Sarmiento Dept., Chubut Province, Argentina. MCN-UNSa 1274–77, Las Pulgas, hill opposite the Virgin Grotto, Sarmiento Dept., Chubut Province, Argentina. MCN-UNSa 3943–55. 19 km W to Los Manatiales, Provincial Route 20, 45°27'S; 69°42'W, 669 m.
- Phymaturus manuelae* (n=7): UNCo-PH 201–02 (paratypes) JAS-DC 1251, 26 km W Comallo, adjacent to National Route 23. Pilcaniyeu Dept., Río Negro Province, Argentina. MCN-UNSa 3929–30, 3932–33. Between Pilcaniyeu and Las Bayas on National Road 40, 41°12' 11.1" S; 70°41' 30.9" W; 1014 m. Pilcaniyeu Dept., Río Negro Province, Argentina.
- Phymaturus maulense* (n=17): MNHN 3938–42, 3945, 4038–39. Vilches Alto, El Enladrillado, Reserva Nacional Altos de Lircay, (35°35'S; 70°58'W, 2189 m). MZUC 35959–60. Lircay, Provincia de Talca, Región del Maule. MVZ 232506–07. On the road to Laguna del Maule (Los Cóndores Pass), Talca Prov.; elevation 1800 m. Región VII (= Región del Maule), Chile. SSUC Re 0410–11. Laguna del Maule, Talca Prov. Región VII; F. MNHN 2353, 2460–61. Baños del Campanario (1500 m), Talca, San Clemente.
- Phymaturus nevadoi* (n=17): IBA 999, 3 individuals, type series, Argentina, Mendoza Province, Malargüe Dept., Macizo Nevado, Agua de la India Muerta, 1750 m. MCN-UNSa 3647, 3652–64. On Provincial Road 186 35°55'44.8"S; 68°32'36.7"W. 1711 m. Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina.
- Phymaturus palluma* (n=40): MCN-UNSa 3130–3131. On the road to Portillo Argentino (Cordón del Portillo) S33°36'53.8"; W69°29'16.7", Mendoza Province, Argentina. MCN-UNSa 3612–13, 3619–22. On the road to Portillo Argentino, Arroyo Guardia Vieja S33°36'53.8"; W69°29'16.7", Mendoza Province, Argentina. MCN-UNSa 2897, 2899–2900. Valle Hermoso, Malargüe Dept., Mendoza Province. MVZ 126991. Valle Hermoso, Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina. 35°20'S; 70°15'W. MVZ 126992–126894. Laguna de la Niña Encantada. 6 km E de los Molles, 33°18' S; 69°83' W. 2000 m. Mendoza Province, Argentina. MVZ 126995. North of Valle Hermoso, 35°11'S; 70°10'W. Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina. MVZ 126996–126999. 4 km NW Cerro Chupasangral; 2800 m. 33°21'S; 69°51'W. Tupungato Dept., Quebrada de Chupasangral, Mendoza Province, Argentina. MVZ 127025–127027. 2 km E Agua Botada, 35°62' S; 69°95' W, Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina. MVZ 180771–180774. Quebrada Cruz de Piedra, 34°26'S; 68°90'W. San Carlos Dept., Mendoza Province, Argentina.
- MCN-UNSa 3627–30, 3635–43, 3645. On the road to Laguna Diamante. 34°14'33.6"S; 69°24'00.0"W. San Carlos Dept., Mendoza Province, Argentina.
- Phymaturus* sp. (n=55): MCN-UNSa 2104–12. Near Paramillos. S 32° 28' 38.6"; W 69° 09' 06.4". 2746 m. Las Heras Dept., Mendoza Province, Argentina. SDSU 1969–1970. 20 km NE Uspallata, 2500 m. Mendoza Province, Las Heras Dept., Argentina: SDSU 3387. 27 km NE Uspallata. 32°28'52.2"S–69°09'59.2"W. 2768 m. Mendoza Province, La Heras Dept., Argentina: SDSU 3388. 27 km NE Uspallata. 32°28'52.2"S 69°09'59.2"W. 2768 m. La Heras Dept., Mendoza Province, Argentina. MVZ 145146. Pampa de Canota, 20 km E, 8 km S Estancia Uspallata. 32°65'S; 69°27'W; 3000 m. Las Heras Dept., Mendoza Province, Argentina. MVZ 92902, 92904, Las Heras Dept., Mendoza Province, Argentina. REE-SDSU 2306–2307, 2312–2313, 20 km NE Uspallata, 2500 m. IADIZA-CH. S/N (2 individuals) Paramillos, Mendoza Province, Argentina. IBA 760 (4 individuals). Paramillos, Mendoza Province. 2000 m. Argentina. MCN-UNSa 2650–2653, 2659–2662, 2696–2708. El Portezuelo, San Juan Province, Argentina. MCN-UNSa 3614–17, 3624–26. Paramillos, Mendoza Province, Argentina. 32°28'59.3"S; 69°07'36.5"W. MVZ 127023. 2 km E of Los Hornillos, 32°51'S; 68°99'W. Las Heras Dept., Mendoza Province, Argentina.
- Phymaturus patagonicus* (n=35): MLP 778 (lectotype), MLP 777 (paralectotype) Argentina, Territorio del Chubut, Patagonia. FML 10077–85. 1 km W intersection of Provincial Routes 53 and 90, 2.2 km SW Meseta El Sombrero Paso de Los Indios Dept., Chubut Province, Argentina. IADIZA 80. 40 km W Dolavon, 350 m, Gaiman Dept., Chubut Province, Argentina. IBA 783, 5, 20 km W Sombrero; Paso de Los Indios Dept., Chubut Province, Argentina. IBA 789, 7. MCN-UNSa 1284–86. 40 km W Dolavon, Gaiman Dept., Chubut Province, Argentina. MCN-UNSa 1250–58, 1261, Paso de Los Indios Dept., hills in front of El Sombrero, Chubut Province, Argentina. SDSU 1980, 40 km WSW Dolavon, Gaiman Dept., Chubut Province, Argentina.
- Phymaturus payuniaie* (n=45): IBA 769-2, 769-4–8, 769-10, 769-12, 769-17, 769-20, 769-24, 769-26, type series, Argentina, Mendoza Province, Malargüe, Dept., Payún Plateau, 5 km from Volcán Payún, 2000 m; IADIZA 87-8–9, Argentina, Mendoza Province, Malargüe Dept., 20 km SE Volcán Payún, 1800 m. MCZ 152079–81. Basaltic rocks of the Payún Plateau Argentina, Mendoza Province, Malargüe Dept. REE-SDSU 2330–32, 2339, SDSU 1981–84, Argentina, Mendoza Province, Malargüe Dept., 10 km SW base of Volcán Payún. MCN-UNSa 3648–51, 3665–79. On Provincial Road 183 16 km S to Payún vulcano 36°40'20.8"S; 69°16'10.9"W. 1737 m.
- Phymaturus querque* (n=26): FML 21556 (holotype). Laguna Blanca, Laguna Blanca National Park, Zapala Dept., Neuquén province, Argentina. Paratypes: FM L 21211. One female. Same data as holotype. IBA 793 (4 individuals). Laguna Blanca. Neuquén province, Argentina. MACN 34514 (5 individuals). Laguna Blanca. Neuquén. MVZ 232504-05. Puesto Control, 3.5 km N Co. de 1 Laguna PN Laguna Blanca. 23°80'S, 56°83'W. 1800 m. Zapala Dept., Neuquén Province, Argentina. SDSU 1971. South shore of Laguna Blanca, Zapala Dept., Neuquén Province, Argentina. MCN-UNSa 3854–66. 9,5 km S Laguna Blanca, on road 46, 39°08'02.40"S; 70°25'45.80"W. 1387 m. Catán Lil Dept., Neuquén Province, Argentina.

Phymaturus roigorum (n=37): MCN 1963 (holotype) Puesto Rojas, 16 km. de Ruta Provincial 180. El Nevado. Departamento de San Rafael, Mendoza Province. MCN 1962, same data holotype. FML 17705-708 (paratypes) same data as holotype. MCN 2096-2103 (paratypes). 6 km S Real del Molle, base of Payún Liso vulcano, 2128 m. 36°28'51,1"S; 69°22'27,9"W. Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina. SDSU 1948-51, 56, 62, 64-65. 3 km NW of base of Volcán Payún. Malargüe Dept. Mendoza Province, Argentina. SDSU 1972, 1974-75. 10 km S of base of Volcán Payún, Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina. IADIZA-CH 00091. Base of Volcán Payún. 1800-2000 m., Mendoza Province, Argentina. IBA 733 (5 individuals). Base Campamento. SW side of Payún. Mendoza Province. Argentina. MCN-UNSa 2113. Real del Molle. S 36° 28' 23.6"; W 69° 22' 46.8". Malargüe Dept., Mendoza Province, Argentina.

Phymaturus somuncurensis (n=29): IBA 470, 2, type series, MACN 37436-40, MCZ 156909, 170443-44, Laguna Raimunda, Meseta de Somuncurá, 9 de Julio Dept., Río Negro Province, Argentina. FML 1038, Laguna Raimunda, Meseta de Somuncurá, 1400 m; Valcheta Dept., Río Negro Province Argentina. IADIZA 212, Meseta de Somuncurá, Cerro Corona; 9 de Julio Dept., Río Negro Province, Argentina. IBA 507, 4, Argentina, Río Negro Province, 9 de Julio Dept., ca. Laguna Raimunda, Meseta de Somuncurá. MACN 37431-35, 2 km N Casco Cecchi, Meseta de Somuncurá, 9 de Julio Dept., Río Negro Province Argentina. REE-SDSU 2433-35. N Laguna Raimunda, Meseta de Somuncurá. Valcheta Dept., Río Negro Province, Argentina. SDSU 1780-83, 2 km N Laguna Raimunda, Meseta Somuncurá. 9 de Julio Dept., Río Negro Province, Argentina. MCN-UNSa 4550 (SJ 25). 41°12'13.95" S; 66°53'31.94" W, 1060 m. Meseta Somuncurá. 9 de Julio Dept., Río Negro Province, Argentina.

Phymaturus spectabilis (n=27): MCN-UNSa 1203 (holotype) MCN-UNSa 1204-15 (paratypes), 28 km S Ingeniero Jacobacci on Ruta Provincial 6; 25 de Mayo Dept., Río Negro Province, Argentina. FML 23502-15. Provincial oute 6, 27 km S of intersection with Provincial Route 23, 41°25'943.250 S, 69°45'924.000 W, 924 m. 25 de Mayo Dept., Río Negro Province, Argentina.

Phymaturus spurcus (n=16): MCZ 14791 (Holotype), MCZ 14914-15 (paratypes), Argentina, Río Negro Province, Pilcaniyeu Dept., Huanuluan; MCN-UNSa 1238-40, 1244-49, 22 km W Ingeniero Jacobacci, National Route 23, Hills

opposite Estancia Huanuluan; 25 de Mayo Dept., Río Negro Province, Argentina. MVZ 188904-07. Along rimrock 4 km S and 1 km E Alto del Escorial, 1100 m. Ñorquinco Dept., Río Negro Province, Argentina.

Phymaturus tenebrosus (n=18): MCN-UNSa 1271 (Holotype), MCN-UNSa 1264-70, 1272-73 (paratypes), National Road 40, 20 km S Cerro Alto; Pilcaniyeu Dept., Río Negro Province, Argentina. MCN-UNSa 1591-95, 1597-99, between Bariloche and Pilcaniyeu, Pilcaniyeu Dept., Río Negro Province, Argentina.

Phymaturus verdugo (n=8): MCN-UNSa 1958, 1960-1961. Río El Gancho 4 km. from Las Loicas. Mendoza Province, Argentina. MCN 1973-1977. 12.5 km from Las Loicas to Bardas Blancas, road to El Pehuenche. Mendoza Province, Argentina.

Phymaturus videlai (n=8): FML 21240-43, 126 km N Alto Río Senguer, 7 km N intersection of National Routes 40 and 26. Río Senguer Dept., Chubut Province, Argentina.

MCN-UNSa 4203-04, 07. Near Buen Pasto 85 km NW of Sarmiento 45°04'11"S, 69°25'25"W. 700 m, Sarmiento Dept., Chubut Province, Argentina.

Phymaturus zapalensis (n=37): IBA 792, 4, type series, Argentina, Neuquén Province, Zapala Dept., Laguna Teru, Laguna Blanca. IBA 866-1, 998-3, 2, 55 km S Piedra del Aguila. Collón Curá Dept., Neuquén Province Argentina. MCN-UNSa 1600-02, National Route 40, 1 km S Salitral, 39°40.600'S, 70°36.925'W, 994 m. Catán Lil Dept., Neuquén Province, Argentina. MVZ 188908-10, 8 km N and 4 km E Junín de los Andes on rocks along Río Malleo, 800 m; Huiliches Dept., Neuquén Province, Argentina. MVZ 232508-12. Provincial Route 46, 9.5 km S, 5 km Cerro Chachil, 1580 m; Catán Lil Dept., Neuquén Province, Argentina. MVZ 232513, 0.5 km W Primeros Pinos, 1600 m; Pirunches Dept., Neuquén Province, Argentina. MVZ 232514, Puesto de Control, 3.5 km N of Laguna, Parque Nacional Laguna Blanca, 39°02'32"S, 70°21'52"W, 1300 m, Zapala Dept., Neuquén Province, Argentina, Laguna Blanca. MVZ 232515-16, Provincial Route 46, Zapala Dept., Neuquén Province, Argentina. SDSU 1985-88, S shore Laguna Blanca; Zapala Dept., Neuquén Province, Argentina, SDSU 1989-90, S shore Laguna Blanca, 1275 m. Zapala Dept., Neuquén Province, Argentina. MCN-UNSa 3844-53. 9,5 km S to Laguna Blanca on Provincial Route 46, 39°08'02.40"S; 70°25'45.80"W 1387 m. Catán Lil Dept., Neuquén Province, Argentina.

Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina

Graciela V. Astudillo^{1,2}, Juan C. Acosta², Héctor J. Villavicencio², Mariela A. Córdoba^{1,2}

¹ Centro de Investigaciones de la Geósfera y la Biósfera, Diversidad y Biología de Vertebrados del Árido (Grupo DIBIOVA), Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan. Av. Ignacio de la Roza 590, 5402, San Juan, Argentina.

² Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, Argentina. Av. Ignacio de la Roza 590, 5402, San Juan, Argentina.

Recibido: 03 Junio 2013

Revisado: 08 Abril 2014

Aceptado: 04 Diciembre 2014

Editor Asociado: A. S. Quinteros

RESUMEN

Se realizó un estudio de la composición de la dieta y su variación intersexual y estacional (diciembre 2004 y febrero 2005) en *Liolaemus eleodori*. Además, se determinó la amplitud del nicho trófico, la diversidad trófica y la relación depredador-presa; esta última medida se realizó entre el largo, ancho y volumen máximos de las presas y la morfología (LHC y medidas de la cabeza) de los depredadores. También se aporta información sobre el dimorfismo sexual. Para el análisis trófico se utilizaron los tractos digestivos. Cada ítem presa encontrado fue reconstruido para su identificación y se estimó su volumen, numerosidad y frecuencia de ocurrencia. Se utilizó el Índice de Importancia Relativa (IRI) para estimar la contribución de cada categoría de alimento a la dieta. Para examinar el dimorfismo sexual se midieron 14 variables morfológicas. *Liolaemus eleodori* mostró una tendencia a la alimentación omnívora, consume artrópodos: insectos, arañas, ácaros y ciempiés; siendo también frecuente la presencia del material vegetal. Los machos resultaron significativamente más grandes que las hembras en la longitud, el ancho y la altura máxima de la cabeza, en la longitud de fémur, la longitud de la cola y presentaron un mayor número de poros precloacales.

Palabras clave: *Liolaemus*; San Guillermo; Dieta; Dimorfismo Sexual.

ABSTRACT

A study of the diet composition and its seasonal (December 2004 and February 2005) and intersexual variation was performed in *Liolaemus eleodori*. Moreover, trophic niche breadth, trophic diversity and predator-prey ratio was determined; this latter measure was made between the length, width and maximum volume of prey and morphology (LHC and head measures) from predators. Also information on sexual dimorphism was supplied. For trophic analysis digestive tracts were used. Each prey item found was reconstructed for its identification and its volume, numerosity, and frequency of occurrence were estimated. It was used the Relative Importance Index (RII) to estimate the contribution of each food category to the diet. To examine sexual dimorphism, 14 morphological variables were measured. *Liolaemus eleodori* showed a tendency to the omnivore feed, consume arthropods: insects, spiders, mites and centipedes; being also frequent the presence of vegetal material. Males were significantly larger than females in length, width and maximum height of head, femur length, tail length and exhibited a greater number of precloacal pores.

Key words: *Liolaemus*; San Guillermo; Diet; Sexual Dimorphism.

Introducción

El estudio de la dieta es un requerimiento fundamental para entender los diferentes fenómenos ecológicos y evolutivos en los animales (Pincheira Donoso, 2008) y proporciona información para la conservación de algunas especies escasamente conocidas (Reca *et al.*, 1994; Villavicencio *et al.*, 2005).

Los caracteres morfológicos de los depredadores, como las dimensiones de la cabeza, longitud de la mandíbula y la dentición podrían tener relación con la selección del recurso trófico (Pianka, 1973; Belver y Avila, 2002; Villavicencio *et al.*, 2005).

En general, la mayoría de los lagartos son insectívoros y a menudo oportunistas (Pianka, 1973). Si consideramos los hábitos en la alimentación, muchas especies pueden oscilar entre la carnivoría, omnivoría o la herbivoría, fluctuando entre uno u otro tipo de alimentación dependiendo de diferentes factores (Roca, 1999). Del mismo modo, los cambios en las condiciones ambientales pueden variar entre las estaciones y esto podría influir en la composición de la dieta. Por ejemplo, la preferencia por el material vegetal cuando las presas animales son deficientes o no tan abundantes (Brown y Pérez-Mellado, 1994). Muchas especies generalmente llamadas “herbívoras” son probablemente simples omnívoros, y en el mejor de los casos son herbívoros facultativos (Iverson, 1982).

El dimorfismo sexual en lagartos se puede expresar en el tamaño corporal (Pough *et al.*, 2001; Valdecantos y Lobo, 2007) y podría estar relacionado con funciones ecológicas como estrategias de alimentación o simplemente para reducir la competencia interespecífica, debido a que diferentes tamaños corporales son más efectivos en la utilización de distintos tipos de recursos (Pianka, 1986; Herrel *et al.*, 2004). El tamaño de las distintas estructuras corporales es el resultado evolutivo de presiones selectivas que actúan diferencialmente en machos y hembras. Estas presiones pueden llegar a reducir el solapamiento de nichos y la competencia entre sexos (Pianka, 1982; Villavicencio *et al.*, 2003). Existen algunos registros en los cuales la dieta está relacionada con el dimorfismo sexual, como es el caso de *Tropidurus melanopleurus*, en donde los machos consumen una variedad de artrópodos, mientras que las hembras son estrictamente mirmecófagas. Además, los machos subadultos capturan presas más grandes que las hembras adultas (Pérez Mellado y De la Riva, 1993).

El género *Liolaemus* incluye un grupo muy elevado de especies, llegando a más de 260 especies descritas, siendo su distribución geográfica muy amplia, se lo encuentra en la región fitogeográfica del Monte, Estepa Patagónica y la Puna (Abdala y Quinteros, 2014). En cuanto a su dieta existen especies insectívoras, omnívoras y herbívoras (Espinoza *et al.*, 2004), tales como, *L. bibronii* (Belver y Avila, 2001), *L. crepuscularis* (Semhan *et al.*, 2013), *L. cuyanus* (Moreno Azócar y Acosta, 2011), *L. elongatus* (Quatrini *et al.*, 2001), *L. lutzae* (Rocha, 1989), *L. multicolor* (Valdecantos, 2011), *L. nigromaculatus* (Ortiz y Riveros, 1976), *L. poecilochromus* (Valdecantos *et al.*, 2012.), *L. ruibali* (Villavicencio *et al.*, 2005), *L. wiegmanni* (Aun *et al.*, 1999). El grado de dimorfismo sexual en el tamaño corporal, en su forma y/o la coloración (Rocha, 1999; Halloy y Robles, 2002; Fox y Shipman, 2003; Frutos *et al.*, 2007; Pincheira Donoso *et al.*, 2009) sugiere una gran variación en la selección sexual (Stuart Fox y Ord, 2004; Vanhooydonck *et al.*, 2010). Existen antecedentes de investigaciones sobre dimorfismo sexual en el género *Liolaemus*, en Argentina, en *L. cuyanus* (Laspiur y Acosta, 2007), *L. elongatus* y *L. pictus* (Ibargüengoytia y Cussac, 1999), *L. gracilis*, *L. multimaculatus*, *L. wiegmanni*, (Vega, 1999), *L. multicolor* y *L. irregularis* (Valdecantos y Lobo, 2007), *L. olongasta* (Cánovas *et al.*, 2006), *L. pseudoanomalus* (Villavicencio *et al.*, 2003), *L. riojanus* (Laspiur *et al.*, 2006), *L. sanjuanensis* (Cei *et al.*, 1983), *L. saxatilis* (Avila *et al.*, 1992); en Brasil, *L. arambarensis* (Verrastro *et al.*, 2003), *L. lutzae* (Rocha, 1999), *L. occipitalis* (Verrastro, 2004); en Chile, en diversas especies del grupo *nigromaculatus* (Ortiz, 1981), *L. tenuis* (Vidal *et al.*, 2005), entre otros.

Liolaemus eleodori (Cei *et al.*, 1983) es una especie endémica del Parque Nacional San Guillermo (Acosta *et al.*, 2007), se encuentra aproximadamente sobre los 3500 m s.n.m. y habita en los llanos de San Guillermo, que fitogeográficamente pertenecen a la Puna. Actualmente está categorizada como especie no amenazada (Abdala *et al.*, 2012). Los antecedentes de estudios en *L. eleodori*, incluyen la confirmación del modo reproductivo vivíparo de la especie (Cabrera y Monguillot, 2007) y aspectos sobre la ecología térmica (Villavicencio *et al.*, 2012). No se ha publicado información sobre su ecología trófica ni la existencia de dimorfismo sexual. Por ello el objetivo del presente trabajo es conocer la composición de la

dieta de una población de *L. eleodori*, determinando la existencia de variaciones estacionales y sexuales. Además, aportar información sobre el dimorfismo sexual, su relación depredador- presa y la dieta.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio fue llevado a cabo en el Parque Nacional San Guillermo, ubicado en el Departamento Iglesia en el extremo Norte de la Provincia de San Juan (29°20'12"S; 69°24'19"O). El clima de la región es árido-desértico, con elevada heliofanía e insolación, escasa humedad y muy reducida nubosidad. La temperatura media anual es de 6,7 °C, con una precipitación media anual de 150 mm, con vientos frecuentes de 10 km/h (Salvioli, 2007). Entre las unidades fitogeográficas se mencionan: Monte, Puna y Altoandino (pastizales) (Martínez Carretero, 2007). *Lycium chañar* es la especie vegetal que conforma la comunidad de mayor extensión en el área y como acompañantes se encuentran *Fabiana denudata* (Tola o Pichanilla), *Chuquiraga erinacea* ssp. *hystrix* (Cuete), *Maihue niopsis ovata* (Gatito), *Acantholippia deserticola*, *Azorella cryptantha* y *A. trifurcata* (Llaretta), entre otras (Martínez Carretero *et al.*, 2007).

Trabajo de campo. Los muestreos se realizaron durante las siguientes estaciones: principios de verano 2004 (diciembre) y finales de verano 2005 (febrero), debido a que las condiciones climáticas del área de estudio son marcadamente diferentes. La técnica de captura fue mediante el método de lazo o por captura manual. Un total de 33 ejemplares adultos fueron capturados, de los cuales 20 fueron machos y 13 hembras. El número de individuos con el que se trabajó fue reducido debido a que la zona de estudio es un área protegida y además esta investigación formó parte de un proyecto más amplio destinado a conocer la biología de los ensambles del área protegida. Los individuos fueron sacrificados inmediatamente después de su captura por administración intraperitoneal de tiopental sódico, fijados al 10% con formaldehído por 24 horas y finalmente preservados en etanol al 70% (Aun y Martori, 1998; Villavicencio *et al.*, 2005; Semhan *et al.*, 2013). Los datos de la colección científica se encuentran en el apéndice.

Trabajo de laboratorio. Se procedió a la disección de los tractos gastrointestinales, luego el material

obtenido fue colocado en cajas de petri e hidratado. La identificación de presas se realizó utilizando una lupa binocular estereoscópica (10-40x), utilizando la clave de identificación de Bland y Jaques (1978), Brewer y Argüello (1980) y también se consultó la propuesta de Regier *et al.* (2010) sobre los nuevos arreglos taxonómicos de los artrópodos basados en estudios sistemáticos con base molecular. A los ítems vegetales se los consideró como una sola categoría y cuando fue posible se diferenció en flores y frutos. Los individuos-presas encontrados se agruparon en ítems presas siguiendo el criterio de unidad taxonómica operacional (OTU) (Sneath y Sokal, 1973).

Se midieron 14 variables morfológicas con calibre de precisión Vernier 0.02 mm. Las variables utilizadas fueron: longitud hocico-cloaca, desde el margen anterior de la escama mental hasta la abertura cloacal (LHC); longitud de la cabeza, desde el borde posterior de la abertura auricular hasta la escama rostral (LCA); ancho de la cabeza, entre las comisuras de la boca (ANCA); altura máxima de la cabeza, a la altura del tímpano (ALCA); distancia de separación entre los miembros anteriores y posteriores, desde las axilas de los miembros anteriores hasta la unión del tronco con los miembros posteriores (DM); longitud del húmero, desde la axila hasta el codo (LH); longitud radio cúbito, desde el codo hasta el ángulo interno entre la mano y el brazo (LRC); longitud de la mano, desde el extremo proximal de la mano hasta la punta del cuarto dedo (LM); longitud de fémur, desde la ingle hasta la rodilla (LF); longitud tibio-fíbula, desde la rodilla hasta el ángulo interno con el pie (LTF); longitud de la pata, desde el extremo proximal del pie hasta la punta del cuarto dedo (LP); distancia narina-rostral, desde el borde de la abertura nasal hasta la escama rostral (NR) y longitud de la cola, desde el borde de la cloaca hasta su extremo distal (LC) y el número de poros precloacales (NPC).

Análisis de los datos. En el análisis de la dieta sólo se utilizaron los tractos gastrointestinales que se encontraban llenos o semi-llenos. Para asignar una categoría alimentaria al total de la muestra (población) se utilizó el método propuesto por Espinoza *et al.* (2004), que se basa en el porcentaje de volumen (%Vol.) de vegetales consumidos tomando en cuenta las siguientes definiciones: 0-10%: insectívoro; 11-50%: omnívoro y 51-100%: herbívoro. Además, se analizó la existencia de variaciones sexuales para cada estación. El %Vol. vegetal se calculó en relación

al contenido total del tracto digestivo de cada individuo. Para probar si existen diferencias significativas entre los porcentajes de volumen vegetal y animal se realizó la prueba U de Mann-Whitney ya que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad. Este método también se utilizó para analizar las variaciones sexuales en cada estación.

Para cada ítem presa se calculó la numerosidad (número de un tipo de presa en particular en cada estómago) y frecuencia relativa (número de individuos con un tipo de presa particular en su estómago) de aparición de los distintos ítems presa así como sus respectivos volúmenes. Para esta última variable se midió, con una cuadrícula graduada, el ancho y largo de cada presa, luego de su reconstrucción (Aun y Martori, 1998). El volumen se calculó empleando la fórmula propuesta por Dunham (1983) para una esfera elipsoide: $V = 4/3\pi (a/2) (b/2)^2$, donde a = largo y b = ancho. En el caso del ítem flores y frutos, para la estimación de su volumen se formó un paquete de forma esferoide y se midió su volumen de la misma manera que se hizo para los ítems animales. Para el total de la muestra se calculó el índice de importancia relativa (IRI) (Pinkas *et al.*, 1971) a fin de determinar la contribución de cada ítem en la dieta. $IRI = \%FO (\%N + \%V)$; donde %N expresa la importancia numérica, %V la importancia volumétrica y %FO expresa la proporción de estómagos conteniendo una categoría específica. Además se calculó el IRI para analizar las variaciones sexuales en cada estación.

La diversidad trófica se determinó en cada estación, sexo y para la muestra total mediante el índice de diversidad de Brillouin (B) usando PAST 1.86 (Hammer *et al.*, 2001). Para realizar comparaciones estacionales y sexuales se utilizaron pruebas t.

La amplitud trófica del nicho se obtuvo mediante el índice de Levins (Duré, 1998): $Nb = (\sum P_{ij}^2)^{-1}$. Donde P_{ij} es la probabilidad del número de veces que apareció el ítem presa i en la muestra total j.

Para evaluar la relación del tamaño del depredador (en cada sexo) con respecto a la selección de presas se realizaron correlaciones de Spearman entre el largo, ancho y volumen máximos de las presas en relación a la longitud de la cabeza, altura máxima de la cabeza, ancho de la cabeza y longitud hoccloca de los depredadores.

Para evaluar el dimorfismo sexual entre machos y hembras adultas las variables fueron comparadas con pruebas U de Mann-Whitney ya que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad.

Resultados

Composición de la dieta. Del total de individuos (n= 33), 20 se encontraron con el estómago lleno o semi-lleño (13 machos y 7 hembras grávidas) y 13 estaban vacíos.

Liolaemus eleodori es omnívoro ya que el %Vol. de vegetal consumido es del 45,35 %. Los valores medios de %Vol. animal fueron mayores con respecto a los de %Vol. vegetal, no existiendo diferencias significativas entre dichos porcentajes (Mann-Whitney U= 374,5; p= 0,33; n= 20; Mediana_{animal} = 55, Mediana_{vegetal} = 45).

Para el total de la muestra se identificaron 395 presas y se agruparon en 12 ítems presa: Acariina, Araneae, Coleoptera, Diptera, Flores, Frutos, Hemiptera, Hymenoptera (Formicidae), Hymenoptera (no formícidos), Larvas, Myriapoda y Orthoptera.

Se observa que el ítem más importante en cuanto a la numerosidad fue Hemiptera (%N= 47), seguido por Coleoptera (%N= 14) y Flores (%N= 13,5). Con respecto al Porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia (%FO), el ítem que apareció en la mayoría de los estómagos fue Coleoptera (%FO= 47,5), luego se destacaron Hemiptera (%FO= 45), Hymenoptera (Formicidae) (%FO= 27,5). El ítem presa que mayor %Vol. es Flores (55,26%) seguido por Frutos con un 16,98 % y Coleoptera con un 12,07 % (Tabla 1).

Al calcular el Índice de Importancia Relativa para el total de la muestra se obtuvo que el ítem presa fundamental fue Hemiptera (IRI= 2296,18). El ítem presa secundaria fue Coleoptera (IRI= 1238,52) (Tabla 1).

El valor de la diversidad trófica que se obtuvo con el índice de Brillouin para el total de los individuos fue de B= 1,56. La amplitud del nicho trófico (Nb) para esta especie fue de 0,65 (Tabla 2).

Del total de estómagos e intestinos analizados se encontró que el 12,5% contenía piedras y el 30% Nematoda de al menos dos especies, localizados en diferentes partes del tracto gastrointestinal.

Variación estacional y sexual. En diciembre (n= 8) los machos consumieron el 67% de material vegetal y las hembras el 35,67 %. Para febrero (n=12) los machos presentaron un %Vol. vegetal del 48,33% y las hembras un 10%. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre sexos en ambas estaciones (Tabla 3).

Tanto en diciembre como en febrero los ma-

Tabla 1. Composición de la dieta para una población de *Liolaemus eleodori* (n= 20), para machos y hembras de diciembre (n= 8) y machos y hembras de febrero (n= 12). %N= porcentaje de numerosidad en el total de las presas, %FO= porcentaje de frecuencia de ocurrencia en el total de estómagos, %Vol.= porcentaje volumétrico de las presas, IRI= índice de importancia relativa.

ITEMS PRESA	Febrero																			
	Diciembre						Febrero													
	Macho			Hembra			Macho			Hembra			Población							
N(%)	FO(%)	V%	IRI	N(%)	FO(%)	V%	IRI	N(%)	FO(%)	V%	IRI	N(%)	FO(%)	V%	IRI	N(%)	FO(%)	V%	IRI	
Coleoptera	10,43	83,33	12,33	1896,7	25	66,67	1,6	1773,19	20,83	35,71	23,63	1587,87	16,67	30	35,29	1558,82	14	47,5	12,07	1238,52
Hemiptera	44,17	66,67	0,68	2989,99	25	66,67	8,79	2252,55	43,16	42,86	7,75	2181,59	50	20	13,37	1267,38	47	45	4,03	2296,18
Diptera	1,23	33,33	0,1	44,17	12,5	33,33	4,79	576,45	2,11	14,29	2,26	62,43	-	-	-	-	2	17,5	0,48	43,41
Hymenoptera (no formicidos)	1,84	33,33	0,22	68,75	-	-	-	-	6,32	21,43	5,71	257,69	12,5	20	2,85	307,04	3,75	22,5	0,78	101,99
Hymenoptera (Formicidae)	6,13	33,33	0,45	219,54	-	-	-	-	20	35,71	8,7	1024,89	-	-	-	-	10,5	27,5	1,57	332,04
Larva	-	-	-	-	12,5	33,33	1,6	469,93	2,11	14,29	6,04	116,36	8,33	20	34,94	865,42	2,25	17,5	2,32	80,03
Acarina	0,61	16,67	0,01	10,35	-	-	-	-	1,05	7,14	0,02	7,63	-	-	-	-	0,75	7,5	0,02	5,8
Aranea	0,61	16,67	0,01	10,36	12,5	33,33	49,93	2081,11	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	5	2,09	32,54
Orthoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,33	10	13,55	218,81	0,5	2,5	0,41	2,27
Myriapoda	-	-	-	-	-	-	-	-	1,05	7,14	0,6	11,83	-	-	-	-	0,25	2,5	0,05	0,76
Flores	32,52	66,67	82,55	7671,29	12,5	33,33	33,29	1526,3	-	-	-	-	-	-	-	-	13,5	12,5	55,26	859,55
Frutos	2,45	16,67	3,14	93,29	-	-	-	-	3,16	7,14	45,3	346,11	-	-	-	-	3,75	10	16,98	207,3

Tabla 2. Índice de diversidad de Brillouin e Índice de Levins (amplitud trófica del nicho) para una población de *Liolaemus eleodori*, para diciembre y febrero y para machos y hembras.

	Índice de Diversidad Brillouin	Índice de Levins
Diciembre	1,38	0,6
Febrero	1,48	0,66
Machos	1,54	0,53
Hembras	1,29	0,84
Población	1,56	0,65

chos presentaron un dominio numérico de Hemiptera (%N_{diciembre} = 44,17; %N_{febrero} = 43,16). En hembras de diciembre los ítems de mayor numerosidad fueron Coleoptera y Hemiptera con un 25% para cada ítem. En las hembras de febrero el ítem presa Hemiptera presentó mayor numerosidad (%N = 50). Teniendo en cuenta el Porcentaje de Frecuencia de Ocurrencia, el ítem que apareció en la mayoría de los estómagos de diciembre tanto en machos como en hembras fue Coleoptera (%FO_{machos} = 83,33; %FO_{hembras} = 66,67). En febrero esto se mantuvo para las hembras (%FO = 30,00) pero en machos estuvo representado por Hemiptera (%FO = 42,86). En diciembre las flores ocuparon el mayor porcentaje de volumen en los machos (%V = 82,55) y en hembras el mayor porcentaje de volumen estuvo representado por arañas (%V = 49,93).

Según el IRI, en machos y hembras de diciembre el ítem presa Hemiptera cambió de categoría accesoria a fundamental (IRI_{machos} = 2989,99; IRI_{hembras} = 2252,55). El ítem Flores resultó fundamental (IRI = 7671,29) en los machos de diciembre, y secundaria (IRI = 1526,30) para las hembras de la misma estación. El ítem presa Coleoptera resultó accidental en machos (IRI = 1896,70) y fundamental en hembras (IRI = 1773,19). Por otro lado, el ítem fundamental en machos de febrero fue Hemiptera (IRI = 2181,59) y como categoría secundaria se observó a Coleoptera (IRI = 1587,87). En las hembras de la misma estación se observaron como categorías fundamentales a los ítems Hemiptera (IRI = 1267,38) y Coleoptera (IRI = 1558,82) y como secundaria Larva (IRI = 865,42). En ambas estaciones el ítem Frutos fue accidental en

machos y ausente en hembras (Tabla 1).

El nicho trófico aumentó levemente en febrero (Nb = 0,66) con respecto a diciembre (Nb = 0,60). Se observó que los machos (Nb = 0,84) presentaron un nicho trófico más amplio que las hembras (Nb = 0,53) (Tabla 2).

La diversidad trófica para diciembre fue de B = 1,38 y para febrero fue de B = 1,48. En machos su valor fue de B = 1,54 y en hembras fue de B = 1,29 (Tabla 2). No se observaron diferencias estacionales (prueba t = -1,07; p = 0,28) ni sexuales (prueba t = 0,88; p = 0,37).

Relación depredador-presa. En las hembras el largo de la presa se correlacionó negativamente con la LCA y LHC. Por otra parte, los machos no muestran relaciones significativas (Tabla 4).

Dimorfismo sexual. El tamaño corporal (LHC) no varió entre machos y hembras (Mann-Whitney, U = 204; p = 0,07; n_{machos} = 20, n_{hembras} = 13; Mediana_{machos} = 65; Mediana_{hembras} = 60,5). Las dimensiones relacionadas con la cabeza (LCA, ANCA, ALCA), la LF, el NPC y la LC fueron mayores en los machos. No resultaron significativas las comparaciones en DM, LH, LRC, LM, LTF, LP y NR (Tabla 5). La LC se analizó con un tamaño muestral (n) diferente al resto de las variables morfológicas debido a la presencia de colas regeneradas, las cuales no se tuvieron en cuenta para el análisis.

Discusión

Los resultados de este estudio indican que *Liolaemus eleodori* es una especie omnívora y su dieta está compuesta por artrópodos y material vegetal, esto coincide en gran parte con los ítems descritos en la dieta de *L. multicolor* para ambientes puneños similares (Valdecantos, 2011) y para la especie endémica de altura *L. crepuscularis* (Semhan *et al.*, 2013).

La baja amplitud trófica observada coincide con la alta preferencia de hemípteros y coleópteros, similar a lo observado por Villavicencio *et al.* (2005) para *Liolaemus ruibali*, también para la puna en la Reserva Don Carmelo (Dpto. Ullum), donde se observó un dominio numérico y volumétrico de Hemiptera, siendo la categoría fundamental de la dieta. Halloy *et al.* (2006) proponen que en *L. pacha* la mayoría de los ítems presa corresponden a los grupos Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera.

En *Liolaemus eleodori* es frecuente la presencia

Tabla 3. Medias, medianas, desviación estándar (DE) y tamaño muestral (n) del porcentaje de volumen (%Vol.) vegetal y animal de *Liolaemus eleodori* para diciembre y febrero; * indica diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$), Prueba U de Mann-Whitney.

<i>L. eleodori</i> diciembre (n = 8)									
	%Vol. Machos				%Vol. Hembras				
	Media	Mediana	DE	n	Media	Mediana	DE	n	p
Vegetal	67	70	18,57	5	35,67	40	26,76	3	0,10
Animal	33	30	18,57	5	64,33	60	26,76	3	0,10

<i>L. eleodori</i> febrero (n = 12)									
	%Vol. Machos				%Vol. Hembras				
	Media	Mediana	DE	n	Media	Mediana	DE	n	p
Vegetal	48,33	50	30,22	8	10	10	10	4	0,06
Animal	51,67	50	30,22	8	90	90	10	4	0,06

Tabla 4. Análisis de correlación de Spearman (r_s) entre el tamaño corporal de los depredadores [longitud de la cabeza (LCA), altura máxima de la cabeza (ALCA), ancho de la cabeza (ANCA) y longitud hocico-cloaca (LHC)] y las variables morfométricas de las presas; * indica relaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$).

Variabes	Machos (n=13)		Hembras (n=7)	
	r_s	p	r_s	p
LCA-Largo Presa	0,36	0,25	-0,73	0,04*
LCA-Ancho Presa	-0,11	0,74	0,01	0,98
LCA-Volumen Presa	-0,04	0,89	-0,15	0,73
ALCA-Largo Presa	-0,06	0,85	-0,2	0,63
ALCA-Ancho Presa	-0,08	0,8	0,27	0,52
ALCA-Volumen Presa	-0,13	0,7	0,28	0,51
ANCA-Largo Presa	0,02	0,95	-0,5	0,2
ANCA-Ancho Presa	-0,15	0,65	0,12	0,78
ANCA-Volumen Presa	-0,22	0,49	-0,04	0,93
LHC-Largo Presa	0,28	0,38	-0,73	0,04*
LHC-Ancho Presa	0,31	0,32	0,04	0,93
LHC-Volumen Presa	0,24	0,46	-0,1	0,81

Tabla 5. Media, mediana, tamaño muestral (n), desviación estándar (DE) y valor *p* de la longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cabeza (LCA); ancho de la cabeza (ANCA), altura máxima de la cabeza (ALCA), distancia de separación entre los miembros anteriores y posteriores (DM), longitud del húmero (LH), longitud radio cúbito (LRC), longitud de la mano (LM), longitud de fémur (LF), longitud tibio-fíbula (LTF), longitud de la pata (LP), distancia narina-rostral (NR), número de poros precloacales (NPC) y la longitud de la cola (LC) en milímetros; * indica diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$), Prueba U de Mann-Whitney.

Variables Morfológicas	Hembras				Machos				
	Media	Mediana	n	DE	Media	Mediana	n	DE	<i>p</i>
LHC	60,71	60,5	13	5,09	63,73	65	20	6,32	0,073
LCA	12,61	13	13	0,92	13,78	14	20	1,37	0,004*
ANCA	10,14	10	13	0,95	11,75	12	20	1,41	0,001*
ALCA	7,36	7	13	0,84	8,57	8,5	20	1,55	0,006*
DM	26,64	26,5	13	4,94	25,91	26	20	3,6	0,719
LH	7,86	8	13	1,92	8,27	8	20	1,35	0,266
LRC	7,29	7,5	13	0,91	7,14	7	20	1,13	0,632
LM	11,36	12	13	1,08	11,95	12	20	1,7	0,157
LF	10,21	10	13	0,58	11,09	11	20	0,87	0,003*
LTF	9,43	10	13	1,55	10	10	20	1,02	0,344
LP	17,57	17,5	13	1,74	17,78	18	20	2,1	0,587
NR	1,21	1	13	0,38	1,16	1	20	0,36	0,531
NPC	2,07	2	13	1,69	5,09	5	20	1,51	<0,0001*
LC	56	56,5	6	4,15	62,57	62,5	14	7,63	0,038*

de material vegetal, se observó en el 90% de la muestra analizada para la dieta y representan una categoría alimenticia más dentro de la dieta. Espinoza *et al.* (2004) proponen que en Liolaemidae el consumo de plantas podría ser explicado por una combinación de condiciones ambientales, como climas fríos y hábitats de alta montaña. El material vegetal también ha sido observado en la dieta de *L. multicolor* (Valdecantos, 2011), *L. cuyanus* (Moreno Azócar y Acosta, 2011), *L. poecilochromus* (Valdecantos *et al.*, 2012) y *L. crepuscularis* (Semhan *et al.*, 2013).

Estacionalmente, tanto en machos como en hembras, la dieta de *Liolaemus eleodori* osciló entre la insectivoría-omnivoría-herbivoría. En diciembre, los machos tienen una dieta herbívora y las hembras presentan una dieta omnívora. Estas diferencias podrían estar dadas por la alta preferencia de los machos por las flores y en el caso de las hembras al menor consumo de este ítem vegetal. Espinoza *et al.* (2004) proponen que la herbivoría probablemente sea favorecida en climas fríos debido a los efímeros y menos abundantes que pueden ser los insectos como recurso alimenticio, en comparación con la posibilidad de fácil obtención de plantas como recurso

en hábitats de alta montaña. Por otra parte, en los machos y hembras de febrero aumenta la presencia de artrópodos, por lo que los machos cambian a una dieta omnívora y las hembras son estrictamente insectívoras. Asimismo, la preferencia por los hemípteros se observó en machos y en hembras. Posiblemente la menor amplitud trófica observada en hembras y en diciembre se deba al principal consumo de estos artrópodos. Es decir que los machos además de ingerir artrópodos también prefieren flores y a diferencia de las hembras sólo las incluyen como una categoría accidental. Existen revisiones que argumentan que los lagartos pertenecientes a la familia Iguanidae consumen principalmente las partes reproductivas de las plantas, como flores y/o frutos (Godínez, 2004). Nyhagen *et al.* (2001) explican que es muy probable que se sientan atraídos por las plantas con flores, principalmente por su néctar y polen y por los insectos que las visitan. Esto justificaría lo observado en los machos de *L. eleodori*. También en otros *Liolaemus* se observó el consumo de material vegetal, especialmente de frutos en *L. nigromaculatus* (Ortiz y Riveros, 1976), *L. lutzae* (Rocha, 1989), *L. wiegmanni* (Aun *et al.*, 1999), *L. bi-*

bronii (Belver y Avila, 2001), *L. ruibali* (Villavicencio *et al.*, 2005). Acosta *et al.* (1996) informaron sobre la ingesta de flores en *L. boulengeri* y Vanhooydonck *et al.* (2010) observaron que seis especies de *Liolaemus* consumen frutas, tres se alimentan de semillas y dieciocho especies (e.g. *L. baguali* y *L. zullyi*) comen flores. Y en el caso de las hembras, se observó que en diciembre se encontraron grávidas, es posible que hayan consumido mayor cantidad de insectos que flores y frutos debido al estado reproductivo en el que se encontraban restringiendo su campo de acción y limitándose a alimentarse de presas que no requieran recorrer el territorio, como lo hicieron las hembras de *L. wiegmanni* (Aun *et al.*, 1999) y de *L. crepuscularis* (Semhan *et al.*, 2013).

Si bien en los machos de *Liolaemus eleodori* las variables morfométricas de las presas no se correlacionaron con el tamaño corporal de los depredadores, en un estudio de Vanhooydonck *et al.* (2010) proponen que en algunos *Liolaemus* los machos con cabezas más grandes comen presas grandes. Por otro lado, ellos obtienen que las hembras con medidas de la cabeza más cortas probablemente coman presas más duras y tal vez el principal consumo de hemípteros en las hembras de *L. eleodori* pueda ser explicado por esta relación, pero esto no fue investigado en *L. eleodori*.

Liolaemus eleodori no presenta dimorfismo en el tamaño del cuerpo, al igual que en *L. multicolor* (Valdecantos *et al.*, 2007), *L. riojanus* (Laspiur *et al.*, 2006), *L. olongasta* (Cánovas *et al.*, 2006), *L. elongatus* (Quatrini *et al.*, 2001). Por otro lado, en *L. pseudoanomalus* (Villavicencio *et al.*, 2003), *L. irregularis* (Valdecantos *et al.*, 2007), *L. cuyanus* (Laspiur y Acosta, 2007), *L. tenuis* (Vidal *et al.*, 2005) y *L. occipitalis* (Verrastro, 2004) el tamaño del cuerpo es más grande en los machos. Con menor frecuencia, también existen casos de lagartijas donde las hembras son de mayor tamaño que los machos como en el caso de *L. calchaqui*, *L. chacoensis*, *L. crepuscularis*, *L. darwinii*, *L. ornatus* (Cabrera *et al.*, 2013), entre otros. Este carácter no dimórfico en *L. eleodori*, podría deberse a lo propuesto por Valdecantos y Lobo (2007) para *L. multicolor*, en el cual mencionan que el tamaño mínimo de madurez sexual es mayor en las hembras y que ambos sexos invertirían similar cantidad de energía en el crecimiento del cuerpo y no presentando diferencias en los tamaños de los adultos.

Las dimensiones relacionadas con la cabeza (LCA, ANCA y ALCA), la longitud de fémur, el

largo de la cola y el número de poros precloacales son significativamente más grandes en los machos. Las medidas cefálicas también resultaron dimórficas en *Liolaemus multicolor* y al igual que en *L. eleodori*, en las especies *L. cuyanus* (Laspiur y Acosta, 2007), *L. pictus* y *L. elongatus* las medidas de la cabeza resultaron mayores en los machos (Ibargüengoytía y Cussac, 1999). Según Carothers (1984), Rocha (1995) y Valdecantos y Lobo (2007) la selección sexual podría estar relacionada con interacciones agresivas entre los sexos y con la defensa territorial y llevaría a reducir la competencia por recursos actuando a favor de los machos con dimensiones de la cabeza mayores. Herrel *et al.* (1999) mencionan una hipótesis a poner a prueba en la cual las hembras elegirían a los machos más fuertes, con cabezas más grandes. Por otro lado, también proponen una relación entre la hipótesis de partición de nicho trófico y el dimorfismo sexual que presenta *Gallotia galloti* en las dimensiones relacionadas con la cabeza y encuentran que una mayor fuerza de mordida es requerida para consumir el material vegetal y así poder explotar una nueva fuente de alimento, las plantas. Esto permitiría a los machos capturar presas no accesibles por las hembras e ingerir más material vegetal. Dado que los machos de *L. eleodori* consumieron mayor cantidad de material vegetal posiblemente el dimorfismo sexual en el tamaño de la cabeza esté relacionado con su ecología trófica. Pero en *G. galloti* el análisis trófico no indica diferencias entre los sexos en la cantidad de vegetales ingeridos, concluyendo que la divergencia del nicho trófico del lagarto canario no mantiene el dimorfismo en el tamaño de la cabeza. Además, la relación entre la fuerza de la mordida y la morfología de la cabeza también se estudió en algunos lagartos del género *Liolaemus*, esto se observó en un estudio realizado por Vanhooydonck *et al.* (2010) en el que reportan que solamente en las hembras la variación en la fuerza de mordida y el tamaño de la cabeza puede ser explicada por la variación en la dieta y que en los machos la variación en la fuerza de la mordida se debería a las diferencias morfológicas en el ancho de la cabeza. Valdecantos y Lobo (2007) proponen que *L. multicolor* podría ser territorial y la selección sexual estar actuando a favor de los machos con dimensiones de la cabeza mayores. Lo antes mencionado se ve reforzado por el hecho de haberse encontrado también dimorfismo en las dimensiones de la extremidad posterior, más larga en los machos. Esta característica ha sido relacionada

con una mayor habilidad para la carrera y las peleas (Garland y Losos, 1994; Molina Borja, 2003; Valdecantos y Lobo, 2007). La longitud de fémur resultó dimórfica entre los individuos de *L. eleodori*. Estas diferencias a favor de los machos en las dimensiones de los miembros posteriores sugieren que estas partes del cuerpo también están sometidas a selección, y posiblemente también estén relacionadas con su mayor movilidad en las áreas de actividad (Halloy y Robles, 2002; Laspiur y Acosta, 2007). Al igual que en *L. olongasta* (Cánovas *et al.*, 2006) y *L. cuyanus* (Laspiur y Acosta, 2007), en *L. eleodori*, la longitud de la cola fue de mayor tamaño en los machos. Por otro lado, se observó la presencia de poros precloacales en ambos sexos, sin embargo los machos presentaron un mayor NPC. Este aspecto también se observa en *L. pseudoanomalous* (Villavicencio *et al.*, 2003), *L. irregularis* (Valdecantos y Lobo, 2007), *L. scapularis* (Laurent, 1982), *L. wiegmanni* (Ramírez Pinilla, 1991). En otros *Liolaemus* sólo los machos presentan poros precloacales [e.g. *L. olongasta* (Cánovas *et al.*, 2006), *L. occipitalis* (Verrastro, 2004), *L. lutzae*, *L. multimaculatus*, *L. rabinoi*, *L. riojanus* (Ceí, 1974, 1979; Laurent, 1986; Rocha, 1996), *L. multicolor* (Valdecantos *et al.*, 2007) y *L. cuyanus* (Laspiur y Acosta, 2007)]. Esta característica, junto con la longitud de la cola, probablemente esté asociada al comportamiento de cortejo. Sin embargo, estos aspectos en *L. eleodori* son desconocidos hasta el momento.

Es importante destacar que la información obtenida en este estudio representa un aporte substancial en el conocimiento de la ecología de esta especie endémica debido a la imposibilidad de aumentar los estudios en esta zona de la puna de San Juan por dificultades relacionadas con el acceso y logística, no obstante más estudios serían necesarios para fortalecer las contribuciones halladas en esta investigación.

Agradecimientos

Deseamos agradecer a Carrizo A., Montañez A. (Parque Nacional San Guillermo), a Recabarren D. y Jordán M. (Secretaría de Medio Ambiente de la Provincia de San Juan) por la logística y asistencia en el campo. A Marinero J. por su ayuda en las tareas de campo. A los revisores anónimos que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito inicial. Este trabajo fue parcialmente financiado por la Universidad Nacional de San Juan CICITCA- E/881 (director JCA).

Literatura citada

- Abdala, C.S.; Acosta, J.C.; Acosta, J.L.; Álvarez, B.B.; Arias, F.; Avila, L.J.; Blanco, M.G.; Boretto, J.M.; Brancatelli, G.; Breitman, M.F.; Cabrera, M.R.; Cairo, S.; Corbalán, V.; Hernando, A.; Ibarguengoytia, N.R.; Kacolis, 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: 215-248.
- Abdala, C.S & Quinteros, A.S. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de Herpetología* 28: 55-82.
- Acosta, J.C.; Avila L.J. & Blanco, G. 1996. Ecología de *Liolaemus boulengeri* (Sauria: Tropicuridae) en el noroeste de la estepa patagónica (Ing. Jacobacci, Río Negro, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 9: 100-107.
- Acosta, J.C.; Villavicencio, H.J. & Marinero, J.A. 2007. Anfibios y Reptiles. Biodiversidad, Bio-Ecología y Especies de valor especial para monitoreo: 167-179. *En: Martínez Carretero, E. (ed.), Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina-Línea de Base de la Reserva de Biosfera San Guillermo- San Juan. Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan, San Juan.*
- Aun, L. & Martori, R. 1998. Reproducción y dieta de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993. *Cuadernos de Herpetología* 12: 1-9.
- Aun, L.; Martori, R. & Rocha, C. 1999. Variación estacional de la dieta de *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropicuridae) en un Agroecosistema del Sur de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 13: 69-80.
- Avila, L.J.; Ceí, J.M.; Martori, R.A. & Acosta, J.C. 1992. A new species of *Liolaemus* of the *bibroni* group from granitic ravines of Achiras Sierra de Comechingones, Córdoba Argentina (Reptilia: Tropicuridae). *Museo Regionale di Scienze Naturali Bollettino* 10: 101-111.
- Belver, L.C. & Avila, L.J. 2002. Diet composition on *Liolaemus bibroni* (Iguania: Liolaemidae) in southern Rio Negro Province, Argentina. *Herpetological Journal* 12: 39-42.
- Bland, R.G. & Jaques, H.E. 1978. How to know the Insects. The Pictured Key Nature Series. WC Brown Company Publishers Dubuque, Iowa.
- Brewer, M.M. & Argüello, N.V. 1980. Guía ilustrada de insectos comunes de la Argentina. Miscelánea N° 67. Fundación Miguel Lillo. Tucumán.
- Brown, R.P. & Pérez Mellado, V. 1994. Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. *Functional Ecology* 8: 427-434.
- Cabrera, R.A & Monguillot, J. 2007. *Liolaemus eleodori* (San Guillermo's lizard): Reproduction. *Herpetological Bulletin* 101: 34-35.
- Cabrera, M.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: 99-106.
- Cánovas, M.G.; Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C. & Marinero, J.A. 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.
- Carothers, J.H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist* 124: 244-254.
- 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. A reassessment of the genus *Ctenoblepharis* (Reptilia, Sauria, Iguanidae) with a description of new subspecies of *Liolaemus multimaculatus* from western Argentina. *Journal of Herpetology* 13: 297-302.
- Cei, J.M.; Etheridge, R. & Videla, F. 1983. Especies nuevas de Iguánidos del noroeste de la Provincia de San Juan (Reserva Provincial San Guillermo), Argentina. *Deserta* 7: 316-323.
- Dunham, A.E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition: 261-280. *En: Huey, R.B.; Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (eds.), Lizard Ecology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Duró, M. 1998. Alimentación de *Physalaemus santafecinus* Barrios, 1965 (Anura, Leptodactylidae). *Facena* 14: 45-52.
- Espinoza, R.E.; Wiens, J.J. & Tracy, R.C. 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.
- Fox, S.F. & Shipman, P.A. 2003. Social behavior at high and low elevations: environmental release and phylogenetic effects in *Liolaemus*: 310-355. *En: Fox, S.F.; McCoy, J.K. & Baird, T.A. (eds.), Lizard social behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- 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.
- Garland, T. & Losos, J.B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles: 240-302. *En: Wainwright, P.C. & Reilly, S.M. (eds.), Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Godínez Álvarez, H. 2004. Pollination and seed dispersal by lizards: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 569-577.
- Halloy, M. & Robles, C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 38: 118-129.
- 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.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 1: 4-9.
- Herrel, A.; Spithoven, L.; Van Damme, R. & De Vree, F. 1999. Sexual dimorphism of head in *Gallotia galloti*: Testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology* 13: 289-297.
- Herrel, A.; Vanhooydonck, B.; Joachim, R. & Irschick, D.J. 2004. Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. *Oecologia* 140: 160-168.
- Ibargüengoytia, 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.
- Iverson, J.B. 1982. Adaptations to herbivory in iguanine lizards: 60-76. *En: Rand, G.M.B. & Rand, A.S. (eds.), Iguanas of the World, they behavior, ecology and conservation*. Noyes Publications, New Jersey.
- 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.
- Laspiur, A. & Acosta, J.C. 2007. Dimorfismo sexual de *Liolaemus cuyanus* Cei & Scolaro, 1980 (Iguania: Liolaemidae) en una población de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología* 14: 47-50.
- Laurent, R.F. 1982. Description de trois espèces nouvelles du genre *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). *Spixiana* 5: 139-147.
- Laurent, R.F. 1986. Descripciones de nuevos Iguanidae del género *Liolaemus*. *Acta Zoológica Lilloana* 38: 87-105.
- Martínez Carretero, E. 2007. Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina-Línea de Base de la Reserva de Biosfera San Guillermo-San Juan. Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan. San Juan.
- Martínez Carretero, E.; Dalmasso, A.; Márquez, J. & Pastrán, G. 2007. Vegetación: 115-152. *En: Martínez Carretero, E. (ed.), Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina- Línea de Base de la Reserva de Biosfera San Guillermo-San Juan*. Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan, San Juan.
- Molina Borja, M. 2003. Sexual dimorphism of *Gallotia atlantica atlantica* and *Gallotia atlantica mahoratae* (Lacertidae) from the eastern Canary Islands. *Journal of Herpetology* 37: 769-772.
- Moreno Azócar, D.L. & 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.
- Nyhagen, D.F.; Kragelund, C.; Olesen, J.M. & Jones, C.G. 2001. Insular interactions between lizards and flowers: flower visitation by an endemic Mauritian gecko. *Journal of Tropical Ecology* 17: 755-761.
- Ortiz, J.C. & Riveros, G.M. 1976. Hábitos alimenticios de *Liolaemus nicromaculatus kuhlmani*, Muller y Hellmich. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 9: 131-140.
- Ortiz, J.C. 1981. Estudio multivariado de las especies de *Liolaemus* del grupo *nicromaculatus* (Squamata, Iguanidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 14: 247-265.
- Pérez Mellado, V. & De La Riva, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology: the case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). *Copeia* 1993: 969-976.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review in Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 1982. *Ecología Evolutiva*. Ediciones Omega S. A. Barcelona.
- Pianka, E.R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Pincheira Donoso, D. 2008. Testing the accuracy of fecal-based analyses in studies of trophic ecology in lizards. *Copeia* 2008: 322-325.
- Pincheira Donoso, D.; Hodgson, D.J.; Stipala, J. & Tregenza, T. 2009. A phylogenetic analysis of sex-specific evolution of ecological morphology in *Liolaemus* lizards. *Ecological Research* 24: 1223-1231.
- Pinkas, L.; Oliphant, M. & Iverson, Z. 1971. Food habits of albacore bluefin tuna and bonito in California waters. California. Department of Fish and Games. *Fish Bulletin* 152: 1-105.
- Pough, F.H.; Andrews, R.M.; Cadle, J.E.; Crump, M.L.; Savitzky, A.H. & Wells, K.D. 2001. Herpetology. Prentice Hall. New Jersey.
- Quatrini, R.; Albino, A. & Barg, M. 2001. Variación morfológica y dieta en dos poblaciones de *Liolaemus elongatus* Koslowsky, 1896 (Iguania: Tropiduridae) del noroeste patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 639-651.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1991. Reproductive and fat body cycles of the lizard *Liolaemus wiegmanni*. *Amphibia Reptilia* 12(2):195-202.
- Reca, A.; Ubeda, C. & Grigera, D. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical* 1: 17-28.
- Regier, J.C.; Shultz, J.W.; Zwick, A.; Hussey, A.; Ball, B.; Wetzer, R.; Martin, J.W. & Cunningham, C.W. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463: 25.
- Roca, V. 1999. Relación entre las faunas endoparásitos de reptiles y su tipo de alimentación. *Revista Española de Herpetología* 13:101-121.
- Rocha, C.F. 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 23:292-294.
- Rocha, C.F.D. 1995. Growth of the tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 16: 257-264.
- Rocha, C.F.D. 1996. Sexual dimorphism in the sand lizard *Liolaemus lutzae* of southeastern Brazil: 131-140. *En*: Péfaur, J.E. (ed), Herpetología Neotropical. Editorial Conselho de Publicaciones, Universidad de los Andes. Mérida.
- Rocha, C.F.D. 1999. Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biología* 59: 125-130.
- Salvioli, G. 2007. Caracterización hidrometeorológica: 63-87. *En*: Martínez Carretero, E. (ed.), Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina- Línea de Base de la Reserva de Biosfera San Guillermo-San Juan. Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan, San Juan.
- 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.
- Sneath, P.H. & Sokal, R.R. 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Stuart Fox, D.M. & Ord, T.J. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2249-2255.
- Valdecantos, M.S. & Lobo, F. 2007. Dimorfismo sexual en *Liolaemus multicolor* y *L. irregularis* (Iguania: Liolaemidae). *Revista Española de Herpetología* 21:55-69.
- Valdecantos, 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: 27-40.
- Valdecantos, M.S. 2011. Coexistencia entre especies: competencia, agresión o indiferencia en lagartijas de la puna del género *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaeminae). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. 1-157 pp.
- Valdecantos, M.S.; Arias, F. & Espinoza, R.E. 2012. Herbivory in *Liolaemus poecilochromus*, a small, cold-climate lizard from the Andes of Argentina. *Copeia* 2012: 203-210.
- Vanhooydonck, B.; Cruz, F.B.; Abdala, C.S.; Moreno Azócar, D.L.; Bonino, M.F. & Herrel, A. 2010. Sex-specific evolution of bite performance in *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 461-475.
- Vega, L.E. 1999. Ecología de saurios arenícolas de las dunas costeras Bonaerenses. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata. 1-102 pp.
- Verrastro, L.; Veronese, L.; Bujes, C. & Dias Filho, N.M. 2003. A new species of *Liolaemus* from Southern Brazil. (Iguania: Tropiduridae). *Herpetológica* 59: 105-118.
- Verrastro, L. 2004. Sexual dimorphism in *Liolaemus occipitalis* (Iguania, Tropiduridae). *Iheringia Série Zoológica* 1: 45-48.
- Vidal, M.A.; Ortiz, J.C.; Ramirez, C.C. & Lamborot, M. 2005. Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis* (Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26: 343-351.
- 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. 2005. Dieta de *Liolaemus ruibali* Iguanidae: Liolaeminae en la reserva de usos múltiples Don Carmelo, San Juan, Argentina. *Multequina* 14: 47-52.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Blanco, G.M. & Marinero, J.A. 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina* 21: 17-23.

Apéndice

- UNSJ-H 1628 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Villavicencio H.J. UNSJ-H 1629 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Villavicencio H.J. UNSJ-H 1630 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Villavicencio H.J. UNSJ-H 1631 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Villavicencio H.J. UNSJ-H 1632 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Marinero J. UNSJ-H 1633 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta .C., Marinero J. UNSJ-H 1634 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1635 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1636 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1637 Agua del Godo

Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J.; Acosta J.C. UNSJ-H 1638 Caserones Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1639 Caserones Depto Iglesia San Juan Argentina 11/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1640 Llano de los Leones 16 km al Norte de Refugio Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1641 Llano de los Leones 16 km al Norte de Refugio Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1642 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1643 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1651 Caserones Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1652 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 08/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1653 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 08/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1654 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 08/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1655 Margen Sur del Río Santa Rosa 34km al Norte de Refugio Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1656 Ladera sur del

Río Agua Hedionda 28 km al Norte de Refugio Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1657 Llano de los leones 16km al Norte de Refugio Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1658 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 08/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1659 Margen Sur del Río Santa Rosa 34km al Norte de Refugio Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1660 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1661 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1662 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1663 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 10/02/2005 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1664 Tambería Grande Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Villavicencio H.J., Acosta J.C., Marinero J. UNSJ-H 1665 Vega Los Salineros Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Villavicencio H.J. UNSJ-H 1666 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Marinero J. UNSJ-H 1667 Llano de San Guillermo Depto Iglesia San Juan Argentina 06/12/2004 Marinero J.

© 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/>

Reptiles escamosos (Squamata) del Pleistoceno Medio del Norte de la ciudad de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina)

Santiago Brizuela¹, Marcos M. Cenizo^{2,3}, Daniel A. Tassara⁴

¹ CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, B7602AYL. Mar del Plata, Argentina.

² Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151 (6300), Santa Rosa, La Pampa, Argentina.

³ Área Paleontología, Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Departamento de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD - Universidad Maimónides, Hidalgo 775 7° piso (1405), Buenos Aires, Argentina.

⁴ Museo Municipal de Ciencias Naturales "Pachamama", Niza 1065 (7609), Santa Clara del Mar, Buenos Aires, Argentina.

Recibido: 06 Junio 2014

Revisado: 25 Agosto 2014

Aceptado: 18 Septiembre 2014

Editor Asociado: M. Cabrera

RESUMEN

En este trabajo se describen restos fósiles de dos reptiles escamosos hallados en afloramientos correspondientes al Pleistoceno Medio de los acantilados marinos ubicados al Norte de la ciudad de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires). Los especímenes fueron encontrados conformando una tafocenosis junto a restos de otros microvertebrados (anfibios, mamíferos y aves). Los reptiles reconocidos en la asociación están representados por restos de un colúbrido indeterminado y del ánguido *Ophiodes* sp. Este último hallazgo constituye el primer registro fósil para la familia Anguidae recuperado en Argentina.

Palabras clave: Fósil; Pleistoceno; *Ophiodes*; 'Colubridae'; Argentina.

ABSTRACT

In this study, we describe two fossil remains of squamate reptiles found in Middle Pleistocene outcrops at the northern marine cliffs of the city of Mar del Plata (Buenos Aires province). The specimens were found forming a taphocenosis with remains of other microvertebrates (amphibians, mammals and birds). The reptiles recognized in the association are represented by remains of an undetermined colubrid, and the anguid *Ophiodes* sp. This latter finding represents the first fossil record for the family Anguidae exhumed in Argentina.

Key words: Fossil; Pleistocene; *Ophiodes*; 'Colubridae'; Argentina.

Introducción

En los últimos años se ha incrementado el registro de ensambles de escamosos fósiles procedentes del Neógeno y Cuaternario de Argentina (Albino, 2005, 2008; Albino y Montalvo, 2006; Albino *et al.*, 2013, Agnolín *et al.*, 2011, Brizuela y Cruz, 2013). Esto ha permitido comenzar a profundizar el conocimiento sobre la evolución y diversidad pasada de este grupo de reptiles. No obstante, el registro argentino de lagartos disponible se encuentra restringido principalmente a las familias Teiidae e Iguanidae

(*sensu* Schulte *et al.*, 2003), en tanto otras familias ampliamente distribuidas en la actualidad muestran hasta el momento un registro nulo (Anguidae, Gymnophthalmidae) o dudoso (Scincidae) (Rodríguez Loredó, 1998; Brizuela y Tassara, 2012).

Recientemente, una rica asociación de microvertebrados ha sido recuperada de los depósitos sedimentarios que constituyen los acantilados ubicados al norte de la ciudad de Mar del Plata. Previamente, entre los taxones exhumados se reco-

noció preliminarmente la presencia de especímenes fósiles de reptiles escamosos, correspondientes tanto serpientes, como a la de un ánguido (Brizuela y Tassara, 2011, 2012). Este registro de ánguido presenta relevancia ya que constituiría el primero para este particular grupo de lagartos, actualmente representados en América del Sur por sólo dos géneros de diploglossinos (Diploglossinae): *Diploglossus* (*D. fasciatus*, *D. lessonae*, *D. monotropis*) y *Ophiodes* (*O. intermedius*, *O. striatus*, *O. vertebralis*, *O. yacupoi*) (Ávila-Pires, 1995; Savage *et al.* 2008). En esta contribución presentamos la descripción y asignación taxonómica formal de dichos restos. Estos nuevos registros permiten contar con nuevas evidencias acerca de la composición de la herpetofauna durante el Pleistoceno de la región pampeana.

Contexto del hallazgo

Los materiales aquí descriptos fueron colectados en las exposiciones sedimentarias del frente acantilado ubicado entre las calles “P. Mugaburu” y “A. Storni” (37°57'46.53"S - 57°32'24.33"W) al Norte de la ciudad de Mar del Plata (Partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Fig. 1A). El área de hallazgo fue referida con anterioridad como sector “Constitución” (Pardiñas *et al.*, 2004; Verzi *et al.*, 2004; Taglioretti *et al.*, 2009).

La prospección de la localidad del hallazgo y sectores lindantes permitió el reconocimiento de las entidades estratigráficas seguidamente descriptas (Fig. 1B y C). La unidad de base (A) se encuentra compuesta por un banco tabular marrón rojizo de limos areno-arcillosos masivos, el cual puede presentar concreciones aisladas de carbonatos. Con una potencia de 0,4 a 1,20 m y base no visible, dicha unidad exhibe característicamente una fuerte compactación y un conspicuo banco de tosca en enrejado coronando su techo. Sobre una marcada discordancia erosiva descansa la unidad B correspondiente a limos arcillo-arenosos masivos de hasta dos metros de potencia y coloración marrón rojizo oscura. Esta unidad presenta una superficie cuarteada y en su sector medio desarrolla un notable paleosuelo con nódulos de tosca columnares, donde la geometría tabular del depósito es seccionada por numerosos procesos erosivos. El contacto con la unidad suprayacente (C) es neto, presentando algunas masas nodulares de tosca. La unidad C está representada por un banco de espesor muy variable (entre 0,30 y 1,30 m), compuesto por limos arenosos marrón grisáceos de estructura general masiva, pero que

hacia el NE puede incluir bancos pseudoestratificados con tosquillas columnares débiles. Sobre una discordancia erosiva con masas nodulares de tosca se encuentra depositada la unidad D, correspondientes a un conjunto heterogéneo de facies limo arenarcillosas grisáceo amarillentas y estratificación irregular que desarrollan en su sector medio facies arenarcillosas verde grisáceas de superficie cuarteada y estructura en media caña correspondiente a dos paleosuelos superpuestos. Hacia el tope este depósito exhibe profundos canales seccionando las unidades infrayacentes hasta el contacto con la unidad A, su techo es coronado por un banco de tosca en enrejado y/o masiva. Una discordancia erosiva la separa de la unidad E cuyas características repiten aquellas observadas en la unidad precedente. Sobre una discordancia erosiva descansa la unidad F compuesta por arenas limosas gris amarillentas con marcada estratificación irregular y bancos conglomerádicos de tosquilla en su base. La sucesión estratigráfica culmina con suelos actuales vegetados incluidos en la unidad G. Específicamente, en el área del hallazgo se encuentran representadas la sucesión de unidades B-G, solo en sectores de playa lindantes al norte puede reconocerse la unidad A.

Ameghino (1908) fue el primero en reconocer una marcada discordancia erosiva regional ubicada a unos 7 m del nivel de base, la cual permitiría segregar localmente sus pisos Ensenadense y Bonaerense. Las acumulaciones modernas de arenas de playa han producido la obliteración de los niveles basales expuestos a principios del siglo XX, por lo que es posible que la discordancia señalada por Ameghino se encuentre hoy representada en la base de los acantilados y corresponda a los contactos entre las unidades B-C aquí descriptas. Posteriormente, Kraglievich (1952, 1953, 1959) identificó en el área un conjunto de unidades originalmente descriptas para el tramo de acantilados expuestos entre Mar del Plata y Miramar. El reconocimiento de estas entidades es una tarea difícil, sin embargo, las descripciones brindadas por dicho autor se corresponden con las aquí definidas, reconociéndose en el área de estudio la posible presencia de sus “Formaciones” Vorohué (unidad A), San Andrés (unidad B), Miramar (unidades C-D?) y Arroyo Seco (unidad E-F?). Los estudios paleomagnéticos disponibles para la región indican que el límite entre los cronos Brunhes–Matuyama se encontraría posiblemente ubicado entre las unidades B y C (Unidad 4 e inferiores de Bidegain *et al.*, 2005; Fig 1. C), por lo que la edad de la unidad C

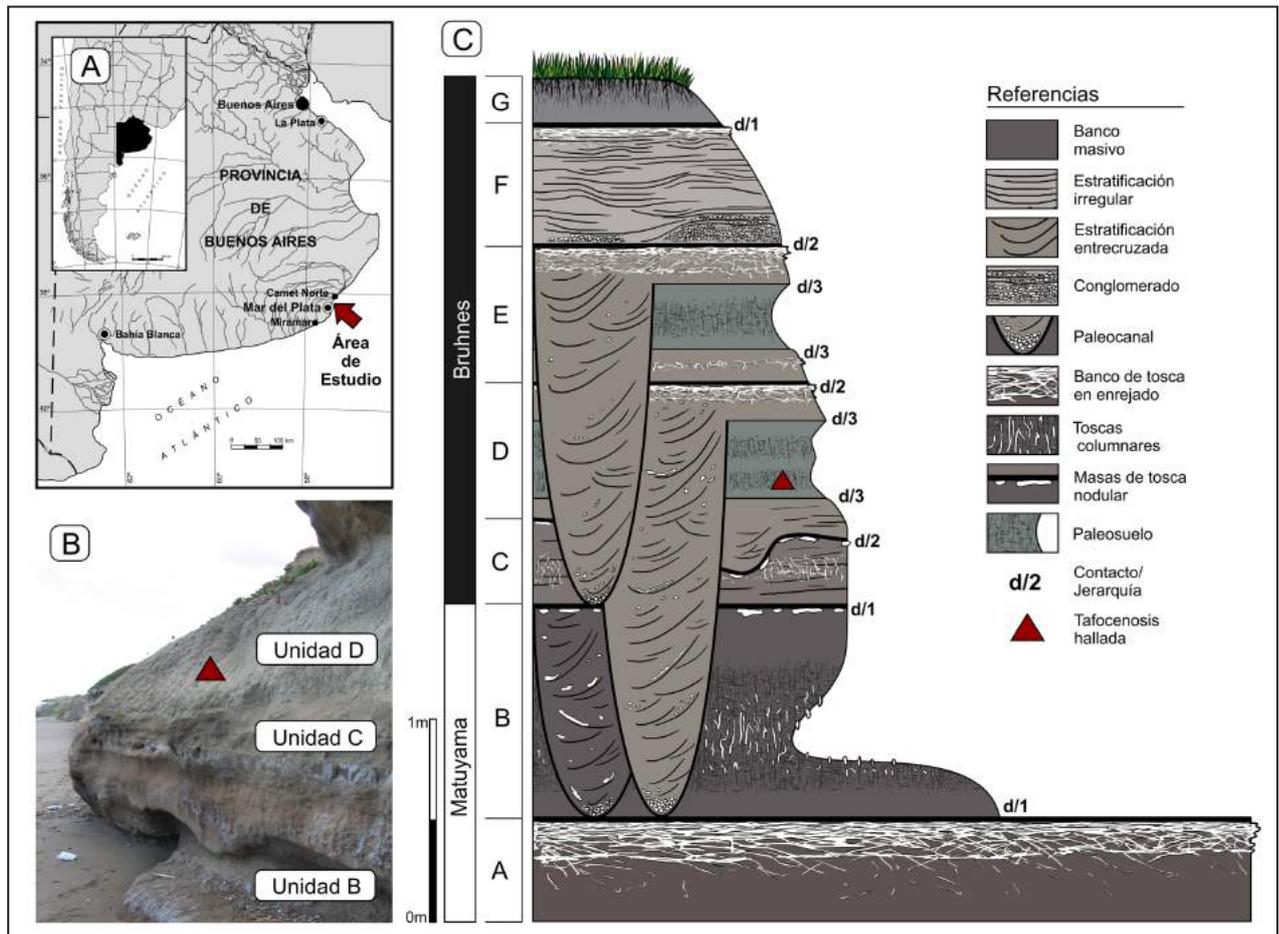


Figura 1. Ubicación geográfica y posición estratigráfica de los ejemplares descriptos. A. Localidad del hallazgo; B. Imagen de la sucesión estratigráfica local. C. Perfil estratigráfico generalizado del área de Constitución (véase texto).

y suprayacentes sería menor a 780 ka AP. En tanto, Verzi *et al.* (2004; véase también Taglioretti *et al.*, 2009) informaron el hallazgo en niveles medios de Constitución de restos asignados a *Ctenomys kraglievichi*, fósil guía de la biozona homónima propuesta como base del Piso-Edad Bonaerense y correspondiente al Pleistoceno Medio (circa 400 ka; Verzi *et al.*, 2004, Cione y Tonni, 2005). Las características y posición estratigráfica de la unidad portadora de *C. kraglievichi* en la localidad de Constitución descriptas por estos autores son congruentes con las unidades regionales U3 y U2 descriptas por Bidegain *et al.* (2005, véase Verzi *et al.*, 2004; Fig. 5) y unidades D y E de nuestro perfil.

El material de reptiles escamosos aquí descripto formaba parte de una tafocenosis de microvertebrados integrada por anfibios (Anura), roedores (Cricetidae), junto a aves acuáticas (Podicipedidae, Charadriidae, Anatidae) y terrestres (Strigidae, Tinamidae, Passeriformes) actualmente bajo estudio. La asociación se encontraba diseminada en la base del paleosuelo inferior desarrollado sobre la unidad

D, presentando una dispersión horizontal aproximada de un metro. De acuerdo con sus atributos tafonómicos, composición taxonómica y contexto sedimentario, el conjunto faunístico ha sido interpretado preliminarmente como correspondiente a egagrópilas o restos de presas de aves rapaces. Este tipo de agregados óseos ya han sido previamente reportados para el área y parecen constituir un modo tafonómico frecuente en las sucesiones sedimentarias locales (Vucetich *et al.*, 1997; Tonni *et al.*, 1998, Verzi *et al.*, 2002; Pardiñas, 2004; Pardiñas *et al.*, 2004; Cenizo y de los Reyes, 2008; Taglioretti *et al.*, 2009). Depósitos similares al nivel portador de los ejemplares aquí descriptos, han sido interpretados como cuerpos de agua pedogenizados al disminuir las condiciones de humedad ambiental (Osterrieth y Martínez, 1990).

Materiales y métodos

El material estudiado se encuentra depositado, con el resto de los fósiles del ensamble herpetológico

(Brizuela y Tassara, 2011), en la colección de la Sección Paleontología del Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia” (MMP), bajo el número MMP 5194. Las vértebras fósiles han sido diferenciadas numéricamente como MMP 5194-1 y MMP 5194-2 de los restantes elementos fósiles.

Para las comparaciones osteológicas se utilizaron ejemplares actuales depositados en las colecciones de la Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMdP, Colección Herpetológica; UNMdP-O, Colección Herpetológica, sección Osteología) y de la Universidad Nacional Nordeste (UNNE) (Apéndice). Las distintas vertebras se fotografiaron con el microscopio electrónico de barrido del Laboratorio de Microscopía de la Universidad Nacional de Mar del Plata. La terminología y medidas empleadas en las comparaciones corresponden principalmente a Hoffstetter y Gasc (1969) y Albino (2011).

La sistemática de Serpentes y por lo tanto la de Colubroidea se encuentra actualmente en un estado de fluctuación, con discrepancias entre distintas topologías moleculares y morfológicas (Lawson *et al.*, 2005; Zaher *et al.*, 2009; Pyron *et al.*, 2011). En este trabajo, por su enfoque morfológico, se opta por seguir a Zaher (1999). Así, entre los colubroides, solo Viperidae, Elapidae y Atractaspididae presentan sinapomorfías no ambiguas, los restantes colubroides se agrupan en ‘Colubridae’.

Paleontología sistemática

Squamata Opperl, 1811
Scleroglossa Estes *et al.*, 1988
Autarchoglossa Wagler, 1830
Anguimorpha Fürbringer, 1900
Anguidae Gray, 1825
Diploglossinae Bocourt, 1873
Ophiodes Wagler, 1828
Ophiodes sp.
(Fig. 2)

Material referido. MMP 5194-1, vértebra presacra posterior.

Procedencia geográfica estratigráfica. Sitio “Constitución”, Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Unidad D (Fig. 1C), Piso-Edad Bonaerense, Biozona de *C. kraglievichi*, Pleistoceno Medio.

Descripción. Vértebra procélica pequeña (longitud del centro vertebral = 2,08 mm), grácil y relativamente alargada con una leve constricción entre las pre y postzigapófisis (Fig. 2A). La espina neural se extiende a lo largo de todo el arco neural, en vista an-

terior es delgada y baja, mientras que posteriormente se eleva y se engrosa considerablemente a nivel de las postzigapófisis. La espina neural se encuentra fragmentada distalmente, sin embargo, es evidente que se extendía posteriormente más allá del límite posterior del arco neural. El límite anteromedial del arco neural se prolonga hasta la mitad de la longitud anterior de las prezigapófisis. La parte anterior del arco neural es estrecha e inclinada a ambos lados de la espina neural, careciendo de carillas de articulación zigofénicas. En vista anterior (Fig. 2B), el arco neural es amplio, más alto que el cótilo y de contorno triangular. Las prezigapófisis se originan a media altura del arco neural, encontrándose inclinadas 45° (aprox.) con respecto al plano horizontal y orientadas anterolateralmente en vista dorsal. Sus carillas de articulación son ligeramente ovales. En vista dorsal, el contorno de la postzigapófisis derecha se extiende posteriormente, acompañando la carilla de articulación de la postzigapófisis, la cual es oval, anteroposteriormente orientada e inclinada con respecto al plano horizontal. En vista lateral, las zigapófisis están unidas por una conspicua cresta interzigapofisial (= *margo lateralis*), la cual muestra ventralmente una menos marcada cresta subcentral (= *margo ventralis*). Entre ambas crestas se observa una leve depresión, anteriormente a la cual se encuentran los procesos transversos. Estos procesos están poco desarrollados y presentan sinapófisis ovales verticalmente dispuestas. En la superficie anterior del proceso transversal izquierdo se observa un pequeño foramen. El centro vertebral se encuentra dorsoventralmente comprimido. Tanto el cótilo y cóndilo son ovales y se encuentran verticalmente orientados. El cótilo es profundo, mientras que el cóndilo no se encuentra diferenciado del centro vertebral (*i.e.* carece de constricción precondilar). El centro vertebral a simple vista es plano (Fig. 2B), aunque con mayor detalle se diferencian dos fosas subcentrales en la parte anterior, lateralmente a la cresta sagital que presenta una ligera constricción entre el cótilo y el cóndilo. A la altura de dicha constricción, la cresta sagital presenta un par de profundas depresiones ventrales (Fig. 2C).

Comentarios. Blain *et al.* (2010) sostienen que, entre los reptiles escamosos, vértebras con el centro vertebral plano pueden reconocerse en Amphisbaenia, Anguidae, Varanidae y Helodermatidae. La ausencia de una marcada constricción precondilar permite excluir a MMP 5194-1 de los varánidos en

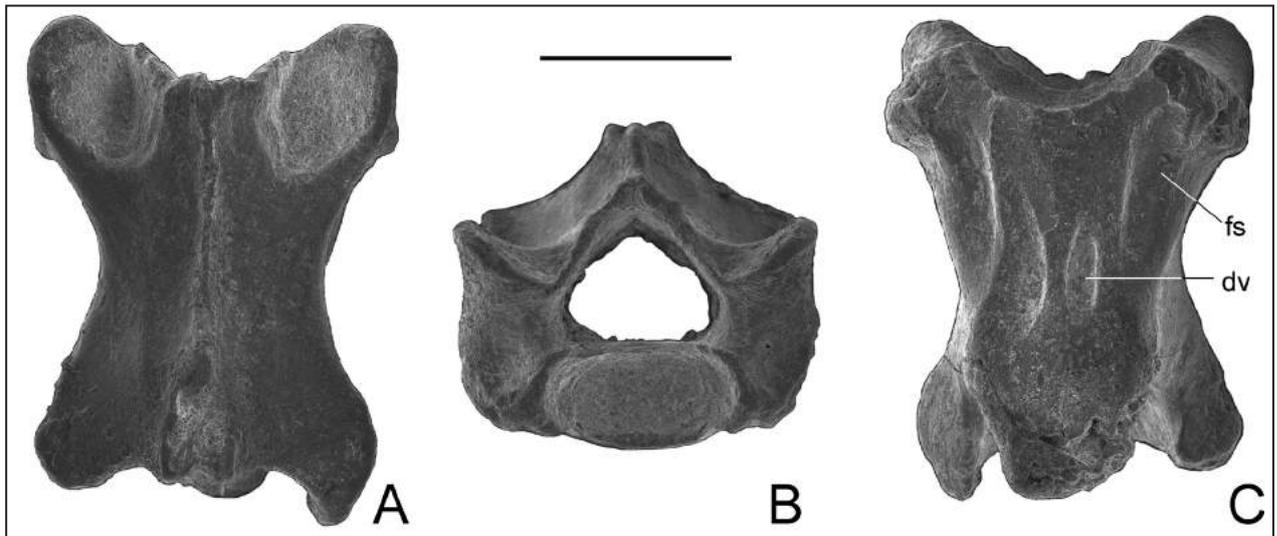


Figura 2. Vértebra presacra (MMP-5194-1) asignada a *Ophiodes* sp. procedente del Pleistoceno Medio de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires (Argentina). A, vista dorsal; B, vista anterior C, vista ventral. Abreviaturas: fs, fosa subcentral; dv, depresión ventral. Escala 1 mm.

los cuales esta constricción está presente (Hoffstetter y Gasc, 1969). El material descrito difiere de los Helodermatidae, que pueden presentar una sutil constricción precondilar, ya que la espina neural de los helodermátidos es delgada, alta y posterodorsalmente prolongada en un ángulo agudo (Blain *et al.*, 2010), distinto a lo observado en el fósil. MMP 5194-1 difiere de *Amphisbaenia* tanto por la ausencia de procesos prezigapofisarios como de una proyección anteromedial del arco neural (Hoffstetter y Gasc, 1969). Adicionalmente, el material fósil exhibe un desarrollo considerable de la espina neural, mientras que esta condición no está presente en los anfisbénidos (ver comentario al respecto en Augé, 2012).

Entre los ánguidos, los Anguinae presentan un centro vertebral plano de crestas subcentrales paralelas (*Anguis*) o algo divergentes anteriormente (*Ophisaurus*) y ligeramente cóncavas (Meszoely, 1970; Rage y Augé, 2010). Aunque generalmente mayores, las vértebras de los Glyptosaurinae son muy similares a las de los Anguinae, sin embargo a diferencia de estos últimos no presentan un centro vertebral marcadamente plano (Bolet y Evans, 2013). Una situación similar ocurre en los restantes Anguidae (*i.e.*, Diploglossinae y Gerrhonotinae) en donde el centro vertebral es levemente convexo (Augé, 1992). A diferencia de los Gerrhonotinae (*Gerrhonotus*), los Diploglossinae (*Diploglossus* y *Ophiodes*) presentan fosas subcentrales (Meszoely, 1970: Fig. 5; este trabajo). Dicho carácter se observa también en MMP 5194-1 lo que permite diferenciarlo de los Gerrhonotinae y asignarlo a Diploglossinae. Más

aún, la morfología general del material procedente del Pleistoceno de Mar del Plata resulta indiferenciable de los elementos homólogos observados en los representantes actuales del género *Ophiodes* (único Anguidae con distribución en Argentina, Abdala *et al.*, 2012).

En particular, cuando analizamos la variación en la morfología ventral del centro vertebral a lo largo de la columna vertebral en *Ophiodes* observamos sutiles diferencias en las vértebras presacras anteriores de las dos especies actuales evaluadas (*O. vertebralis* y *O. intermedius*). Mientras que en *O. vertebralis* (UNMDP 162; UNMDP-O 66) la cresta sagital es plana, sin depresiones ventrales, en *O. intermedius* (UNNE 4842, 4848) la cresta sagital presenta una ligera, pero nítida, concavidad a lo largo de la línea media del centro vertebral (Fig. 3A y C). En ambos casos se observan forámenes subcentrales a ambos lados de la cresta sagital. Las vértebras presacras posteriores presentan mayor variabilidad morfológica de la cara ventral del centro vertebral. En esta zona se observa que la cresta sagital se hace ligeramente cóncava y puede o no mostrar las depresiones ventrales (Fig. 3B y D). No se observó un patrón distintivo en ninguna de las especies en cuanto a las vértebras presacras posteriores.

Por lo antes expuesto, MMP 5194-1 es considerada una vértebra presacra posterior de *Ophiodes*, ya que cuenta con depresiones ventrales en la cresta sagital. Por el momento sólo se ha apreciado un patrón en la variación en las vértebras presacras anteriores entre las dos especies actuales disponibles.

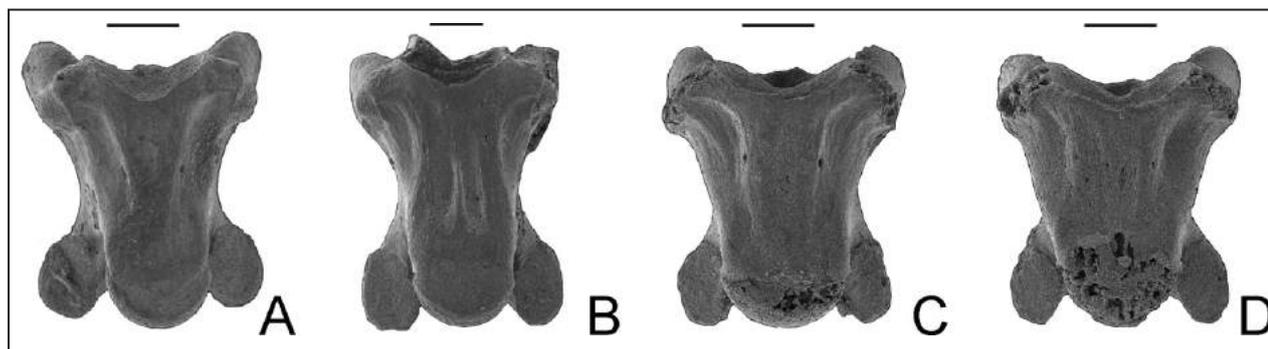


Figura 3. Vértex de ejemplares actuales del género *Ophiodes*. A, vértebra presacra anterior de *O. vertebralis* (UNMdP-O 66); B, vértebra presacra posterior de *O. vertebralis* (UNMdP 162); C, vértebra presacra anterior de *O. intermedius* (UNNE 4848); D, vértebra presacra posterior de *O. vertebralis* (UNNE 4848). Escala 1 mm.

Dado que la vértebra fósil es una dorsal posterior no es posible una asignación a nivel específico.

Serpentes Linnaeus, 1758
 Alethinophidia Nopcsa, 1923
 Caenophidia Hoffstetter, 1939
 Colubroidea Opperl, 1811
 'Colubridae' Opperl, 1811
 genero y especie indet.
 (Fig. 4)

Material referido. MMP 5194-2, vértebra precloacal.

Procedencia geográfica estratigráfica. Sitio "Constitución", Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Unidad D (Fig. 1C), Piso-Edad Bonaerense, Biozona de *C. kraglievichi*, Pleistoceno Medio.

Medidas (en mm). **Ana**, ancho mínimo del arco neural = 1,5; **anap**, ancho del arco neural inmediatamente posterior a las prezigapófisis = 1,99; **cl**, longitud del centro vertebral desde el borde ventral del cótilo hasta el extremo más distal del cóndilo = 1,76; **cona**, ancho máximo del cóndilo = 0,88; **conh**, altura máxima del cóndilo = 0,75; **cta**, ancho máximo del cótilo = 0,92; **cth**, altura máxima del cótilo = 0,75; **enh**, altura de la espina neural en vista anterior = 0,43; **h**, altura de la vértebra desde la base del cóndilo hasta el extremo dorsal de la espina neural = 2,14; **po-po**, distancia entre los extremos de las postzigapófisis = 2,74; **pr-pr**, distancia entre los extremos de las prezigapófisis = 2,65; **pr-po**, distancia interzigapofisaria, entre el extremo más anterior de la prezigapófisis y el más posterior de la postzigapófisis del mismo lado = 2,18; **zga**, ancho máximo del zigósforo = 1,12; **zgh**, altura del zigósforo en su parte media = 0,13.

Descripción. Vértebra delicada, pequeña (cl = 1,76

mm) completa a excepción del extremo distal anterior de la espina neural y extremos distales del proceso trasverso y prezigapófisis izquierda. El arco neural es largo y deprimido; dorsalmente, el contorno de las postzigapófisis delimita una marcada muesca. La espina neural es baja, extendiéndose caudalmente por detrás del zigósforo hasta una corta distancia más allá del contorno de las postzigapófisis. La cresta interzigapofisial (= *margo lateralis*) es marcada, presentando contornos cóncavos en vista dorsal (*i.e.* la vértebra se encuentra restringida en su parte media). En vista ventral, el centro vertebral es alargado, con un contorno ligeramente triangular por la divergencia anterior de las levemente desarrolladas crestas subcentrales (= *margo ventralia*). La superficie ventral se encuentra surcada por una carena hemal plana de contorno espatulado (*sensu* Auffenberg, 1963). Posterior a la carena hemal, el cóndilo se observa diferenciado por una marcada constricción precondilar. Se observan dos pequeños forámenes subcentrales. En vista lateral, la sinapófisis se diferencia en una diapófisis convexa dorsoposterior a la parapófisis ligeramente cóncava. Ventralmente a la sinapófisis se proyectan cortos procesos parapofisiales, que sobrepasan ligeramente el borde ventral del cótilo. Posterior a la diapófisis, sobre la cara lateral del arco neural se observa el foramen lateral. En vista anterior se observa un amplio canal neural de contorno subcuadrangular, ligeramente trilobulado, y de dimensiones similares al cótilo. El techo anterior del canal neural corresponde al zigósforo. Este último es delgado, levemente convexo en vista anterior y sutilmente sinusoidal o crenado (*sensu* Auffenberg, 1963) en vista dorsal. Asimismo, el zigósforo posee dos largas (en sentido anteroposterior) carillas de articulación levemente inclinadas lateralmente. Estas se diferencian claramente de las carillas de articulación de las prezigapófisis. En vista posterior

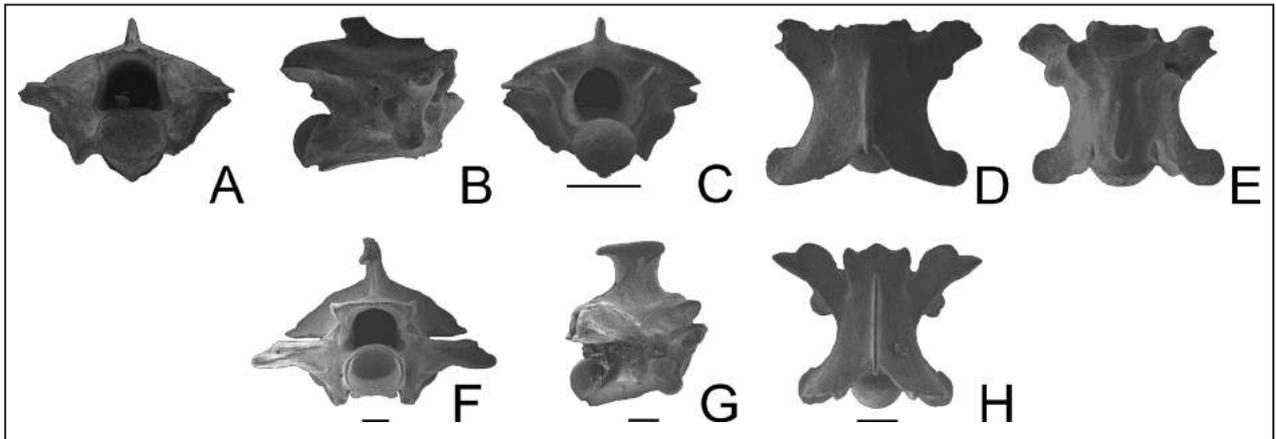


Figura 4. Vértebras prelocales de distintos colúbridos. A-E, vértebra prelocaal (MMP-5194-2) asignada a 'Colubridae' indet. procedente del Pleistoceno Medio de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires (Argentina) en vistas anterior (A), lateral (B), posterior (C), dorsal (D) y ventral (E); F, vértebra prelocaal de *Philodryas patagoniensis* (UNMdP-O 56) en vista frontal; G, vértebra prelocaal de *Paraphimophis rustica* (UNMdP-O 65) en vista lateral; H, vértebra prelocaal de *Erythrolamprus poecilogyrus* (UNMdP-O 62) en vista dorsal. Escala 1 mm.

se observa sobre la postzigapófisis izquierda un foramen parazigantrol. Las prezigapófisis de contorno oval, se encuentran anterolateralmente orientadas y poco inclinadas con respecto a la horizontal. En posición ventral con respecto a estas articulaciones se encuentran los procesos prezigapofisarios. El derecho se orienta lateralmente, es poco desarrollado y de contorno obtuso (*sensu* Auffenberg, 1963). El cótilo es de contorno tenuemente oval y se encuentra orientado ligeramente anteroventralmente. A ambos lados del cótilo y próximo a su borde, se verifica la presencia de forámenes paracotilares. El cóndilo es de contorno circular en vista posterior y se encuentra inclinado en sentido anterior.

Comentarios. La presencia de procesos prezigapofisiales y articulación zigósforo/zigantro son caracteres que indican que se trata de una vértebra referible a una serpiente (Hoffstetter y Gasc, 1969). Por otra parte, la siguiente combinación de características permiten asignar el material MMP 5194-2 a Colubroidea (Albino y Montalvo, 2006; Hsiou y Albino, 2010): 1, constitución delicada; 2, zigósforo delgado en vista frontal; 3, espina neural delgada; 4, diapófisis y parapófisis diferenciadas; 5, forámenes paracotilares y procesos paracotilares desarrollados. Entre los colubroideos, las hipapófisis están bien desarrolladas en las vértebras prelocales de Elapidae, Viperidae, y algunos 'Colubridae' ('Homalopsinae', Natricinae y ciertos Colubrinae) (Hoffstetter y Gasc, 1969), permitiendo excluir al fósil MMP 5194-2 de estas formas. Así, esta vértebra puede ser asignada a los 'Colubridae'. El escaso conocimiento disponible acerca de la variabilidad morfológica en las vértebras

de las formas actuales de colúbridos, la similitud en las formas presentes en la provincia de Buenos Aires (Albino y Quintana, 1992; Scanferla, 2006), junto a la ausencia de claras sinapomorfías vertebrales que permitan definir categorías taxonómicas inferiores a la familiar (*e.g.* Lee y Scanlon, 2002) impiden una asignación sistemática más precisa. No obstante, se incluyen aquí algunas apreciaciones con respecto a los taxones previamente reconocidos en el registro fósil de la región pampeana (*i.e.*, *Boiruna*, *Clelia*, *Philodryas* y *Xenodon*) (Albino y Quintana 1992; Albino, 1999; Scanferla, 2006; Scanferla *et al.*, 2005, 2009). Las vértebras de *Philodryas* (*P. patagoniensis* y *P. baroni*) son más anchas y deprimidas (Albino, 2000) de lo que se observa en el material estudiado, presentando además procesos prezigapofisarios más largos (Fig. 4F). Por otra parte, mientras las espinas neurales de *Boiruna* y *Paraphimophis* son altas y cortas (Albino, 1999; Scanferla *et al.*, 2005, 2009) (Fig. 4G), las exhibidas por *Xenodon* y *Erythrolamprus* son bajas y largas (Albino y Quintana, 1992; Scanferla, *et al.*, 2005) recordando la condición observada en MMP 5194-2. Sin embargo, *Xenodon* (*i.e.*, *X. dorbignyi*) difiere del material de Mar del Plata en la presencia de procesos prezigapofisarios más desarrollados y robustos, de contorno cuadrangular en vista dorsal (Scanferla *et al.*, 2005: Fig. 3D). En tanto que *Erythrolamprus* (*i.e.*, *E. poecilogyrus*) presenta el contorno anterior del zigósforo marcadamente sinusoidal, procesos prezigapofisiales más agudos y, en vista dorsal, la superficie de articulación de las postzigapófisis con características distintas a las observadas en MMP 5194-2 (Fig. 4H). Estas diferencias podrían atribuirse a problemas de preservación del

fósil, pero la confirmación de esta hipótesis requiere el hallazgo de material adicional.

Discusión y Conclusiones

De acuerdo con Conrad (2008) y Conrad y Norell (2008) la familia Anguinae incluye un clado extinto (Glyptosaurinae) y tres clados con representantes actuales (Anguinae, Diploglossinae y Gerrhonotinae). Los análisis filogenéticos efectuados por estos autores indican un origen para el grupo previo al Cretácico Tardío, momento en el cual se registra *Odaxosaurus piger* (Glyptosaurinae) en América del Norte, encontrándose ya diferenciados en esta edad los Diploglossinae de los restantes ánguidos. La temprana diferenciación del grupo contrasta con el extremadamente escaso registro fósil que estos lagartos muestran en América del Sur. Hasta el momento, el mismo se encuentra restringido a la vertebra aquí descrita (MMP 5194-1) y un dentario referido a *Diploglossus* cf. *D. fasciatus* procedente del Pleistoceno Tardío–Holoceno del sudeste de Brasil (Camolez y Zaher, 2010). Ambos registros se hallan incluidos dentro de los límites de la distribución geográfica actual registrada para los respectivos géneros (*Ophiodes* y *Diploglossus*) (Ceï, 1993; Peters y Donoso-Barríos, 1970) por lo que se infiere que dicha distribución estaría presente desde al menos el Pleistoceno Medio. Estes (1983) considera incierto el momento en el cual los diploglossinos arribaron a América del Sur; no obstante, Strahm y Schawart (1977) proponen la existencia al menos desde el Mioceno, de un antecesor común para los dos géneros actuales presentes en América del Sur.

Los restos más antiguos de colúbridos hallados en la provincia de Buenos Aires se encuentran representados por formas indeterminadas procedentes de unidades pliocénicas de la costa atlántica (Albino y Quintana, 1992). Los géneros actuales de colúbridos *Boiruna* y *Paraphimophis* tienen sus primeros registros a partir del Ensenadense (Pleistoceno Temprano-Medio) (*Paraphimophis* dado como *Clelia* en Scanferla, 2006; Scanferla *et al.*, 2009); en tanto, la presencia de *Xenodon* ha sido informada para unidades correspondientes al Bonaerense (Pleistoceno Medio-Tardío) (Scanferla *et al.*, 2005). Por último, ejemplares asignados a las especies *Paraphimophis rustica* y *Philodryas patagoniensis* han sido identificados en el sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno Tardío–Holoceno) (Albino, 1999). En este contexto y dada la imposibilidad de una asignación

genérica, MMP 5194-2 sólo amplía la distribución de los colúbridos durante el Pleistoceno Medio. Con excepción de *Boiruna*, los restantes taxones mencionados presentan áreas de distribución que en la actualidad incluyen la provincia de Buenos Aires (Giraud *et al.*, 2012).

Los escamosos descritos en este estudio fueron hallados conformando una tafocenosis junto a distintos restos de anfibios entre los cuales se pueden reconocer vértebras y tibiofíbulas de afinidades inciertas, y un fragmento craneal robusto cuya ornamentación indica una vinculación con Ceratophryidae (Brizuela y Tassara, 2011). Por su parte *Ophiodes* es un lagarto mesófilo, y frecuentemente se lo encuentra asociado con cuerpos de agua (Ceï, 1993). La presencia en la asociación exhumada de fósiles referidos a taxones con hábitos acuáticos y/o anfibios, es congruente con las características sedimentarias señaladas para la unidad portadora (ver arriba unidad D), permitiendo inferir la existencia local de cuerpos de agua relativamente estables durante el Pleistoceno Medio.

Agradecimientos

Queremos agradecer a A. Dondas y F. Scaglia del Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia”. A J. F. Vilá y M. Oppedisano del Laboratorio de Microscopía Universidad Nacional de Mar del Plata por sus respectivas colaboraciones. L. Vega (Universidad Nacional de Mar del Plata) y S. Palomas (Universidad Nacional del Nordeste) por facilitar el material de referencia a su cuidado. A dos revisores anónimos y al editor asociado M. Cabrera por sus valiosos comentarios y sugerencias sobre el manuscrito. SB agradece particularmente a A.M. Albino (Universidad Nacional de Mar del Plata).

Literatura citada

- Abdala, C.S.; Acosta, J.L.; Acosta, J.C.; Álvarez, B.B.; Arias, F.; Avila, L.J.; Blanco, G.M.; Bonino, M.; Boretto, J.M.; Brancatelli, G.; Breitman, M.F.; Cabrera, M.R.; Cairo, S.; Corbalán, V.; Hernando, A.; Iburgüengoytia, N.R.; Kacolis, F.P.; Laspiur, A.; Montero, R.; Morando, M.; Pelegrin, N.; Fluvio Pérez, C.H.; Quinteros, A.S.; Semhan, R.V.; Tedesco, M.E.; Vega, L.E. & Zabala, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 215-247.
- Agnolín, F.L. & Jofré, G. 2011. Nuevos registros de Squamata (Reptilia) para el Pleistoceno superior del Norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 51: 49-58.

- Albino, A.M. 1999. Serpientes del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío–Holoceno), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 36: 269-273.
- Albino, A.M. 2005. A late Quaternary lizard assemblage from the southern Pampean Region of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 185-191.
- Albino, A.M. 2008. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (provincia del Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 45: 775-782.
- Albino, A. M. 2011. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género Mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. *Ameghiniana* 48: 53-62.
- Albino, A.M. & Quintana, C.A. 1992. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalalense y Uquiense (Plioceno tardío - Pleistoceno temprano?) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 29: 125-133.
- Albino, A.M. & Montalvo, C.I. 2006. Snakes from the Cerro Azul Formation (Upper Miocene), central Argentina, with a review of fossil viperids from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 581-587.
- Albino, A.M.; Montalvo, C.I. & Brizuela, S. 2013. New records of squamates from the Upper Miocene of South America. *Journal of Herpetology* 47: 590-598.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata Chapadmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 10: 343-428.
- Auffenberg, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology* 10: 131-216.
- Augé, M.L. 1992. Une espèce nouvelle d'*Ophisaurus* (Lacertilia, Anguidae) de l'Oligocène des phosphorites du Quercy. révision de la sous-famille des Anguinae. *Paläontologische Zeitschrift* 66: 159-175.
- Augé, M.L. 2012. Amphisbaenians from the European Eocene: a biogeographical review. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 92: 425-443.
- Ávila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia. *Zoologische Verhandlungen* 299: 1-706
- Bidegain, J.C.; Osterrieth, M.L.; Van Velzen, A.J. & Rico, Y. 2005. Geología y registros magnéticos entre arroyo La Tapera y Santa Clara del Mar, Mar del Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 599-604.
- Blain, H.-A.; Canudo, J.I.; Cuenca-Bescós, G. & López-Martínez, N. 2010. Amphibians and squamate reptiles from the latest Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Blasi 2 (Huesca, Spain). *Cretaceous Research* 31: 433-446.
- Bolet, A. & Evans, S. E. 2013. Lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) from the late Eocene of Sossís (Catalonia, Spain). *Palaeontologia Electronica* 16: 23.
- Brizuela, S. & Tassara, D. 2011. Ensamble herpetológico del Pleistoceno Medio–Superior de Mar del Plata (Argentina). *VI Reunión de Biólogos En Red (Mar del Plata). Resúmenes: 20* [ISSN 1853-9998].
- Brizuela, S. & Tassara, D. 2012. Primer registro fósil de un Anguidae en Argentina (Pleistoceno medio-superior). *XIII Congreso Argentino de Herpetología, Libro de Resúmenes: 49*.
- Brizuela, S. & Cruz, L.E. 2013. Escamosos (Squamata) de la Formación Brochero, Plioceno, de la provincia de Córdoba (Argentina). *Ameghiniana* 50: 9-10.
- Camolez, T. & Zaher, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). *Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo* 41: 1-96.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Museo Regionale di Scienze Naturale, Torino, Monografie* 14: 1-949.
- Cenizo, M.M. & de los Reyes, L.M. 2008. Primeros registros de *Tyto alba* (Scopoli, 1769) (Strigiformes, Aves) en el Pleistoceno Medio-Tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y sus implicancias tafonómicas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10: 199-209.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *En: de Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., y Llambías, E. (eds.), Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino* 11: 183-200.
- Conrad, J.L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin American Museum of Natural History* 310: 1-182.
- Conrad, J.L. & Norell, M.A. 2008. The braincases of two glyptosaurines (Anguidae, Squamata) and anguid phylogeny. *American Museum Novitates* 2613: 1-24.
- Estes, R. 1983. *Handbunch der Palaoherpétologie*. Gustav Fischer Verlag, New York.
- Giraud, A.R.; Arzamendia, V.; Bellini, G.P.; Bessa, C.A.; Calamante, 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.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles: 201-310. *En: Gans, C.; Bellairs, A. & Parsons, T.S. (eds.), Biology of the Reptilia*, Vol. 1. Academic Press, London and New York.
- Hsiou, A. & Albino, A. M. 2010. New snake remains from the Miocene of northern South America. *Herpetological Journal* 20: 249-259.
- Kraglievich, J.L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de Mar del Plata* 1: 8-37.
- Kraglievich, J.L. 1953. La llanura bonaerense a través de un perfil geológico. *Revista Mundo Atómico* 9: 88-99.
- Kraglievich, J.L. 1959. Nota acerca de la geología costera en la desembocadura del arroyo Malacara (prov. de Buenos Aires). *Revista del Museo Argentina de Ciencias Naturales* 1: 3-9.
- Lawson, R., Slowinski, J.B., Crother, B.I. & Burbrink, F.T. 2005. Phylogeny of the Colubroidea (Serpentes): New evidence from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 581-601.
- Lee, M.S.Y. & Scanlon, J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews* 77: 333-401.
- Meszoely, C.A.M. 1970. North America fossil anguid lizards. *Bulletin of The Museum of Comparative Zoology* 139: 87-149.
- Osterrieth, M.L. & Martínez, G.A. 1990. Paleosuelos en secuencias loessicas de la vertiente nororiental de las sierras septentrionales (Buenos Aires, Argentina): 131-137. *En: M. Zárate (ed.), Características, Cronología y Significado*

Brizuela *et al.* — Squamata del Pleistoceno de Mar del Plata

- Paleoclimático del Loess, Simposio Internacional sobre Loess, Mar del Plata.*
- Pardiñas, U.F.J. 2004. Reodores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41: 437-450.
- Pardiñas, U.F.J.; Cione, A.L.; San Cristóbal, J.; Verzi, D. & Tonni, E.P. 2004. A new Last Interglacial continental vertebrate assemblage in central-eastern Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 21: 111-112.
- Peters, J.A. & Donoso-Barros, R. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and amphisbaenians.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. & London.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T., Colli, G.R., de Oca, A.N.M., Vitt, L.J., Kuczynski, C.A. & Wiens, J.J. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 329-342.
- Rage, J.-C. & Augé, M. 2010. Squamate reptiles from the middle Eocene of Lissieu (France). A landmark in the middle Eocene of Europe. *Geobios* 43: 253-268.
- Rodríguez Loredó, C. 1998. Estudio arqueozoológico del sitio Inca Potrero Chaquiago, Barrios La Solana y Retambay, Andalgalá provincia de Catamarca, Argentina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 22-23: 203-245.
- Savage, J.M., Lips, K.R. & Ibáñez D.R. 2008. A new species of *Celestus* from west-central Panama, with consideration of the status of the genera of the Anguinae: Diploglossinae (Squamata). *Revista de Biología Tropical* 56: 845-859.
- Schulte II, 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.
- Scanferla, C.A. 2006. The oldest record of *Clelia* (Serpentes-Colubridae) in South America. *Comptes Rendus Palevol* 5: 721-724.
- Scanferla, C.A.; Cenizo, M.M. & de los Reyes, L.M. 2005. Sobre el primer registro fósil del género *Lystrophis* Cope, 1885 (Serpentes-Colubridae-Xenodontinae). *Studia Geologica Salmanticensis* 41: 93-101.
- Scanferla, C.A.; Agnolín, F.L. & Voglino, D. 2009. *Boiruna* cf. *B. maculata* (Ophidia: Colubroides) from the early to middle Pleistocene of South America, and the effects of Pleistocene extinctions on South American reptiles. *South American Journal of Herpetology* 4: 259-267.
- Strahm, M.H. & Schwartz, A. 1977. Osteoderms in the anguid lizard subfamily Diploglossinae and their taxonomic importance. *Biotropica* 9: 58-72.
- Taglioretti, M.L.; Scaglia, F.A. & Isla, F.I. 2009. Tafonomía y estratigrafía del yacimiento paleontológico "Constitución", Pleistoceno medio-superior, Mar del Plata, Argentina. *Ameghiniana*, 46: 94.
- Tonni, E.P.; Pardiñas, U.F.J.; Verzi, D.H.; Noriega, J.I.; Scaglia, O. & Dondas, A. 1998. Microvertebrados pleistocénicos del sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): Bioestratigrafía y Paleoambientes. *V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* 1: 73-83.
- Verzi, D.H.; Tonni, E.P.; Scaglia, O.A. & San Cristóbal, J.O. 2002. The fossil record of the desert adapted South American rodent *Tympanoctomys* (Rodentia, Octodontidae). Paleoenvironmental and biogeographic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 179: 149-158.
- Verzi, D.H.; Deschamps, C.M. & Tonni, E.P. 2004. Biostratigraphic and paleoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212: 315-329.
- Vucetich, M.G.; Verzi, D.H.; & Tonni, E.P. 1997. Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of central Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 207-214.
- Zaher, H. 1999. Hemipenial morphology of the South American xenodontine snakes: with a proposal for a monophyletic Xenodontinae and a reappraisal of colubroid hemipenes. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 240: 1-168.
- Zaher, H., Grazziotin, F.G., Cadle, J.E., Murphy, R.W., de Moura-Leite, J.C. & Bonatto, S. L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49: 115-153.

Apéndice

Bothrops alternatus UNMdP-O; 78*Paraphimophis rustica* UNMdP-O 65; *Lygophis anomalus* UNMdP-O 61; *Erythrolamprus poecilogyrus* UNMdP-O 62, 86; *Ophiodes intermedius* UNNE 4842, 4848; *Ophiodes vertebralis*: UNMdP 162; UNMdP-O 66; *Philodryas baroni* UNMdP-O 38; *Philodryas patagoniensis* UNMdP-O 55, 56, 64; *Xenodon dorbignyi* UNMdP-O 59, 60, 63, 79.

© 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/>

La morfología de los Anuros: pasado, presente y futuro de nuestras investigaciones

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

Instituto de Bio y Geociencias (IBIGEO). Centro Científico Tecnológico CONICET- UNSa, 9 de Julio 14, Rosario de Lerma, A4405, Salta, Argentina.

Recibido: 22 Agosto 2014

Revisado: 23 Septiembre 2014

Aceptado: 24 Octubre 2014

Editor Asociado: M. F. Vera Candiotti

RESUMEN

Presentamos una revisión de ciertos aspectos teóricos y/o metodológicos que hacen a la manera en que investigamos la morfología de los anuros y a partir del conjunto de información publicada, reconocemos: 1) tópicos escasamente estudiados pero de los que se desprenden generalizaciones para todos los representantes del orden; 2) conceptos que fueron perdiendo significado y son utilizados de manera confusa o ambigua; 3) temas muy estudiados desde diferentes perspectivas (fisiología, embriología, ecología) en organismos modelo de los que surgen supuestos que se contradicen o no están suficientemente validados, y 4) investigaciones que abordaron sistemas anatómicos involucrados en funciones muy importantes pero sólo considerando la formas finales del aparato y/o sistema. Analizamos cuatro ejemplos que hemos estudiado: la organización del sistema de la línea lateral; los conceptos de tamaño/edad/madurez; la interrelación entre glándulas tiroideas, hormonas y metamorfosis; las interpretaciones sobre la evolución de la locomoción en anuros y destacamos la necesidad de revisar algunas ideas, poniéndolas a prueba con un enfoque actualizado tanto en lo metodológico como conceptual. Subrayamos además, la vigencia del estudio de la variación fenotípica para fortalecer las hipótesis sobre la evolución animal.

Palabras clave: Ontogenia; Variación Fenotípica; Conceptos; Integración; Evo-Devo.

ABSTRACT

We review some theoretical and methodological issues about how we study the anuran morphology and recognize: 1) scarcely studied subjects with wide generalizations for the whole order; 2) concepts that were losing their meaning and are currently used in a confusing and/or ambiguous ways; 3) topics that were extensively studied from different perspectives (physiology, embryology, ecology) in model organisms providing contradictory or untested assumptions, and 4) studies addressing anatomical systems related to important functions based only on the fully formed apparatus and/or system. We analyzed four examples of our own studies: the organization of the lateral line system, the concepts of size/age/maturity, the relationships among thyroid glands, hormones and metamorphosis, and the interpretations about the evolution of the anuran locomotion, and highlight the need to review some ideas and test them with an updated, methodological and conceptual, approach. Furthermore, we emphasize the validity of studying phenotypic variation to strengthen the hypotheses about animal evolution.

Key words: Ontogeny; Phenotypic Variation; Concepts; Integration; Evo-Devo.

Introducción

La mayoría de los anuros presentan un ciclo de vida bifásico en el que se distinguen una fase larval y una adulta, distintas entre sí y unidas en la ontogenia por cambios a nivel celular y sistémico que en su conjunto constituyen la metamorfosis (Handrigan y Wassersug, 2007). Este fenómeno postembrionario

implica la transición de una larva acuática de vida libre a un adulto tetrápodo e involucra numerosos cambios a nivel morfológico y fisiológico que pueden dividirse en tres tipos: 1) la regresión de estructuras y funciones que son importantes solo en la larva; 2) la transformación de estructuras lar-

vales a formas útiles en el adulto; 3) el desarrollo *de novo* de estructuras y funciones esenciales para el adulto y que están ausentes en la larva (Dodd y Dodd, 1976). El estudio de estas tres variantes en la ontogenia de un mismo ciclo de vida hace de los estudios en embriología y desarrollo de anuros una fuente de información muy rica para entender procesos celulares de diferenciación y crecimiento. En los últimos años hemos realizado investigaciones sobre la morfología de anfibios anuros, considerando trayectorias ontogenéticas de caracteres, complejos de caracteres, sistemas anatómicos y su integración en unidades morfo-funcionales (por mencionar algunos: Fabrezi y Quinzio, 2008; Goldberg y Fabrezi, 2008; Fabrezi y Lobo, 2009; Fabrezi *et al.*, 2009, 2010, 2012; Fabrezi, 2011; Quinzio, 2011). Estos trabajos nos permitieron caracterizar aspectos particulares de su ontogenia (esqueleto, tegumento, línea lateral, sistema digestivo, gónadas) y determinar la diversidad de los ciclos de vida.

La información obtenida nos permitió ahondar en la variación fenotípica de los anuros pero al analizar, discutir y proponer nuevos enfoques para nuestros trabajos sobre los distintos tópicos explorados surgió la inquietud de plantear nuestro punto de vista sobre el estado actual del conocimiento de la morfología de los anuros y sobre ciertos problemas conceptuales que se presentaron al abordar distintos temas, entre los que reconocemos: 1) hay temas poco estudiados, generalmente conocidos para muy pocas especies y casi ignorados en la literatura reciente, con información escasa, antigua y con una ontología heterogénea. Por ejemplo el sistema de la línea lateral en anuros; 2) conceptos centrales en la Morfología y en otras disciplinas (Ecología, Sistemática, Fisiología, Embriología) muy usados pero de manera confusa y/o ambigua, donde parecen haberse perdido los límites de las definiciones y también su significado. Por ejemplo diferenciación/ desarrollo y crecimiento que definen forma y tamaño respectivamente; 3) temas muy estudiados desde diferentes perspectivas, a los que les falta integración y coherencia aunque de ellos se desprenden generalizaciones para el conjunto de especies del orden. Por ejemplo, la ontogenia de la glándula tiroidea, su fisiología y sus consecuencias morfológicas; y finalmente 4) temas en los que abunda información sobre la variación intraordinal pero que no cuentan con información de la variación en la ontogenia. Por ejemplo la locomoción postmetamórfica.

A continuación, trataremos de presentar un

pantallazo del estado actual del conocimiento en estos diferentes tópicos, cómo los abordamos y cómo proyectamos nuestros trabajos a futuro.

El estudio del sistema de la línea lateral en larvas de anuros

El sistema de la línea lateral en vertebrados no amniotas es sensible a las variaciones en los movimientos de agua, y permite detectar presas y co-específicos (Dijkgraaf, 1962; Coombs *et al.*, 1989). Los órganos sensoriales involucrados pueden ser de tipo electroreceptor, denominados órganos ampulariales, o de tipo mecanoreceptor, denominados neuromastos (Northcutt y Bleckmann, 1993). Entre los Lissamphibia el sistema exhibe variación tanto en su morfología como en su ontogenia (Northcutt, 1997). En salamandras están presentes electro y mecanorreceptores mientras que en algunas cecilias los mecanorreceptores se han perdido; en los anuros está constituido sólo por órganos mecanorreceptores (Fritzsich *et al.*, 1984; Fritzsich y Wake, 1986). El sistema es una característica común del desarrollo larval y está ausente en la mayoría de las especies de desarrollo directo (Fritzsich, 1989); su destino en estadios postmetamórficos también varía: mientras que la mayoría de los urodelos retienen el sistema completo toda su vida, en cecilias desaparecen los receptores y fibras nerviosas aunque las neuronas en los núcleos centrales son conservadas (Fritzsich y Wake, 1986; Will y Fritzsich, 1988; Dünker *et al.*, 2000). En los anuros se ha generalizado la pérdida completa durante la metamorfosis (Fritzsich *et al.*, 1987; Fritzsich, 1989; Whanschaffe *et al.*, 1987), pero el sistema está presente en adultos de Pipidae (Will *et al.*, 1985) y en los neobatracios *Occidozyga laevis*, *O. lima* y *Lepidobatrachus laevis* (Fritzsich *et al.*, 1987). El sistema de la línea lateral ha sido poco explorado en anfibios y la mayoría de los estudios se refieren a organismos modelo como *Ambystoma mexicanum* y *Xenopus laevis*.

Las características que exhibe el sistema en los tres órdenes de anfibios reflejan transformaciones en la ontogenia con trayectorias propias para cada linaje (Northcutt, 1997). En los anfibios, el sistema de la línea lateral es funcional en el agua, y por eso en los anuros se asocia al plan corporal larval (Northcutt, 1989). Aunque el estudio de este sistema puede proporcionar información valiosa de la variación de todos sus componentes en relación a las diferentes morfologías y ecologías larvales, la información disponible está limitada a alguno de sus

componentes y a unos pocos taxa en relación a la diversidad específica del grupo (Fig.1) (Wright, 1951; Shelton, 1970; Lannoo, 1987; Schlosser y Roth, 1995; Schlosser y Northcutt, 2000; Hall *et al.*, 2002). Así, nos propusimos el estudio de los diferentes componentes del sistema de la línea lateral y su variación en larvas de anuros, analizando especies diferentes a las descritas previamente con el objeto de profundizar en el conocimiento de este sistema y ahondar en su variación (Quinzio *et al.*, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi *et al.*, 2009, 2010; Quinzio, 2011; Quinzio y Fabrezi, 2014). Como punto de partida, se eligieron 10 especies de anuros representativas de tres de los cuatro tipos larvales descritos por Orton (1953) (Tipo I: Pipidae; Tipo II: Microhylidae; Tipo IV: Ceratophryidae, Hylidae, Telmatobiidae). Estos estudios consideraron aspectos del sistema como la morfología y organización de los mecanoreceptores dentro de las líneas laterales, el número disposición e inervación de las líneas laterales, la organización de los nervios de la línea lateral y la ontogenia del sistema.

1) Sobre la base de las características histológicas de los neuromastos, se describió variación en el tamaño de los órganos y en la relación espacial de éstos con la epidermis (Quinzio, 2011). Además, a diferencia de lo descrito en *Xenopus laevis*, en *Lepidobatrachus laevis* (con sistema presente durante toda la ontogenia) los neuromastos alcanzan su morfología adulta (tamaño y relación con las diferentes capas del tegumento) en estadios larvales (Fig. 2A, D).

2) En la organización de los neuromastos dentro de las líneas laterales, reconocimos las tres condiciones descritas en la literatura (neuromastos simples, en “stitches” longitudinales, en “stitches” transversales) a las que se sumó una condición en la que los neuromastos se disponen de manera irregular, independientemente de la dirección de su eje mayor en vista superficial (Quinzio, 2011; Quinzio y Fabrezi, 2014) (Fig. 2B).

3) El análisis del número, disposición e inervación de las líneas laterales nos permitió identificar las líneas orbitales y del tronco, constantes en cuanto a su número, disposición e inervación (Quinzio, 2011). Por el contrario, las líneas relacionadas a las estructuras orales de las larvas exhiben marcada variación, ya que la posición del disco oral condiciona la disposición ventral, dorsal o lateroventral de las líneas mandibulares que puede interpretarse como una característica de los tipos larvales (Quinzio y

Fabrezi, 2014) (Fig. 2C). Cabe destacar que ciertas dificultades surgieron al plantear el estudio de este aspecto del sistema ya que en la bibliografía se utilizaron diferentes criterios para la identificación y denominación de las líneas laterales, la ausencia de criterios comunes se presentó como un problema concreto al momento de analizar la información. Por ejemplo, algunos estudios sólo consideraron la disposición topográfica de las líneas laterales (Lannoo, 1987; Chou y Lin, 1997; Hall *et al.*, 2002) mientras que otros además consideraron su inervación (Schlosser y Roth, 1995); con respecto a la terminología, se usó una general para otros vertebrados (por ejemplo salamandras, Schlosser y Roth, 1995) y en otros casos una nomenclatura específica para los anuros (Lannoo, 1987).

4) Respecto a la ontogenia del sistema, encontramos variación a nivel interespecífico e intra-específico en la secuencia temporal y espacial de

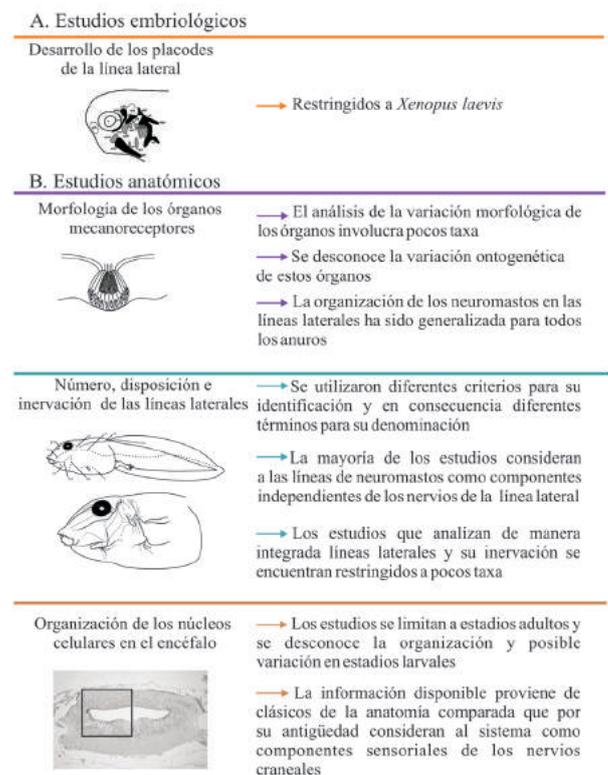


Figura 1. Los estudios en el sistema de la línea lateral en anfibios anuros abordaron tanto aspectos embriológicos (A) como anatómicos (B) del mismo. Si bien los estudios anatómicos analizaron cada uno de los componentes del sistema (mecanoreceptores, nervios, proyecciones centrales), pocos estudios los consideraron de manera integrada, lo que se refleja en los diferentes criterios utilizados para su análisis. Además, la mayoría de estos estudios se restringieron a muy pocos taxa, y la información existente, aunque heterogénea en cuanto a su componente ontológico, fue generalizada para todos los anuros.

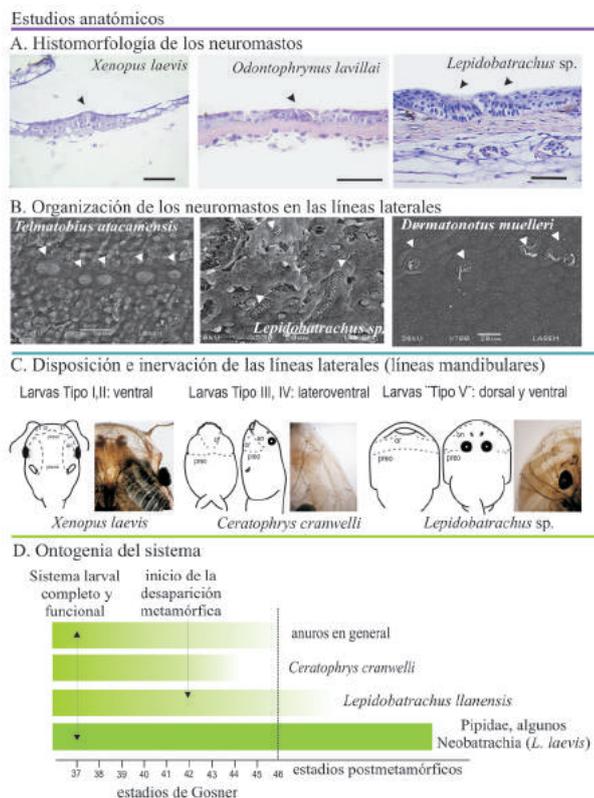


Figura 2. Estudios anatómicos recientes compararon las características (A-D) del sistema de la línea lateral entre los cuatro tipos larvales de anuros obteniendo información que permitió ahondar en su variación morfológica. Estos estudios permitieron establecer que aún cuando algunos componentes del sistema parecen haberse mantenido sin cambios significativos en la historia de los anuros (número e inervación de las líneas laterales), otros como la morfología de los neuromastos (A, B), la disposición de las líneas laterales (C) o la ontogenia del sistema (D) presentan particularidades específicas las que pueden ser interpretadas en relación a la evolución de las distintas ontogenias.

desaparición de las líneas de neuromastos, diferente a la generalización que establecía la regresión simultánea de todas las líneas laterales durante el clímax metamórfico (Wahnschaffe *et al.*, 1987). Además, la completa desaparición de las líneas laterales puede suceder durante el clímax metamórfico, como ocurre en *Ceratophrys cranwelli* o después de la completa desaparición de la cola como en *Lepidobatrachus llanensis* (Quinzio, 2011) (Fig. 2D).

Las características descritas para el sistema de la línea lateral y su variación entre los cuatro tipos larvales aportaron información valiosa que fue codificada e interpretada en análisis filogenéticos (Fabrezi y Quinzio, 2008; Quinzio, 2011). Esto permitió proponer un quinto tipo larval para anuros representado por la larva de *Lepidobatrachus* (Quinzio y Fabrezi, 2014), y reconocer que en *Lepidobatrachus* el sistema exhibe un desarrollo distinto al de

otros anuros con adultos acuáticos, donde algunas características finales, como la morfología de los mecanorreceptores, se alcanzan en estadios previos a la metamorfosis sin sufrir transformaciones en la forma adulta (Quinzio, 2011).

El sistema de la línea lateral está presente en estadios larvales de todos los anuros con ciclo de vida bifásico y como tal, representa un sistema anatómico de interés desde el punto de vista morfológico, ontogenético y evolutivo. Este sistema se encuentra asociado estructuralmente al tegumento, y como parte del sistema nervioso está integrado funcionalmente con otros durante la etapa larval. Su degeneración metamórfica, cuando ocurre, implica diferentes eventos de degeneración celular en combinación con transformaciones estructurales en la piel y en el sistema nervioso que conducen a su organización en el plan corporal adulto.

En este contexto, el estudio de este sistema que fue en general ignorado por su aparente escasa variación en la historia evolutiva de los anuros, aporta información tanto de la variación, organización y ontogenia de sus componentes como en la relación e integración de los mismos con otros sistemas anatómicos, información que resulta imprescindible para interpretar su evolución en los distintos ciclos de vida. El desarrollo de estas investigaciones requirió esclarecer algunos aspectos metodológicos en cuanto a los criterios a utilizar para identificar una determinada estructura y terminológicos en cuanto a la unificación de términos para su denominación. Son necesarios análisis exhaustivos y detallados de la disposición e inervación de las líneas laterales y una nomenclatura que contenga la suficiente información morfológica que permita establecer equivalencias entre las líneas más allá de las diferentes morfologías larvales. Así, la información obtenida permite llevar a cabo análisis comparados con información clara, precisa y comparable.

Desarrollo, crecimiento y madurez sexual

Una idea incorporada en todos los estudios de sistemática basados en morfología es la del semaforonte (Hennig, 1966), que alude a la forma de un organismo en un momento determinado (como una fotografía) de su ontogenia. Resulta habitual utilizar términos como postmetamórficos, metamorfoseados, juveniles, subadultos y/o adultos para referirse a los estadios posteriores a la metamorfosis en los anuros, pero sin una definición clara de los límites entre cada una de estas “edades” sino más bien uti-

lizando el tamaño del cuerpo para distinguir entre una y otra. ¿Es correcto inferir que un organismo es adulto porque alcanzó cierto tamaño? Gould (1977) señala que encontraremos ambigüedades si no estandarizamos un criterio y distinguimos entre tamaño, edad y estadio del desarrollo. Se debe tener en cuenta que en una serie ontogenética postembrionaria o postmetamórfica, la forma adulta madura sexualmente puede ser alcanzada antes de que algunos procesos de crecimiento se hayan detenido (Fabrezi, 2012), es decir que el tamaño a la madurez sexual y el tamaño máximo que una especie puede alcanzar no son coincidentes. Además la mayoría de las especies exhiben dimorfismo sexual en tamaño y las tasas de crecimiento por lo tanto varían entre sexos (Ryser, 1988; Leclair y Laurin, 1996). El tamaño responde a crecimiento, que se define como el aumento continuo de las dimensiones espaciales de un organismo, mientras que el desarrollo involucra un aumento en complejidad y organización producto de la diferenciación celular, organogénesis, etc., es decir afecta la forma (Needham, 1964; Gould, 1977). El crecimiento es un aspecto del desarrollo pero puede haber desarrollo sin crecimiento (Richtsmeier, 2003). En numerosos casos el tamaño ha sido utilizado como una aproximación de la edad, aunque algunos autores consideran esto problemático (McKinney y McNamara, 1991; Godfrey y Sutherland, 1995; Klingenberg y Spence, 1993; Reilly *et al.*, 1997; Fabrezi, 2012). En este sentido, una serie de tamaño no debería ser considerada sinónimo de serie ontogenética; las observaciones y conclusiones que de la primera se desprenderían no estarían relacionadas al grado de desarrollo sino a las diferencias individuales de tamaño entre varios organismos de una misma especie.

Organizar una serie ontogenética requiere de criterios claros para determinar el progreso relativo del desarrollo en cada individuo. Para ello, es necesario obtener una medida relevante del tiempo con la cual se pueda describir el inicio, la finalización o la tasa de los eventos del desarrollo (Reilly *et al.*, 1997). La edad es el mejor parámetro para estimar el tiempo en una serie, y puede ser obtenida con datos de campo, de laboratorio o inferida mediante técnicas específicas como la esqueletocronología. Así, estudiar la ontogenia completa de un organismo implica describir series de desarrollo donde el tamaño puede ser uno de los tantos parámetros del desarrollo o un parámetro (crecimiento) independiente (forma versus tamaño). Por lo tanto también

es importante definir un criterio para seleccionar aquellos eventos del ciclo de vida que usemos como referencia (e.g., fertilización, eclosión, metamorfosis, madurez sexual, etc.) y que no confundan desarrollo (forma) con crecimiento (tamaño).

En el ciclo de vida de los anuros, las diferentes etapas han sido definidas mediante un criterio temporal de la siguiente manera (www.amphibanat.org): a) estadio embrionario, entre la fertilización del huevo y la eclosión; b) larva, estadio inmaduro de un organismo, que se desarrolla entre el embrión y el estado juvenil, en el cual el organismo pasa además por la metamorfosis; c) juvenil, organismo sexualmente inmaduro que ha completado la metamorfosis y; d) adulto, organismo totalmente formado y maduro sexualmente. Todas las definiciones llevan implícito dos temas: desarrollo y madurez. Numerosos autores desde el siglo XIX (Leuckart, 1821; Dumeril, 1866; Kollman, 1886; Boas, 1896) notaron que el desarrollo gonadal está desacoplado del desarrollo somático y la metamorfosis, por lo que ambas trayectorias deben ser caracterizadas independientemente, dando origen al concepto de neotenia (revisado en Gould, 1977; Fink, 1982; Raff y Wray, 1989; Reilly *et al.*, 1997). En anuros, a diferencia de los urodelos, la neotenia no ha sido descrita. Sin embargo, algunos individuos del hílido *Sphaenorhynchus bromelicola* ocasionalmente pueden alcanzar la madurez sexual (ovocitos en vitelogénesis, espermatozoides y sacos vocales) aún cuando retienen las colas (Bokermann, 1974).

Algunas de las expresiones normalmente utilizadas que combinan etapas del desarrollo con características sexuales para describir diferentes especímenes, y que dependen directamente del criterio aplicado, son: “juveniles con cola que poseen gónadas maduras”, “larvas con gónadas maduras pero sin caracteres sexuales secundarios”, “especímenes con cola que poseen ovarios o testículos maduros y caracteres sexuales secundarios”, “adultos capaces de reproducirse”. Estas expresiones confusas ponen en evidencia la necesidad de que se defina y aclare ¿qué se considera juvenil, qué se considera adulto, qué se considera maduro?

A lo largo de la historia, los conceptos *juvenil* (o juventud) y *adulto* han sido considerados de diferente manera, lo que ha generado problemas en cuanto a la ambigüedad de su significado. De Beer (1940) realizó una breve discusión sobre el término juvenil y concluyó que para su análisis sobre “heterocronía y la filogenia”, juvenil describe a los estadios

tempranos del desarrollo y que las estructuras que aparecen en ese estadio son las estructuras juveniles. Gould (1977) refiere que el estadio de desarrollo de la adultez es el de la llegada a la madurez sexual por lo que se infiere que juvenil representa a todos aquellos estadios donde la madurez sexual aún no fue alcanzada. Horner *et al.* (2000) en un estudio en huesos del dinosaurio *Maiasaura peeblesorum*, diferenciaron entre juveniles tempranos, juveniles tardíos, subadultos y adultos basándose en el tamaño relativo de los huesos y en diferentes características histológicas de los huesos en cada estadio, mientras que Maisano (2002) indicó que para algunos Squamata la fusión de ciertos elementos del esqueleto coincide con la adquisición de la madurez sexual. En estudios de historia natural y ecología es común encontrar que las observaciones, mediciones, etc. se hacen clasificando a los especímenes como juveniles, subadultos y adultos y estableciendo para tales distinciones un límite arbitrario sin otra base que el tamaño de los mismos (McCaffery y Maxell, 2010; Zumbado-Ulate *et al.*, 2011; Streicher *et al.*, 2012). El empleo ambiguo de estos términos puede llevar a interpretaciones erróneas si el criterio utilizado para definir cuándo un espécimen es considerado juvenil o cuándo adulto no está del todo claro o es demasiado subjetivo como para su repetición en nuevos estudios.

La noción que se tiene sobre el término maduración implica un proceso en el que se está por alcanzar un desarrollo pleno, que se llega a la forma más completa. La maduración supone cambios cualitativos en la organización anatómica y fisiológica de una estructura biológica hacia su nivel más complejo, hacia su forma final, madura. Alcanzar el estadio adulto implica no sólo la maduración sexual, esto es el desarrollo de todo el sistema reproductor y la capacitación de las células germinales, sino también el desarrollo de caracteres sexuales secundarios (e.g. saco vocal en machos), todos los comportamientos asociados con éstos y la adquisición (en la mayoría de las especies) del dimorfismo sexual (Fig. 3A).

En general, una vez terminada la metamorfosis, con la regresión total de la cola, los especímenes entran a la etapa de juveniles en donde el crecimiento exhibe una curva característica (Fig. 3A) que alcanzará una meseta cuando se adquiere la madurez sexual (Needham, 1964). Esta última implica tanto desarrollo (de caracteres sexuales secundarios y gónadas y gametas maduras) como crecimiento (tamaño adulto y dimorfismo sexual

cuando lo hubiera). Un ejemplo interesante a partir de nuestros estudios corresponde al caso de *Pseudis paradoxa*. En esta especie (Fig. 3B), al final de la metamorfosis la longitud del cuerpo (cabeza + tronco) es casi la máxima, todo el esqueleto está completamente formado y osificado (es decir que su desarrollo postmetamórfico es casi nulo), hay un avanzado grado de diferenciación de las gónadas y células germinales y el sistema timpánico alcanzó su completa diferenciación (Fabrezi y Goldberg, 2009; Fabrezi *et al.*, 2009, 2010). En este caso, ¿Se puede hablar de juveniles de *Pseudis paradoxa*?, ¿Todos los especímenes postmetamórficos de *P. paradoxa* son adultos? Nuestros estudios, con datos sobre la diferenciación y el desarrollo gonadal, estructuras digestivas, cambios tegumentarios, del esqueleto, etc. llevaron a plantear que la metamorfosis prolongada comprende los estadios juveniles y la madurez sexual podría ocurrir tan pronto como se complete la metamorfosis. Así, algunos rasgos que en la mayoría de los anuros caracterizan el estadio juvenil, en *P. paradoxa* están presentes antes de que se pierda la cola por completo.

*Algunos trabajos recientes enfocaron el problema de la falta de uniformidad en la terminología y la estandarización de los datos en los análisis morfológicos y plantearon la necesidad de glosarios u ontologías para resolver estos problemas (Maglia *et al.*, 2007; Vogt, 2009; Deans *et al.*, 2012). En este sentido, reconocer los eventos de la ontogenia comunes a todos los animales y cuáles son los grandes períodos comprendidos entre estos eventos, ayudaría a enriquecer, más que a reducir, la descripción morfológica de la variación fenotípica que brinda la ontogenia. Está claro que la falta de estandarización de la terminología utilizada o la ausencia de criterios específicos que indiquen a qué se refiere un concepto y en qué contexto se lo aplica puede llevar a la superposición de términos y al despojo de contenido conceptual de los mismos.*

La glándula tiroides durante el desarrollo de anuros

Durante el desarrollo de cualquier organismo se produce una gran cantidad de acciones mediadas por hormonas. En los anuros, la metamorfosis está desencadenada por una serie de mecanismos fisiológicos producto de la respuesta del organismo a las interacciones de factores internos y externos, tales como la densidad conoespecífica, la disponibilidad y calidad del alimento, la desecación y la exposición a predadores (Wilbur y Collins, 1973; Werner,

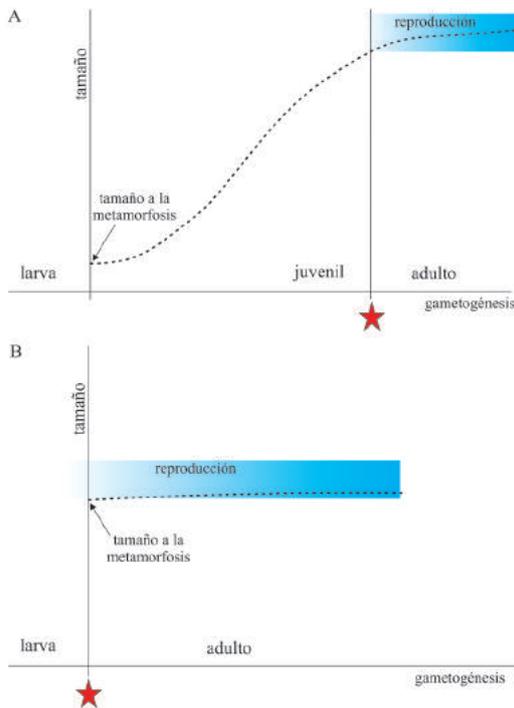


Figura 3. A. En los anuros, la generalidad establece que el crecimiento postmetamórfico de un individuo exhibe una curva característica hasta la edad de maduración sexual (estrella roja) en la que se alcanza una meseta o una tasa desacelerada de crecimiento (Ryser, 1988). La adultez, que implica la capacidad reproductiva, recién es posible cuando las gónadas están maduras, se han diferenciado espermatozoides u ovocitos vitelogénicos y los caracteres sexuales secundarios ya están definidos. B. En el caso particular de *Pseudis paradoxa*, al finalizar la metamorfosis, el tamaño es prácticamente el mismo que el de los individuos con capacidad reproductiva y algunos procesos de desarrollo (por ejemplo la diferenciación del aparato timpánico, la osificación de las epífisis) también han alcanzado las características de los adultos; esto implica que existe una superposición de estados metamórficos y juveniles o bien que los estados juveniles se han omitido (Fabrezi y Goldberg, 2009; Fabrezi *et al.*, 2009; Fabrezi *et al.*, 2010).

1986; Newman, 1992; Goater, 1994; Kupferberg, 1997; Denver, 1998; Relyea, 2007). El conjunto de cambios moleculares, bioquímicos y morfológicos durante la metamorfosis es dirigido por la hormona tiroidea (HT), producida por la glándula tiroidea (Denver, 2013).

A principios de siglo pasado, los estudios experimentales pioneros de Gudernatsch (1912) y Allen (1918) en *Rana* ya habían demostrado que esta hormona es claramente esencial en la metamorfosis de los anuros. La hormona tiroidea inicia los programas de expresión de genes en diversos tejidos que conducen a la proliferación, muerte, diferenciación o migración celular durante esta etapa (Brown y Cai, 2007). La metamorfosis está mediada direc-

tamente por la glándula tiroidea e indirectamente por la *pars distalis* de la glándula pituitaria, vía la hormona estimulante de la tiroidea (TSH), que a su vez es controlada por el hipotálamo a través de neurohormonas (Fig. 4). El hipotálamo interviene en primera instancia en la interacción entre el ambiente y el medio interno con la consecuente producción de las hormonas vinculadas a la metamorfosis (Denver, 2013).

Es evidente como la serie de transformaciones morfológicas durante la metamorfosis debe ser encarada dentro de un contexto amplio, teniendo en cuenta que resulta de las interacciones recíprocas entre el medio interno y el ambiente. El estudio de la variación fenotípica durante el desarrollo de la glándula tiroidea y su fisiología en anuros ha sido abordado por diversas investigaciones y aunque parecería estar casi completamente conocido, la integración de estos estudios todavía resulta necesaria. Respecto a este tópico, en estudios de Biología Evolutiva de los anuros reconocemos tres líneas de investigaciones principales:

1) La histomorfología de las glándulas tiroideas y su relación con los cambios morfológicos durante el desarrollo larval siguiendo la caracterización de Etkin (1936).

2) Las consecuencias morfológicas de la alteración fisiológica de la hormona tiroidea ya sea por la ausencia de glándula tiroidea (Rot-Nikcevic y Wassersug, 2004), la inhibición experimental de la síntesis de hormona tiroidea (Dodd y Dodd, 1976) o la administración de hormona tiroidea exógena (Hanken y Summers, 1988; Hanken *et al.*, 1989).

3) El rol de factores ambientales tales como la temperatura, desecación, competencia, disponibilidad de alimentos y dieta en la velocidad de desarrollo y crecimiento larval influenciando el sistema endócrino o viceversa (Pfennig, 1992; Buchholz y Hayes, 2005).

En la primera línea de investigación, Etkin (1936) definió y distinguió los períodos del desarrollo larval para los anuros sobre la base de características morfo-histológicas de las glándulas tiroideas. Así reconoció los siguientes períodos: 1) premetamorfosis, que comprende la diferenciación y organización de las células secretoras en folículos tiroideos y organización de los mismos en lóbulos; 2) prometamorfosis, que se reconoce por un incremento en el volumen de las glándulas, tanto por el aumento en el número de folículos como en el tamaño del lumen; las células foliculares se vuelven

EJE HIPOTÁLAMO-HIPÓFISIS-TIROIDES

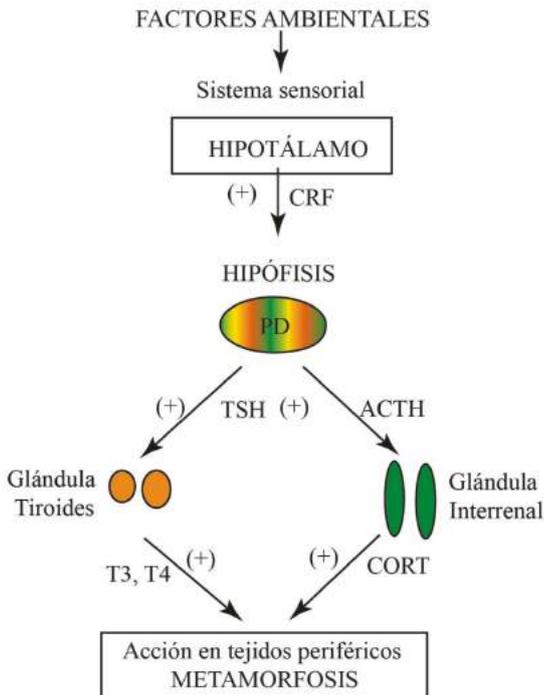


Figura 4. Los factores ambientales actúan sobre el eje hipotálamo-hipófisis-tiroides. Durante la metamorfosis el estímulo recibido por el hipotálamo es transferido a la hipófisis vía el factor liberador de corticotropina (CRF). Este factor estimula la secreción de la hormona adrenocorticotrófica (ACTH), que produce la liberación de corticosteroides (principalmente corticosterona -CORT- en las glándulas interrenales) y la hormona estimulante de la tiroides (TSH) que ocasiona la secreción de tiroxina (T4) y triiodotironina (T3) en las glándulas tiroides. Tanto las hormonas tiroideas (HT) como los corticosteroides (CSs) actúan de forma conjunta en los tejidos periféricos que responden durante la metamorfosis, los CSs aceleran los cambios inducidos por HT durante este periodo. Modificado de Denver (2013).

más altas y hay una acumulación de secreción coloidal eosinófila en la luz de los folículos; y 3) clímax metamórfico, que se identifica por una disminución en la altura de las células foliculares y en el tamaño de la luz de los folículos con una progresiva ausencia de coloide. Esta caracterización fue realizada sobre la base del análisis del desarrollo de la glándula tiroides en *Lithobates pipiens* (Etkin, 1936) y posteriormente fue sustentado en *L. palustris*, *L. catesbeianus* y *Pseudacris triseriata* (Etkin, 1936) y en descripciones de otras especies no relacionadas, como *Rana temporaria* (Fox, 1966), *Bufo viridis*, *Hyla savignyi* y *Pelophylax ridibundus* (Michael y Adhami, 1974), *Xenopus laevis* (Dodd y Dodd, 1976; Grim *et al.*, 2009) y *Rhinella arenarum* (Miranda y Pisanó, 1996). Todas estas descripciones fueron realizadas

con especímenes criados en laboratorio donde los parámetros que se mencionan en la metodología se refieren a condiciones de iluminación/temperatura pero no se especifican otros (por ejemplo, cantidad de especímenes por tanque de cría, dieta, etc.).

Con respecto al segundo punto, la ausencia o el mal funcionamiento de la glándula impiden que la metamorfosis ocurra (Rot-Nikcevic y Wassersug, 2003; 2004), como se ha observado en renacuajos de *Xenopus laevis* criados en laboratorio carentes de glándulas tiroides en los que se observó un crecimiento exagerado (renacuajos gigantes) pero con incapacidad de metamorfosear. En estos gigantes, el único sistema que puede continuar con su diferenciación y crecimiento independiente es el gonadal (Rot-Nikcevic y Wassersug, 2003; 2004). Mucho antes, Allen (1918) describió una situación similar en el desarrollo de renacuajos de *Lithobates pipiens* a los que extirpó la glándula tiroides. En ambos casos el crecimiento exagerado de los renacuajos y la interrupción del desarrollo estarían indicando la importancia de la hormona durante la metamorfosis. Estas consecuencias también fueron observadas mediante el uso de disruptores endócrinos que inhiben la síntesis de hormona tiroidea (Miranda *et al.*, 1996; Degitz *et al.*, 2005; Mitsui *et al.*, 2006; Opitz *et al.*, 2006; Smirnov y Vassilieva, 2014; entre otros). Sin embargo, algunas evidencias parecerían sugerir que la ausencia de glándulas tiroideas no necesariamente es un impedimento para que ocurran algunos cambios relacionados con la hormona tiroidea. Kerney *et al.* (2009) describieron en los renacuajos gigantes de *Xenopus* el desarrollo esquelético y encontraron un avanzado grado en la osificación condral a nivel de cráneo, columna y extremidades con respecto a los renacuajos normales en el mismo estadio; el progreso de estas osificaciones estaría bajo control de la hormona tiroidea (Hanken y Summers, 1988; Hanken *et al.*, 1989). Rot-Nikcevic y Wassersug (2004) sugirieron la posibilidad de existencia de folículos tiroideos ectópicos dado que durante el desarrollo de los ovarios la vitelogénesis implica síntesis de vitelo en el hígado mediado por la hormona tiroidea (Hayes, 1997). Recientemente, Smirnov y Vassilieva (2014) compararon los datos Kerney *et al.* (2009) en especímenes de *Xenopus* expuestos a la acción de disruptores endócrinos y encontraron que los renacuajos gigantes presentan un desarrollo más avanzado tanto en las características morfológicas externas como en las del esqueleto y sugirieron que es posible que existan fuentes adicionales de

hormona tiroidea aparte de las glándulas.

La tercera línea de investigación, corresponde a estudios más ecológicos y fisiológicos en anuros de ambientes áridos donde el énfasis es puesto en las variables ambientales que afectan desarrollo y crecimiento. En algunas especies de escafiopódidos que habitan los desiertos de América del Norte coexisten tanto morfos omnívoros como carnívoros en la misma población y se propuso que el desarrollo acelerado de los morfos carnívoros está influenciado por la acción de señales endócrinas dadas por la hormona tiroidea como respuestas a variaciones en la dieta y competencia (Pfennig, 1992; Ledón-Rettig *et al.*, 2009, 2010). Kupferberg (1997) discutió varias líneas de evidencias indicando que el incremento de proteína en la dieta (por carnivoría y canibalismo aparentemente) aumenta la tasa de crecimiento y de desarrollo por influencia en la función tiroidea. Los renacuajos pueden adquirir hormona tiroidea o precursores (yodo y tirosina) a través de la predación de camarones o renacuajos incluyendo co-específicos (Pfennig 1992, Ledón-Rettig y Pfennig, 2011). Por otra parte, Buchholz y Hayes (2005), Hollar *et al.*, (2011) y Gomez-Mestre *et al.* (2013) analizaron algunas variables endócrinas en el desarrollo de estas ranas y encontraron cierta correlación con el tiempo de desarrollo larval, que indicaría que en aquellos taxa con desarrollo más rápido los tejidos tendrían mayor sensibilidad a la hormona tiroidea aún con similares niveles de hormona circulando; esta deriva en la fisiología de la hormona tiroidea sería una respuesta a la rápida desecación de los charcos.

Al analizar toda esta información, encontramos que se han estudiado las características de las glándulas tiroides en especímenes criados en laboratorio sin entrar en detalle sobre las condiciones del cautiverio. Así, la dieta que podría ser fundamental para entender la fisiología de la hormona tiroidea y las características de las glándulas durante el ciclo de vida y sus consecuencias no fueron usualmente consideradas. Por otra parte, en las numerosas investigaciones sobre plasticidad fenotípica del desarrollo de los escafiopódidos, la línea que enfatiza en la dieta y canibalismo y la línea que hace énfasis en la desecación se plantean por separado, y la ausencia de integración genera cierta dificultad a la hora de interpretar las relaciones recíprocas entre las influencias del ambiente, el medio interno y su expresión fenotípica durante el desarrollo. Esto nos invita a preguntarnos ¿Cómo son las glándulas tiroides de los escafiopódidos durante los estadios

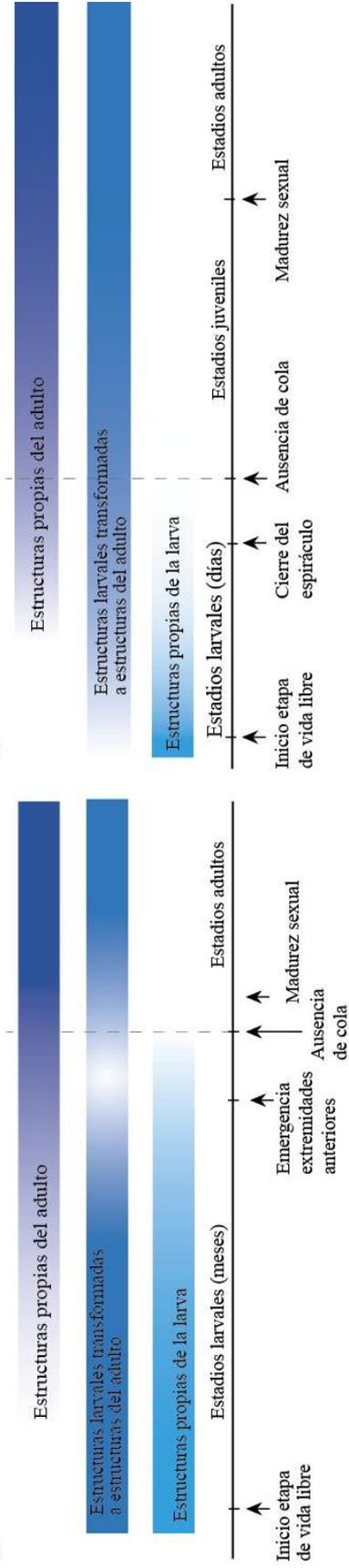
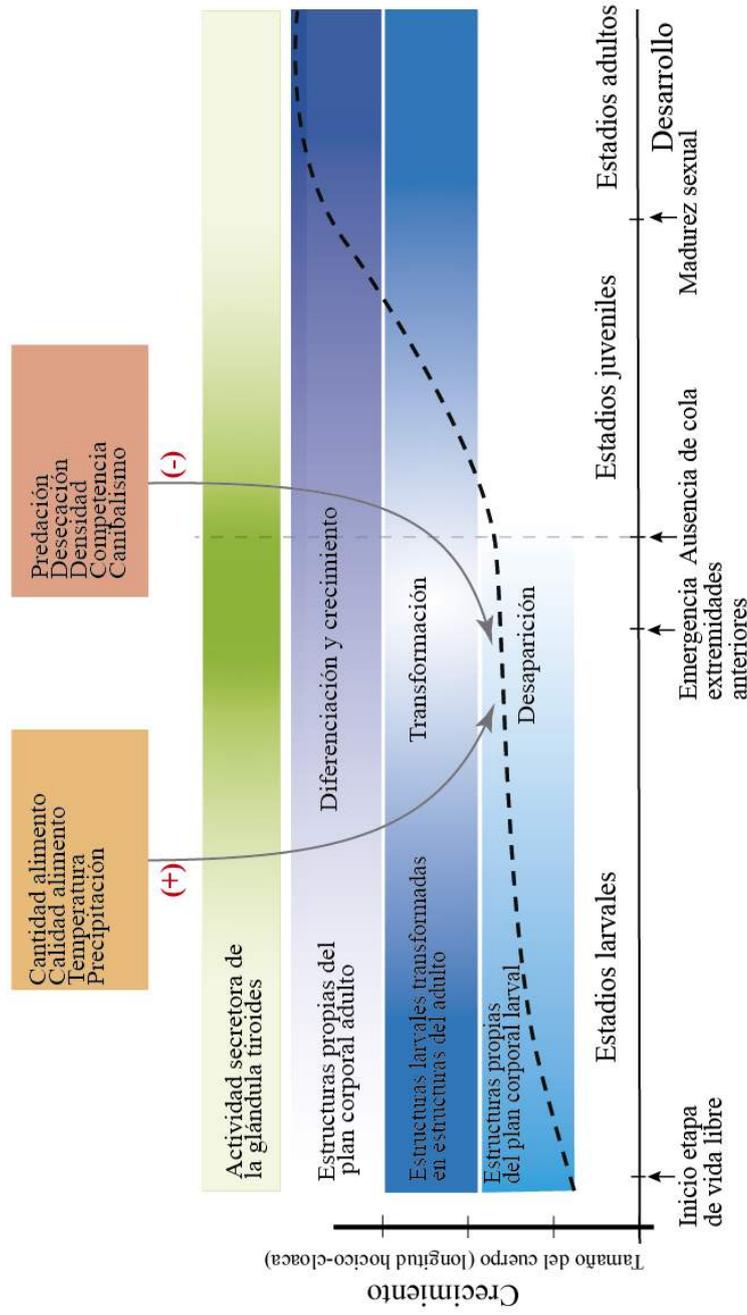
prometamórficos y de clímax?

Al considerar los enfoques en el estudio de la cuestión endócrina involucrada en el desarrollo larval nos preguntamos que pasaría si se investigara la morfología de especies que comparten los mismos sitios de cría pero que presentan patrones de desarrollo y crecimiento diferentes (Fig. 5):

1) ¿Cómo son las características histomorfológicas de las glándulas tiroides en especies que tienen un desarrollo larval prolongado y que exhiben un tamaño exagerado al metamorfosear? En la Figura 5B se esquematiza el desarrollo de *Pseudis paradoxa*, una especie en la que el renacuajo alcanza un gran tamaño con tasas de crecimiento desaceleradas (algo similar a los renacuajos gigantes que carecen de tiroides). En esta especie se esperaría que las glándulas presenten características similares a las de las glándulas premetamórficas de *Rana* (Etkin, 1936) durante gran parte del desarrollo larval con un pico de actividad entre prometamorfosis/clímax metamórfico. Sin embargo, la histomorfolología revela que las características epiteliales de las glándulas tiroides en esta especie son similares a las descritas en *Rana* reconociéndose una fase de pre, prometamorfosis y clímax (J. Cruz, obs. pers.).

2) ¿Cómo son las características histomorfológicas de las glándulas tiroides en especies que tienen un desarrollo y crecimiento larval muy rápido? En la Figura 5C se esquematiza el desarrollo de *Lepidobatrachus* spp., que presentan tasas de crecimiento y desarrollo aceleradas, con un renacuajo que tiene una morfología similar a un anuro durante el clímax metamórfico. En estos se esperaría que las características histomorfológicas de las glándulas tiroides revelen una actividad secretora intensa durante el corto desarrollo larval. Sin embargo, en el desarrollo de *Lepidobatrachus* spp. las glándulas tiroides nunca muestran una marcada actividad por lo que las características singulares de su desarrollo podrían estar relacionadas con la presencia de HT materna, aportes extra de HT a partir de folículos tiroideos heterotópicos, o de HT exógena proveniente de una dieta carnívora con predominio de crustáceos (T_2) y otros renacuajos (T_4) (Fabrezy y Cruz, 2014).

Estas preguntas nos muestran una vez más que el estudio de la morfología y su relación con las interacciones endógenas y exógenas que ocurren durante la ontogenia todavía se encuentra en una fase exploratoria donde hay mucho por descubrir. Son necesarios estudios que integren diferentes aspectos relacionados a la morfología y fisiología de la glándula



Pseudis paradoxa

Lepidobatrachus sp.

tiroides, por ejemplo, y las condiciones en las que los diferentes anuros se desarrollan para tener una mejor comprensión de mecanismos causales que definen la diversidad fenotípica.

La locomoción de los anuros adultos

Los anuros adultos presentan varias características anatómicas en el esqueleto axial, cintura pélvica y miembros posteriores que resultan en una combinación única entre los tetrápodos y que se asocian a su locomoción: ausencia de vértebras caudales y presencia de urostilo, articulación del ilion con la superficie ventral de las diapófisis sacras, fusión de tibia y fibula, alargamiento de los elementos tarsales proximales y gran desarrollo de la musculatura del miembro posterior (Lutz y Rome, 1994; Jenkins y Shubin, 1998; Handrigan y Wassersug, 2007; Pýrkil *et al.*, 2009; Púgener y Maglia, 2009; Manzano *et al.*, 2013).

A lo largo de los años, se desarrollaron numerosas investigaciones sobre la morfología del aparato locomotor en anuros y se estableció que algunas características (morfología del ilion, articulación ilio-sacra y presencia de urostilo) fueron determinantes para la evolución del salto en el grupo (Emerson, 1979, 1982; Rage y Roček, 1989; Jenkins y Shubins, 1998; Reilly y Jorgensen, 2011). El análisis del registro fósil muestra que los taxa propuestos como grupos hermanos de Anura exhiben características anatómicas presentes en los anuros actuales: *Triadobatrachus massinoti* y *Czatkobatrachus polonicus* del Triásico Inferior de Madagascar y Polonia respectivamente, presentaban ilion y tarsales proximales alargados, menor número de vértebras en el tronco respecto de los tetrápodos basales y pocas vértebras caudales (Rage y Roček, 1989; Evans y Borsuk-Białynicka, 2009). Los anuros fósiles del Jurásico, como *Prosalirus bitis* (Shubin y Jenkins, 1995), *Vieraella herbsti* (Estes y Reig, 1973; Báez y Baso, 1996) y *Notobatrachus degiustoi* (Estes y Reig, 1973; Báez y Baso, 1996; Báez y Nicoli, 2008) suman características como la fusión de elementos del zeugopodio, un mayor acortamiento del tronco y la presencia de urostilo. A partir del estudio de

estas especies fósiles, numerosos autores intentaron determinar cuál fue el primer tipo locomotor, haciendo énfasis en las estructuras esqueléticas antes mencionadas que representan cambios o novedades con respecto a otros tetrápodos filogenéticamente relacionados (Rage y Roček, 1989; Shubin y Jenkins, 1995; Jenkins y Shubin, 1998; Sigurdson *et al.*, 2012). Sin embargo, resulta muy difícil argumentar acerca del origen del salto sobre las bases del registro fósil ya que se debe tener en cuenta la preservación incompleta del material (estructuras cartilaginosas –apófisis, crestas y/o epífisis– que no se fosilizaron), el hiato temporal entre los escasos registros del Mesozoico y los linajes actualmente representados, y la ausencia de datos ontogenéticos que permitan el estudio del proceso de constitución del sistema locomotor, dado que los fósiles corresponderían a formas adultas (Rage y Roček, 1989).

Más allá de aquellos trabajos que incluyeron taxa fósiles, varios investigadores estudiaron las estructuras del postcráneo adulto y su musculatura basándose en formas actuales, y utilizando análisis electromiográficos discutieron la relevancia de las mencionadas novedades morfológicas para el desarrollo del salto en el grupo (Emerson, 1979; 1982; Jenkins y Shubin, 1998; Púgener y Maglia, 2009; Emerson y de Jongh, 1980; Lutz y Rome, 1994; Pýrkyl *et al.*, 2009). Otros estudios plantearon cuál fue el primer tipo locomotor (por ejemplo la natación, el salto o el caminar) (Emerson, 1982; Reilly y Jorgensen, 2011; Jorgensen y Reilly, 2013; Pýrkyl *et al.*, 2009), mientras que a partir de los trabajos de Gans y Parsons (1966) y Wassersug y Sperry (1977) existe un amplio consenso con respecto a que el salto en anuros evolucionó como un mecanismo de escape. Llama la atención que todo este cuerpo de información, a la hora de hablar de la locomoción en los anuros, enfatiza sólo en la pelvis, el esqueleto axial (sacro y urostilo) y su musculatura, pero no se tiene en cuenta que el aparato locomotor funciona como un sistema que integra a lo largo de la ontogenia estructuras esquelético-musculares con su inervación, en extremidades, cinturas y esqueleto axial (Fig. 6). A partir de todo esto surge la pregunta: ¿cuál fue la

← **Figura 5. A.** Gráfico que representa los cambios de forma y tamaño durante el ciclo de vida de un anuro. La actividad secretora de la glándula tiroidea (inferida por características histomorfológicas de la glándula y niveles de hormonas tiroideas [T3 y T4] en plasma) alcanza un pico durante la metamorfosis y es la responsable de los cambios morfológicos en el desarrollo (desaparición, transformación y diferenciación de estructuras). Existen factores ambientales que son censados por el hipotálamo y pueden influir positiva o negativamente sobre la tasa crecimiento y desarrollo larval. **B y C.** El mismo gráfico para los ciclos de vida de *Pseudis paradoxa* y *Lepidobatrachus* sp. En estos taxa, similares factores ambientales actúan de manera muy diferente sobre el ciclo de vida (Fabrezi, 2011). En **B**, favorecen un desarrollo larval prolongado y en **C**, todo lo contrario. Nos preguntamos ¿cómo son las interacciones entre factores ambientales, la hormona tiroidea (inferida a partir de la histomorfológica de las glándulas), desarrollo y crecimiento?

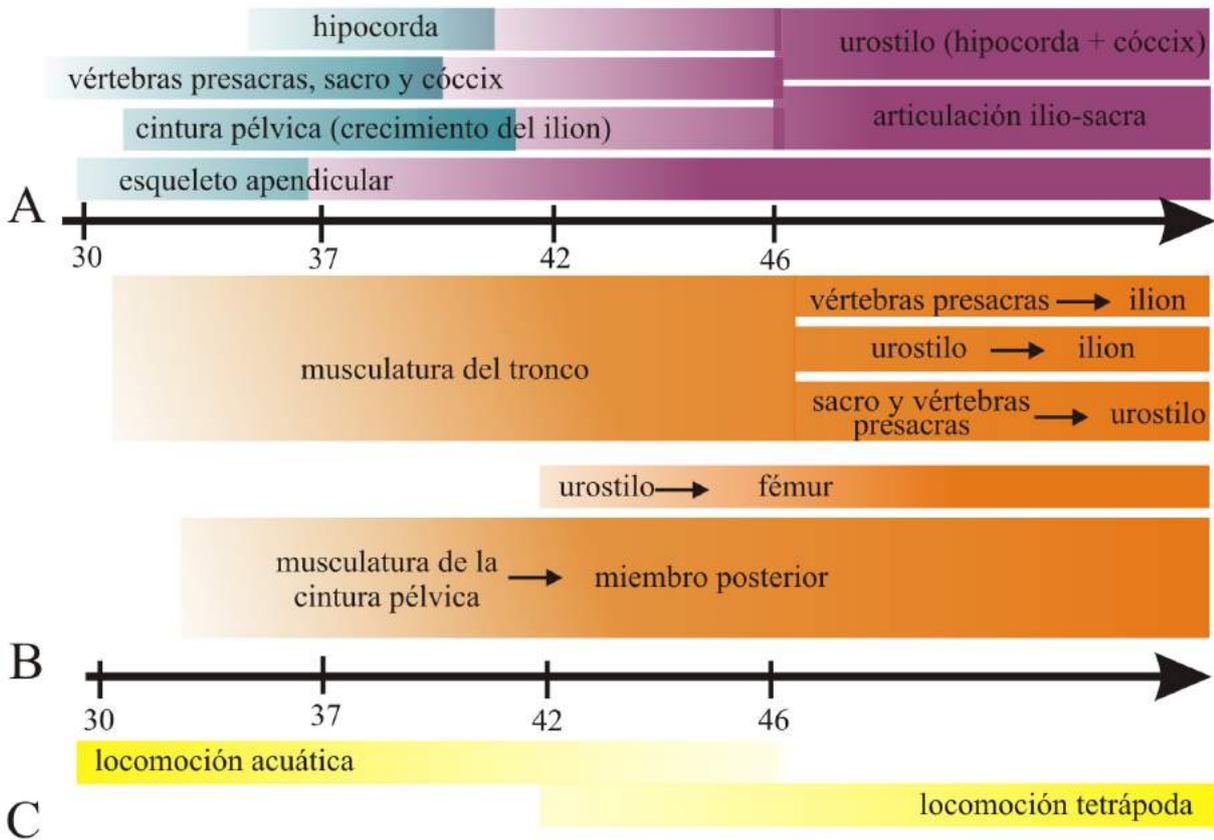


Figura 6. A. Secuencia del desarrollo del esqueleto postcranial en la mayoría de los anuros según la tabla de Gosner (1960). Los moldes cartilagineos (en azul) comienzan a osificar (en violeta) en distintos estadios. En el estadio 42 (cuando emergen los miembros anteriores) la cintura pélvica y el complejo sacro-urostílico aún no se encuentran completamente desarrollados y mantienen una posición larval. La articulación ilio-sacra y la formación del urostilo son los últimos eventos del desarrollo en definir el esqueleto postcranial adulto. B. Secuencia del desarrollo de los músculos pélvicos en anuros de acuerdo con la tabla de Gosner; la flecha indica inserción del músculo. La musculatura del tronco retiene la morfología larval después de la metamorfosis. Los músculos con origen en el esqueleto axial que se insertarán en la pelvis o el urostilo comienzan a diferenciarse después que la musculatura de la cola se pierde por completo, mientras que los músculos del muslo con origen en la cintura pélvica (isquion e ilion) que se insertan en el miembro posterior se diferencian inmediatamente una vez que el fémur cartilaginoso y la cintura pélvica están presentes. Simultáneamente con la pérdida de la cola, el urostilo y la articulación ilio-sacra adquieren su forma final. C. Locomoción durante el desarrollo de los anuros: el estadio 46 de Gosner indica el fin de la metamorfosis, con la pérdida total de la cola. El esqueleto de los miembros y su musculatura están completamente diferenciados en el estadio 42, cuando las osificaciones en los huesos largos están en progreso. En este estadio, los miembros anteriores emergen y los movimientos ondulatorios de la cola se complementan con los movimientos de flexión-extensión del miembro. Es decir, la locomoción de los renacuajos y los adultos son funcionales simultáneamente durante el corto período que comienza con la emergencia de los miembros anteriores y finaliza con la completa ausencia de cola (estadios 42-46 de Gosner). Modificado de Fabrezi *et al.* (2014).

razón por la que tradicionalmente se enfatizó que las novedades anatómicas de la columna y la cintura pélvica fueron determinantes para la locomoción?

Una primera respuesta podría estar relacionada con el hecho de que los estudios más trascendentales no han considerado la ontogenia del aparato locomotor. Son escasos los trabajos que han descrito las trayectorias de desarrollo de algunas partes del sistema en los anuros; por ejemplo, Ročková y Roček (2005) analizaron la formación del urostilo y la cintura pélvica, Púgener y Maglia (2009) describieron el desarrollo de la articulación ilio-sacra y Manzano *et al.* (2013) la ontogenia y

diferenciación de tejidos en la pelvis y la extremidad posterior. Recientemente, Fabrezi *et al.* (2014) plantearon la necesidad de establecer un esquema de cómo se integran las trayectorias ontogenéticas de los distintos componentes del sistema locomotor durante el desarrollo larval y post-larval, destacando que el registro fósil, al igual que la ontogenia, sugiere que la locomoción en los anuros adultos se originó por los cambios en los apéndices pares, las cinturas y su subsecuente integración con el esqueleto axial (Fabrezi *et al.*, 2014).

Si bien la ausencia de datos ontogenéticos puede haber primado al considerar que los cambios

estructurales asociados a la locomoción ocurrieron próximo-distalmente, resulta más difícil de explicar el hecho de que se haya subestimado el rol que cumple la morfología de las extremidades, en especial la de las extremidades posteriores. Como fue detallado anteriormente, una particularidad de las extremidades posteriores en los anuros es el alargamiento de los tarsales proximales, elementos típicamente nodulares en otros anfibios y amniotas, que en anuros se asemejan a los huesos del zeugopodio (tibia y fíbula) (Blanco *et al.*, 1998). Cabe destacar que la presencia de elementos tarsales moderadamente alargados se evidencia tempranamente en anfibios Temnospondyli como *Doleserpeton* del Pérmico Inferior. Otro dato relevante que refuerza la importancia del alargamiento de los elementos tarsales es que ello ocurre también en primates prosimios como gálagos y tarsios, ambos grupos con capacidades saltatorias (Handrigan y Wassersug, 2007). Esto indica que al enfatizar en las especializaciones del esqueleto axial y la cintura pélvica se dejó de lado una línea de evidencia que puede poner a prueba las hipótesis tradicionalmente aceptadas, ya que los miembros posteriores son funcionales antes de la formación de las articulaciones sacro-ilíaca, sacro-urostílica, e incluso previamente a la diferenciación de los músculos del tronco (Fig. 6). Es decir, los anuros adultos logran una locomoción tetrápoda antes de que el complejo formado por la pelvis, el sacro y el urostilo, con los miembros posteriores actúen como una unidad (Fabrezi *et al.*, 2014).

Se plantea así la necesidad de estudiar la ontogenia del aparato locomotor de manera completa y ordenada, para definir cuándo y cómo desaparecen las estructuras responsables de la locomoción larval y aparecen las de la locomoción tetrápoda. A partir de un esquema de trabajo que contemple el desarrollo ontogenético de todo el sistema, será necesario revisar el concepto de locomoción en los anuros y separarlo de otras capacidades específicas de la locomoción (como cavar, planear, agarrar o trepar) y de interpretar los mecanismos causales asociados a la locomoción en general (nuevo hábitat) y a especializaciones (arborialidad y prensilidad). También, sobre la base de un re-análisis del registro fósil se podría replantear en qué medida la ontogenia reconstruye la filogenia del aparato locomotor.

Consideraciones finales

A fines del siglo pasado los avances en el desarrollo de nuevas metodologías, técnicas y herramientas

de trabajo en las Ciencias Biológicas permitieron analizar niveles de organización más elementales, principalmente a nivel celular y molecular, hecho que relegó los estudios de los organismos a un segundo plano, sugiriendo que los mismos parecían haber agotado sus posibilidades de aportar información relevante, significativa e interesante (Wake, 2012).

La Morfología ha sido fuente de cuantiosa información para interpretar el origen de los organismos y los linajes y aspectos de su diversificación, filogenia y evolución (Wake, 1992). Los estudios en Morfología no se limitan a la descripción de órganos, sistemas de órganos y organismos, sino que su enriquecimiento como disciplina científica en el tiempo proporcionó las bases en torno a las cuales se desarrollaron conceptos centrales de la Biología del Desarrollo (heterocronía, heterotopía) y la Biología Evolutiva (homología, novedad morfológica, atavismo) que permitieron interpretar no solo la evolución de la forma sino también de aquellos procesos involucrados en ésta que hoy se reconocen en la Evo-Devo. Desde hace más de una década el surgimiento de la Evo-Devo, como un nuevo programa de investigación que intenta proporcionar una visión más comprensiva de los fenotipos analizando las relaciones entre el desarrollo y la evolución, puso en evidencia la necesidad de recuperar los estudios de Morfología tanto en sus enfoques tradicionales como utilizando nuevas herramientas (Jablonka y Lamb 2005; Müller, 2007). La Evo-Devo, con sus enfoques multidisciplinarios le ha devuelto a los estudios de Morfología la importancia que siempre han tenido para describir e interpretar la evolución de los organismos. Paralelamente, el desarrollo de nuevas técnicas digitales de procesamiento de imágenes ha permitido profundizar en estudios de Morfología para casos en los que las técnicas habituales no se podrían aplicar por diversas razones (técnicas invasivas, destrucción de los registros, etc.).

Este pantallazo sobre las problemáticas que surgen al estudiar la Morfología de un grupo pone de manifiesto que aún hay mucho por hacer; que es necesario estudiar la bibliografía, re-analizarla bajo una mirada conceptual y teórica actualizada y recuperar la riqueza del estudio de la variación en un contexto comparado en donde las inferencias evolutivas también puedan surgir del estudio de organismos no-modelos (Fabrezi *et al.*, 2014). Resaltamos en este punto la necesidad de incrementar la rigurosidad al momento de realizar nuestras tareas tanto desde el punto de vista teórico (definiciones

claras y precisas, definir el marco conceptual en el que vamos a trabajar) como práctico, por ejemplo hay que ser más explícitos en la elaboración y descripción de los materiales y técnicas usadas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Dra. Virginia Abdala, al Dr. Helio Da Silva y al Editor Asociado por sus enriquecedores comentarios y sugerencias. 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

- Allen, B.M. 1918. The results of thyroid removal in the larvae of *Rana pipiens*. *Journal Experimental Zoology* 26: 499-519.
- Baez, A.M. & Basso, N. 1996. The earliest known frogs of the Jurassic of South America: Review and cladistic appraisal of their relationship. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A (Geologie/Palaontologie)* 30: 131-158.
- Baez, A.M. & Nicoli, L. 2008. A new species of *Notobatrachus* (Amphibia, Salientia) from the Middle Jurassic of Northwestern Patagonia. *Journal of Paleontology* 82: 372-376.
- Blanco M.J.; Misof, B.Y. & Wagner, G.P. 1998. Heterochronic differences of Hoxa-11 expression in *Xenopus* fore- and hind limb development: Evidence for lower limb identity of the anuran ankle bones. *Development Genes and Evolution* 208: 175-187.
- Boas, J.E.V. 1896. Ueber Neotenie: 1-20. *En: Carl Gegenbaur* (ed.), *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag*, vol. 2. Leipzig, W. Engelmann.
- Bokermann, W.C.A. 1974. Observações sobre desenvolvimento precoce em *Sphaenorhynchus bromelicola* Bok 1966 (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 34: 35-41.
- Brown, D.D. & Cai, L. 2007. Amphibian metamorphosis. *Developmental Biology* 306: 20-33.
- Buchholz, D.R. & Hayes, T. 2005. Variation in thyroid hormone action and tissue content underlies species differences in the timing of metamorphosis in desert frogs. *Evolution and Development* 5: 458-467.
- Chou, W. & Lin, J. 1997. Tadpoles of Taiwan. Special Publication Number 7. National Museum of Natural Science, Taiwan.
- Coombs, S.; Görner, P. & Münz, H. 1989. The mechanosensory lateral line. *Neurobiology and Evolution*. Springer, New York.
- Deans, A.R.; Yoder, M.J. & Balhoff, J.P. 2012. Time to change how we describe biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 78-84.
- de Beer, G.R. 1940. *Embryos and Ancestors*. Oxford University Press.
- Degitz, S.J.; Holcombe, G.W.; Flynn, K.M.; Kosian, P.A.; Korte, J.J. & Tietge, J.E. 2005. Progress towards development of an amphibian-based thyroid screening assay using *Xenopus laevis*. Organismal and thyroidal responses to the model compounds 6-propylthiouracil, methimazole, and thyroxine. *Toxicological Sciences* 87: 353-364.
- Denver, R.J. 1998. Hormonal correlates of environmentally induced metamorphosis in the Western spadefoot toad, *Scaphiopus hammondi*. *General and Comparative Endocrinology* 110: 326-336.
- Denver, R.J. 2013. Neuroendocrinology of amphibian metamorphosis. Current topics in developmental biology: 195-227. *En: Yun-Bo, Shi.* (ed.), *Animal Metamorphosis*. Academic Press, San Diego, USA.
- Dijkgraaf, S. 1962. The functioning and significance of the lateral-line organs. *Biological Reviews* 38: 51-105.
- Dodd, M.H.I. & Dodd, J.M. 1976. The biology of metamorphosis: 467-599. *En: Lofts, B.*, (ed.), *Physiology of Amphibia*. Academic Press, New York.
- Dumeril, A. 1866. Observations sur la reproduction, dans la Ménagerie des Reptiles du Muséum d'histoire naturelle, des Axolotls, batraciens urodèles à branchies extérieures, du Mexique, sur leur développement et sur leur métamorphoses. *Nouvelles archives du Muséum d' Histoire Naturelle* 2: 265-292.
- Dünker, N.M.; Wake, H. & Olson, W.M. 2000. Embryonic and larval development in the caecilian *Ichthyophis kohtaoensis* (Amphibia, Gymnophiona): A staging table. *Journal of Morphology* 243: 3-34.
- Emerson, S. 1979. The ilio-sacral articulation in frogs: form and function. *Biological Journal of the Linnean Society* 11: 153-168.
- Emerson, S. 1982. Frog postcranial morphology: identification of a functional complex. *Copeia* 1982: 603-613.
- Emerson, S. & de Jongh, H.J. 1980. Muscle activity at the ilio-sacral articulation of frogs. *Journal of Morphology* 166: 129-144.
- Evans, S.E. & Borsuk-Bialynicka, M. 1998. A stem-group frog from the early Triassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 43: 573-580.
- Estes, R. & Reig, O.A. 1973. The early fossil record of frogs: A review of the evidence: 11-63. *En: Vial, J.L.* (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press, Columbia.
- Etkin, W. 1936. The phenomena of the anuran metamorphosis. III. The development of the thyroid gland. *Journal of Morphology* 59: 68-89.
- 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. & 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.
- Fabrezi, M. & Goldberg, J. 2009. Heterochrony during skeletal development of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae) and the early offset of skeleton development and growth. *Journal of Morphology* 270: 205-220.
- Fabrezi, M. & Lobo, F. 2009. Hyoid skeleton, its related muscles and morphological novelties in the frog *Lepidobatrachus* (Anura, Ceratophryidae). *The Anatomical Record* 292:

- 1700-1712.
- Fabrezi, M. & Cruz, J.C. 2014. Ontogeny of the thyroid glands during larval development of South American horned frogs (Anura, Ceratophryidae). *Evolutionary Biology* doi: 10.1007/s11692-014-9292-5.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S. & Goldberg, J. 2009. The giant tadpole and the delayed metamorphosis of *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 43: 228-243.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.I. & Goldberg, J. 2010. The ontogeny of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae): Heterochrony and the effects of larval development in the postmetamorphic life. *Journal of Morphology* 271: 496-510.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.; Goldberg, J. & De Sá, R. 2012. The Development of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae: Gastrophryninae). *Journal of Herpetology* 3: 363-380.
- Fabrezi, M.; Manzano, A.S.; Abdala, V. & Lobo, F. 2014. Anuran locomotion: ontogeny and morphological variation of a distinctive set of muscles. *Evolutionary Biology* 41: 308-326.
- Fink, W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 8: 254-264.
- Fox, H. 1966. Thyroid growth and its relationship to metamorphosis in *Rana temporaria*. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 16: 487-496.
- Fritzsich, B. 1989. Diversity and Regression in the Amphibian Lateral Line and Electrosensory System: 99-114. *En: Coombs, S.; Görner, P. & Münz, H. (eds.), The Mechanosensory Lateral Line*. Springer, New York.
- Fritzsich, B. & Wake, M. 1986. The distribution of ampullary organs in Gymnophiona. *Journal of Herpetology* 20: 90-93.
- Fritzsich, B.; Nikundiwe, A.M. & Will, U. 1984. Projection patterns of lateral-line afferents in anurans: a comparative HRP study. *Journal of Comparative Neurology* 229: 451-469.
- Fritzsich, B.; Drewes, R. & Ruibal, R. 1987. The retention of the lateral-line nucleus in adult anurans. *Copeia* 1987: 127-155.
- Gans, C. & Parsons, T.S. 1966. On the origin of the jumping mechanism in frogs. *Evolution* 20: 92-99.
- Goater, C.P. 1994. Growth and Survival of postmetamorphic toads—interactions among larval history, density, and parasitism. *Ecology* 75: 2264-2274.
- Godfrey, L.R. & Sutherland, M.R. 1995. Flawed inference: why size based tests of heterochronic processes do not work. *Journal of Theoretical Biology* 172: 43-61.
- Goldberg, F.J. & Fabrezi, M. 2008. Development and variation of the anuran webbed feet (Amphibia, Anura). *Zoological Journal of the Linnean Society* 152: 39-58.
- Gomez-Mestre, I.; Kulkarni, S. & Buchholz, D.R. 2013. Mechanism and consequences of developmental acceleration in tadpoles responding to pond drying. *Plos ONE* 8: e84266. doi: 10.1371/journal.pone.0084266.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Grim, C.; Wolfe, M.; Braundbeck, T.; Iguchi, T.; Ohta, Y.; Tooi, O.; Touart, L.; Wolf, C. & Tietge, J. 2009. Thyroid histopathology assessments for the amphibian metamorphosis assay to detect thyroid-active substances. *Toxicology and Pathology* 37: 415-424.
- Gudernatsch, J.F. 1912. Feeding experiments on tadpoles. I. The influence of specific organs given as food on growth and differentiation. A contribution to the knowledge of organs with internal secretion. *Wilhelm Roux Arch Entwicklungsmech Organ* 35: 457-483.
- Hall, J.A.; Larsen, J.H. & Fitzner, R.E. 2002. Morphology of the prometamorphic larva of the spadefoot, *Scaphiopus intermontanus*, (Anura: Pelobatidae), with emphasis on the lateral line system and mouthparts. *Journal of Morphology* 252: 114-130.
- Handrigan, G.R. & Wassersug, R.J. 2007. The anuran Bauplan: a review of the adaptive, developmental, and genetic underpinnings of frog and tadpole morphology. *Biological Reviews* 82: 1-25.
- Hanken, J. & Summers, C.H. 1988. Skull development during anuran metamorphosis: III. Role of thyroid hormone in chondrogenesis. *Journal of Experimental Zoology* 246: 156-170.
- Hanken, J.; Summers, C.H. & Hall, B.K. 1989. Morphological integration in the cranium during anuran metamorphosis. *Experientia* 45: 872-875.
- Hayes, T.B. 1997. Hormonal mechanisms as potential constraints on evolution: examples from the Anura. *American Zoologist* 37: 482-490.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hollar, A.R.; Choi, J.; Grimm, A.T. & Buchholz, D.R. 2011. Higher thyroid hormone receptor expression correlates with short larval periods in spadefoot toads and increases metamorphic rate. *General & Comparative Endocrinology* 173: 190-198.
- Horner, J.R.; De Ricqlès, A. & Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 115-129.
- Jablonka, E. & Lamb, M.J. 2005. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. The MIT Press, Cambridge.
- Jenkins, F.A. & Shubin, N.H. 1998. *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 495-510.
- Jorgensen, M.E. & Reilly, S.M. 2013. Phylogenetic patterns of skeletal morphometrics and pelvic traits in relation to locomotor mode in frogs. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 929-943.
- Kerney, R.; Wassersug, R. & Hall, B.K. 2009. Skeletal advance and arrest in giant non-metamorphosing african clawed frog tadpoles (*Xenopus laevis*: Daudin). *Journal of Anatomy* 20: 1-12.
- Klingenberg, C.P. & Spence, J.R. 1993. Heterochrony and allometry: lessons from the water strider genus *Limnoporus*. *Evolution* 47: 1834-1853.
- Kollman, J. 1885. Das ueberwintern von europäischen frosch- und tritonlarven und die umwandlung des mexikanischen axolotl. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 7: 387-398.
- Kupferberg, S. 1997. The role of larval diet in anuran metamorphosis. *American Zoologist* 37: 146-159.
- Lannoo, M.J. 1987. Neuromast topography in anuran amphibian. *Journal of Morphology* 191: 115-129.
- Leclair, R. & Laurin, G. 1996. Growth and body size in

- populations of mink frogs *Rana septentrionalis* from two latitudes. *Ecography* 19: 296-304.
- Ledón-Rettig, C.C. & Pfennig, D.W. 2011. Emerging model systems in eco-evo-devo: the environmentally responsive spadefoot toad. *Evolution and Development* 4: 391-400.
- Ledón-Rettig, C.C.; Pfennig, D.W. & Crespi, E.J. 2009. Stress hormones and the fitness consequences associated with the transition to a novel diet in larval amphibians. *Journal of Experimental Biology* 212: 3743-3750.
- Ledón-Rettig, C.C.; Pfennig, D.W. & Crespi, E.J. 2010. Diet and amphibians: implications for the evolution of novel feeding strategies. *Evolution and Development* 10: 316-325.
- Leuckart, S. 1821. Einiges über die fischartigen Amphibien. *Isis* 8: 249-265.
- Lutz, G.J. & Rome, L.C. 1994. Built for jumping the design of the frog muscular system. *Science* 263: 370-372.
- Maglia, A.M.; Leopold, J.L.; Pugener, L.A. & Gauch, S. 2007. An anatomical ontology for amphibians. *Pacific Symposium on Biocomputing* 12: 367-378.
- Maisano, J.A. 2002. Terminal fusions of skeletal elements as indicators of maturity in squamates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 268-275.
- Manzano, A.; Abdala, V.; Ponssa, M.L. & Soliz, M. 2013. Ontogeny and tissue differentiation of the pelvic girdle and hind limbs of anurans. *Acta Zoologica* 94: 420-436.
- McCaffery, R.M. & Maxell, B.A. 2010. Decreased winter severity increases viability of a montane frog population. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 107: 8644-8649.
- McKinney, M.L. & MacNamara, K. 1991. Heterochrony: the evolution of ontogeny. Plenum Publishing Corporation. New York.
- Michael, M.I. & Al Adhami, M.A. 1974. The development of the thyroid glands in anuran amphibians of Iraq. *Journal of Zoology* 174: 315-323.
- Miranda, L.A. & Pisanó, A. 1996. Estudio morfométrico sobre el desarrollo y evolución de las glándulas tiroideas durante la metamorfosis de *Bufo arenarum*. *Cuadernos de Herpetología* 10: 47-57.
- Miranda, L.A.; Pisanó, A. & Casco, V. 1996. Ultrastructural study on the thyroid gland of *Bufo arenarum* larvae kept in potassium perchlorate solution. *Biocell* 20: 147-153.
- Mitsui, N.; Fujii, T.; Miyahara, M.; Oka, T.; Kashiwagi, A.; Kashiwagi, K.; Hanada, H.; Urushitani, H.; Santo, N.; Tooi, O. & Iguchi, T. 2006. Development of metamorphosis assay using *Silurana tropicalis* for the detection of thyroid system-disrupting chemicals. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 64: 281-287.
- Müller, G.B. 2007. Six memos for Evo-Devo: 499-524. *En: M. D. Laubichler & Maienschein, J. (eds). From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution. The MIT Press, Cambridge.*
- Needham, A.E. 1964. The growth process in animals. Pitman Press, Londres.
- Newman, R. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience* 42: 671-678.
- Northcutt, R. G. 1989. The phylogenetic distribution and innervation of cranial mechanoreceptive lateral lines: 17-78. *En: Coombs, S.; Görner, P. & Münz, H. (eds.). The Mechanosensory Lateral Line. Springer, New York*
- Northcutt, R.G. 1997. Evolution of gnathostome lateral line ontogenies. *Brain, Behaviour and Evolution* 50: 25-37.
- Opitz, R.; Hartmann, S.; Blank, T.; Braunbeck, T.; Lutz, I. & Kloas, W. 2006. Evaluation of histological and molecular endpoints for enhanced detection of thyroid system disruption in *Xenopus laevis* tadpoles. *Toxicological Sciences* 90: 337-348.
- Orton, G.I. 1953. The systematics of vertebrate larvae. *Systematic Zoology* 2: 63-75.
- Pfennig, D.W. 1992. Proximal and functional causes of polyphenism in an anuran tadpole. *Functional Ecology* 6: 167-174.
- Přikryl, T.; Aerts, P.; Havelková, P.; Herrel, A. & Roček, Z. 2009. Pelvic and thigh musculature in frogs (Anura) and origin of anuran jumping locomotion. *Journal of Anatomy* 1: 100-139.
- Pügener, L.A. & Maglia, A.M. 2009. Developmental evolution of the anuran sacro-urostylic complex. *South American Journal of Herpetology* 4: 193-209.
- Quinzio, S. 2011. Evolución morfológica y desarrollo en anuros: El sistema de la línea lateral y los escudos dorsales en Ceratophryinae (Anura, Ceratophryidae). Tesis Doctoral. Argentina: UNT.
- Quinzio, S. & Fabrezi, M. 2014. The Lateral Line System in Anuran Tadpoles: Neuromast Morphology, Arrangement, and Innervation. *The Anatomical Record* 8: 1508-1522.
- Quinzio, S.; Fabrezi, M. & Faivovich, J. 2006. Redescription of the tadpole of *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Anura, Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 1: 202-209.
- Raff, R.A. & Wray, G.A. 1989. Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 409-434.
- Rage, J.C. & Roček, Z. 1989. Redescription of *Triadobatrachus massinoti*. *Palaeontographica Abt. A* 206: 1-16.
- Reilly, S.M. & Jorgensen, M.E. 2011. The evolution of jumping in frogs: morphological evidence for the basal anuran locomotor condition and the radiation of locomotor systems in crown group anurans. *Journal of Morphology* 272: 149-168.
- Reilly, S.M., Wiley, E.O. & Meinhardt, D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: The distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 119-143.
- Relyea, R.A. 2007. Getting out alive: how predators affect the decision to metamorphose. *Oecologia* 152: 389-400.
- Richtsmeier, J.T. 2003. Growth: 161-169. *En: Hall, B.K. & Olson, W.M. (eds.), Key words & concepts in Evolutionary Developmental Biology. Harvard University Press, Cambridge.*
- Rockova, H. & Roček, Z. 2005. Development of the pelvis and posterior part of the vertebral column in the Anura. *Journal of Anatomy* 206: 17-35.
- Rot-Nikčević, I. & Wassersug, R.J. 2003. Tissue sensitivity to thyroid hormone in a thyroidless *Xenopus laevis* larvae. *Development, Growth & Differentiation* 45: 321-325.
- Rot-Nikčević, I. & Wassersug, R.J. 2004. Arrested development in *Xenopus laevis* tadpoles: How size constrains metamorphosis. *The Journal of Experimental Biology* 207: 2133-2145.
- Ryser, J. 1988. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology. *Journal of Zoology* 216: 673-685.

- Schlosser, G. & Roth, G. 1995. Distribution of cranial and rostral spinal nerves in tadpoles of the frog *Discoglossus pictus* (Dicoglossidae). *Journal of Morphology* 226: 189-212.
- Schlosser, G. & Northcutt, R.G. 2000. Development of neurogenic placodes in *Xenopus laevis*. *Journal of Comparative Neurology* 418: 121-146.
- Shelton, P.M.J. 1970. The lateral line system at metamorphosis in *Xenopus laevis* (Daudin). *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 24: 511-524.
- Shubin, N.H. & Jenkins, F.A. 1995. An Early Jurassic jumping frog. *Letters to Nature* 377: 49-52.
- Sigurdsen, T.; Green, D.M. & Bishop, P.J. 2012. Did *Triadobatrachus* Jump? Morphology and evolution of the anuran forelimb in relation to locomotion in early salientians. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5: 77-89.
- Smirnov, S.V. & Vassilieva, A.B. 2014. Thyroid hormones in the skeletogenesis and accessory sources of endogenous hormones in *Xenopus laevis* (Amphibia; Anura) ontogeny: Experimental evidence. *General Biology* 455: 610-613.
- Streicher, J.W.; Sheehy III, C.M.; Flores-Villela, O. & Campbell, J.A. 2012. Morphological variation in a polychromatic population of Chiricahua leopard frogs (*Lithobates chiricahuensis*) from Durango, Mexico. *Journal of Herpetology* 46: 387-392.
- Vogt, L. 2009. The future role of bio-ontologies for developing a general data standard in biology: chance and challenge for zoo-morphology. *Zoomorphology* 128: 201-217.
- Wake, M.H. 1992. Morphology, the study of form and function, in modern evolutionary biology: 289-346. *En: Futuyma, D. & Antonovics, J. (eds.). Surveys in Evolutionary Biology*, Oxford University Press, New York.
- Wahnschaffe, U.; Bartsch, U. & Fritzsich, B. 1987. Metamorphic changes within the lateral-line system of Anura. *Anatomy and Embryology* 175: 431-442.
- Wake, M.H. 2012. Morphology and herpetology: how and why they interact. *Journal of Herpetology* 3: 279-296.
- Wassersug, R.J. & Sperry, D.G. 1977. The relationships of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata*. *Ecology* 58: 830-839.
- Werner, E.E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *The American Naturalist* 128: 319-341.
- Wilbur, H.M. & Collins, J.P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305-1314.
- Will, U. & Fritzsich, B. 1988. The eighth nerve of amphibians: peripheral and central distribution: 159-183. *En: The evolution of the amphibian auditory system*, Fritzsich, B.; Ryan, M.J.; Wilczynski, W.; Hetherington, T.E. & Walkowiak, W. (eds.), Wiley, New York.
- Will, U.; Lukede G. & Görner, P. 1985. The area octavo-lateralis in *Xenopus laevis*. *Cell Tissue Research* 239: 147-161.
- Wright, M.R. 1951. The lateral line system of sense organs. *Quarterly Review of Biology* 26: 264-280.
- Zumbado-Ulate, H.; Bolaños, F.; Willink, B. & Soley-Guardia, F. 2011. Population status and natural history notes on the critically endangered stream dwelling frog *Craugastor ranoides* (Craugastoridae) in a Costa Rican tropical dry forest. *Herpetological Conservation and Biology* 6: 455-464.

Herpetofauna de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, Bella Vista, Corrientes, Argentina

María del Rosario Ingaramo¹, Federico Marangoni^{2,3}, Rodrigo Cajade^{1,3}

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

²Instituto de Biología Subtropical (IBS – UNaM//CONICET), Félix de Azara 1552, 6to Piso. (3300). Posadas, Misiones, Argentina.

³Fundación Amado Bompland. San Juan 1182. (3400). Corrientes, Argentina.

Los inventarios biológicos han sido considerados como la manera más directa de conocer la diversidad biológica e implican la catalogación de los elementos existentes, en un tiempo dado y en un área geográficamente delimitada (según Roesler y Agostini, 2012, p. 164), representando una herramienta útil para conocer y valorar el patrimonio natural de una región. Una de las fuentes de información utilizada para la elaboración de inventarios biológicos proviene de los relevamientos de fauna, a través de los cuales se obtiene información directa acerca de la riqueza de especies de un determinado lugar. Complementariamente los estudios previos publicados pueden también ser utilizados para confeccionar un inventario de especies (Heyer *et al.*, 1994).

La importancia de contar con inventarios de biodiversidad se ha hecho evidente en las últimas décadas debido al aumento alarmante de la pérdida y disminución de poblaciones y especies (Santos-Barrera *et al.*, 2008). Los anfibios y reptiles no escapan a esta problemática, ya que en los últimos años, ciertas especies y poblaciones de estos vertebrados, están experimentando una disminución a nivel global, debido principalmente a 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).

Existen varios trabajos en donde se ha inventariado la herpetofauna de diferentes sitios de la provincia de Corrientes (Céspedes *et al.*, 1995; Giraudo, 2001; Álvarez *et al.*, 2002; Zaracho *et al.*, 2012; Zaracho *et al.*, 2014), incluso de la ciudad de Bella Vista (Picaglia, 1887), sin embargo la fauna de anfibios y reptiles del Toropí, es prácticamente desconocida.

El área del Toropí representa una de las zonas más estudiadas respecto a la megafauna paleontológica (Zurita y Lutz, 2002; Erra *et al.*, 2013). Dada su importancia, el Municipio de Bella Vista, en conjunto con el Instituto de Cultura de la Provincia de Corrientes y la Universidad Nacional del Nordeste, se encuentran trabajando en el desarrollo de una Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (RPAT), con el objetivo de conservar el yacimiento paleontológico, la biodiversidad y riqueza de ambientes naturales actuales (Ordenanza municipal N° 651/07 de la municipalidad de Bella Vista, Corrientes). Además, mediante la sanción de la ley provincial 6165/12, el área del Arroyo Toropí fue declarada "Patrimonio Paleontológico de la provincia de Corrientes".

No existen estudios previos sobre la biodiversidad de la RPAT, es por ello que el presente trabajo tuvo como objetivo elaborar un inventario de las especies de anfibios y reptiles de la RPAT, con el fin de contribuir al conocimiento de la herpetofauna, determinar los ambientes de mayor riqueza de especies y generar información de base que pueda ser utilizada en futuros planes de manejo y conservación de la reserva.

La RPAT situada a unos 10 kilómetros al sur de la ciudad de Bella Vista, Corrientes, posee una superficie 554 ha (Fig. 1). La reserva está incluida en el distrito Oriental de la provincia fitogeográfica del Chaco Húmedo y está compuesta principalmente por pastizales heterogéneos con prados anegados y pequeños fragmentos de sabana arbustiva (Carnovali, 1994). Presenta numerosos cuerpos de agua temporales y semi-permanentes producto de las precipitaciones, como así también de carácter permanente en forma de grandes madrejones producto del régimen hidrológico que presenta el río Paraná. El clima varía de subtropical húmedo a sub-húmedo,

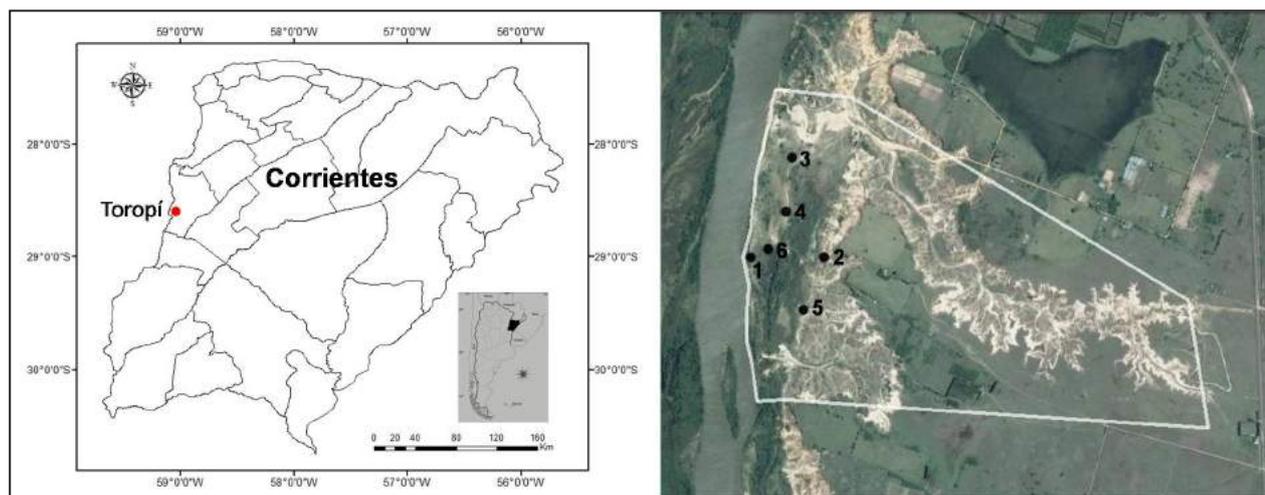


Figura 1. Localización relativa de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (Corrientes, Argentina), sus límites marcados con líneas blancas, y los sitios de muestreo seleccionados. S1 (Laguna permanente): 28°35'33.80"S 59° 3'49.20"O, S2 (Barranca): 28°35'30.60"S 59° 3'31.50"O, S3 (Laguna semipermanente): 28°35'11.70"S 59° 3'39.80"O, S4 (Laguna semipermanente): 28°35'23.10"S 59° 3'40.90"O, S5 (Lomada arenosa): 28°35'44.00"S 59° 3'36.20"O, S6 (Madrejón): 28°35'31.20"S 59° 3'45.10"O.

con una temperatura media anual de 20°C. La temperatura media en el mes de julio varía entre 16°C y 13°C, y la media en el mes de enero entre los 27°C y 26°C, con máximas absolutas que superan a los 40°C. Las precipitaciones anuales superan a los 1100 mm (Carnevali, 1994).

Para la selección del área de estudio dentro de la superficie total de la RPAT, se realizaron dos viajes previos al inicio de las campañas de muestreo, con el fin de estimar con observaciones directas en terreno los ambientes más representativos de la RPAT y determinar un sitio de muestreo en cada uno de ellos. Complementariamente a éste criterio, se priorizó que los sitios de muestreos a seleccionar estén incluidos en el área proyectada, por las autoridades municipales y provinciales, para el establecimiento del centro de interpretación, la estación experimental y los paseos turísticos guiados. Así, el área de estudio se circunscribió a un área de aproximadamente 45 ha, la cual representa el 8% del área total de la RPAT. Ésta se ubica en la planicie de inundación del río Paraná, comprendida entre la zona de barrancas del Toropí y el margen izquierdo del Río Paraná (Figs. 1 y 2). El área seleccionada incluye los cuatro ambientes más representativos de la RPAT, estos son: Pastizales heterogéneos con prados anegados y pequeños fragmentos de sabana arbustiva (PH), bosques que acompañan la planicie de inundación del río (BI), Barrancas (BA) y Lomadas Arenosas (LA) (Fig. 2). Allí se determinó al menos un sitio de muestreo por cada uno de los ambientes más representativos, los cuales fueron: una laguna permanente y dos

lagunas temporarias dentro del ambiente PH, un madrejón dentro del BI, una lomada arenosa y un sitio ubicado en las barrancas (ver coordenadas en Fig. 1). Cabe mencionar que tanto para las lomadas arenosas como para las barrancas, las coordenadas indican un punto de referencia donde se iniciaba el muestreo, lo cual no indica un punto estático, sino que en las lomadas arenosas y barrancas, se realizaban búsquedas activas tanto desde su base ascendiendo por las laderas, como así también con desplazamientos laterales que podrían cubrir varios metros de extensión (aprox. 100 a 200 m) a lo largo de las barrancas.

Para el relevamiento de la herpetofauna, se llevaron a cabo 8 viajes de campaña (2 por cada estación del año) de diciembre del 2011 a noviembre de 2012, teniendo cada viaje una duración de 2 días. En cada uno de los sitios se aplicaron las técnicas de Inventario Completo de Especies y Relevamiento por Encuentro Visual (VES) (Heyer *et al.*, 1994). En particular para los anfibios, se realizaron relevamientos de lugares de reproducción en los cuales se registraron durante 15 minutos todas las especies vistas u oídas. El esfuerzo de muestreo fue de 8 horas hombre/día (4 horas en el día 09:00-13:00 y 4 horas en la noche 20:00-24:00).

Ejemplares de referencia de cada especie fueron colectados en la mayoría de los casos. Estos 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, 2013). Posteriormente, fueron fijados



Figura 2. Ambientes presentes en la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí (Corrientes, Argentina). Pastizales heterogéneos con prados anegados y pequeños fragmentos de sabana arbustiva (PH), bosques que acompañan la planicie de inundación del río (BI), barranca (BA) y lomada arenosa (LA).

con formol al 10%, conservados en alcohol al 70% y depositados en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes (UN-NEC) (Apéndice I). Registros fotográficos fueron realizados en aquellos casos que la colecta de los especímenes no fue posible. Cabe mencionar que en algunos casos la presencia de una especie dada se registró por el avistaje, sin ser exitosa su captura o fotografiado, o simplemente por oír su canto sin ser vista (ver Tabla 1).

Una vez obtenido los datos se construyó una matriz de presencia y ausencia de especies por ambientes. Se calculó la riqueza específica total, por grupo taxonómico y por cada uno de los ambientes estudiados. Para medir la completitud del inventario, se calculó el estimador de riqueza no paramétrico Jackknife1 (Krebs, 1989; Palmer, 1990), debido a que este no asume homogeneidad ambiental en la muestra. 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 realizaron con el software de acceso libre EstimateS Versión 9.0.0 (Colwell, 2013). Considerando que los valores de completitud obtenidos fueron cercanos a los valores recomendados (mayores o iguales al 80%) para la realización de comparaciones válidas entre inventarios o hábitats (Pineda y Halffter, 2004; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2008) se calculó el índice de

complementariedad (Colwell y Coddington, 1994) entre la RPAT, la Reserva Natural del Iberá, la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande y el Parque Nacional Mburucuyá, ubicadas todas ellas en la provincia de Corrientes. El valor de este índice, expresado como un porcentaje, varía desde 0% para la composición de especies idénticas a 100% cuando la composición de especies es completamente diferente.

Se registraron en total 35 especies de herpetozoos representadas por 24 especies de anfibios y 11 de reptiles. Esta lista constituye el primer registro formal de este grupo de vertebrados para la RPAT y representa el 22% de la herpetofauna citada para la provincia de Corrientes (Abdala *et al.*, 2012; Giraudo *et al.*, 2012; Prado *et al.*, 2012; Vaira *et al.*, 2012; Zaracho *et al.*, 2012).

Entre los anfibios, la familia Hylidae fue la más representada con 10 especies, seguida por Leptodactylidae con 9 especies, Bufonidae con 2 especies, mientras que las familias Microhylidae y Odontophrynidae presentaron una sola especie cada una (Tabla 1). Céspedes *et al.* (1995) para la provincia de Corrientes y Lescano *et al.* (2013) para la provincia de Misiones, obtuvieron resultados similares al observar que la familia Hylidae fue la familia más representada

Entre los reptiles se registró una sola especie de tortuga, de la familia Chelidae, 3 familias de saurios, de las cuales Teiidae fue la mejor representada con

Tabla 1. Lista de especies de anfibios y reptiles del Toropí (Corrientes, Argentina). Ambientes: Pastizales heterogéneos con prados anegados y pequeños fragmentos de sabana arbustiva (PH), bosques que acompañan la planicie de inundación del río (BI), Barrancas (BA) y Lomadas Arenosas (LA). Sitios de muestreo: lagunas temporarias (LT), laguna permanente (LP), madrejón (M), barranca (BA) y lomada arenosa (LA). * posee ejemplar de referencia. + registro fotográfico/solo avistaje.

Clase/Orden/ Familia	Especies	Ambientes/Sitios de Muestreo				
		PH		BI	BA	LA
		LP	LT	M	BA	LA
AMPHIBIA						
ANURA						
Bufonidae	<i>Rhinella schneideri</i> *	—	●	—	—	—
	<i>Rhinella fernandezae</i> *	—	●	—	—	—
Odontophrynidae	<i>Odontophrynus americanus</i> *	—	●	—	—	—
Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i> *	●	●	●	—	—
	<i>Dendropsophus sanborni</i> +	●	●	●	—	—
	<i>Hypsiboas pulchellus</i> +	●	—	—	—	—
	<i>Hypsiboas punctatus rubrolineatus</i> *	—	—	●	—	—
	<i>Hypsiboas raniceps</i> *	●	●	—	—	—
	<i>Pseudis limellus</i> *	●	●	—	—	—
	<i>Pseudis platensis</i> *	●	—	—	—	—
	<i>Scinax acuminatus</i> *	—	●	—	—	—
	<i>Scinax nasicus</i> *	●	●	—	—	—
	<i>Scinax squalirostris</i> *	—	●	—	—	—
	<i>Phyllomedusa azurea</i> +	—	●	●	—	—
Leptodactylidae	<i>Leptodactylus elenae</i> *	—	—	—	—	●
	<i>Leptodactylus mystacinus</i> *	—	—	—	—	●
	<i>Leptodactylus chaquensis</i> *	—	●	—	—	—
	<i>Leptodactylus latinasus</i> *	●	●	—	—	—
	<i>Leptodactylus latrans</i> +	—	●	—	—	—
	<i>Leptodactylus podicipinus</i> +	—	●	—	—	—
	<i>Physalaemus albonotatus</i> +	—	●	—	—	—
	<i>Physalaemus santafecinus</i> *	—	●	—	—	—
	<i>Pseudopaludicola falcipes</i> *	—	●	—	—	—
Microhylidae	<i>Elachistocleis bicolor</i> *	—	●	—	—	—
REPTILIA						
SQUAMATA						
SAURIA						
Teiidae	<i>Cnemidophorus ocellifer</i> *	—	—	—	—	●
	<i>Teiurus ocellatus</i> *	—	—	—	—	●
	<i>Tupinambis merianae</i> +	—	—	—	●	—
Tropiduridae	<i>Tropidurus torquatus</i> *	—	—	—	●	—
Phyllodactylidae	<i>Homonota fasciata</i> *	—	—	—	●	—
SERPENTES						
Colubridae	<i>Erythrolamprus almadensis</i> +	—	—	—	●	—
	<i>Erythrolamprus poecilogyrus</i> *	—	—	—	●	—
	<i>Oxyrhopus rhombifer rhombifer</i> +	—	—	—	●	—
	<i>Mastigodryas bifossatus bifossatus</i> +	—	—	—	●	—
TESTUDINES						
Chelidae	<i>Phrynops hilarii</i> +	—	—	●	—	—

CROCODYLIA						
Alligatoridae	<i>Caiman latirostris</i> +	●	—	—	—	—
TOTAL Anfibios		8	19	4	0	2
TOTAL Reptiles		0	0	1	7	2
TOTAL		9	19	5	7	4

3 especies, seguida por las familias Tropiduridae y Phyllodactylidae con 1 especie cada una. Entre las serpientes se registraron 4 especies pertenecientes a la familia Colubridae, y finalmente una especie de cocodrilo de la familia Alligatoridae (Tabla 1).

Esta lista de reptiles incluye a la especie de lagartija *Homonota fasciata*, la cual fue citada recientemente para la provincia de Corrientes por Etchepare *et al.* (2011), basándose en 5 ejemplares colectados en las barrancas del Toropí. A pesar de que esta especie fue categorizada como No Amenazada (Abdala *et al.*, 2012), y ser de amplia distribución en otras provincias de Argentina, la población de esta especie en el Toropí representa la única conocida para la provincia de Corrientes, aunque también es probable que existan poblaciones a lo largo de toda la formación que se extienden hacia el norte y sur del Toropí. Por el momento la población de *H. fasciata* en la RPAT estaría protegida debido a que dicha reserva posee un marco legal de referencia para su protección (Ordenanza municipal N° 651/07 de la municipalidad de Bella Vista, Corrientes), que ampara de la misma manera a toda la biodiversidad del sitio, a través de acciones como la regulación y control de los visitantes a la reserva, y de la colecta de especímenes con fines científicos u otros.

La completitud del inventario para los anfibios fue del 77% y para los reptiles del 64%, mientras que para el total de herpetozoos fue del 74%. Esto evidencia que el aumento del número de muestreos y/o del esfuerzo de los mismos será necesario para obtener una mayor completitud del inventario.

La RPAT presentó un porcentaje de complementariedad del 70% con la Reserva Natural del Iberá, del 65% con la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande y del 62% con el Parque Nacional Mburucuyá. Sugerimos que estos altos porcentajes de complementariedad estarían dados por las diferencias existentes en la riqueza específica de herpetozoos entre las áreas protegidas comparadas con la RPAT (71, 38 y 45 especies más presentes en la Reserva Natural del Iberá, la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande y el Parque Nacional Mburucuyá, respectivamente), y por el hecho de que

34 de las 35 especies registradas en la RPAT están presentes en alguna de las otras áreas protegidas comparadas. Solo *H. fasciata* es exclusiva de la RPAT.

Los pastizales heterogéneos con prados anegados y pequeños fragmentos de sabana arbustiva, dentro del cual se muestreó una laguna permanente y dos lagunas temporarias, fue el ambiente con mayor riqueza específica de anfibios, mientras que la barrancas y la lomadas arenosas fueron los ambientes donde se registró la mayor cantidad de especies de reptiles (Tabla 1). La planificación, aun en desarrollo, de la RPAT deberá contemplar la reducción del impacto que causaran las actividades de senderismo, la construcción de instalaciones y otras medidas de manejos sobre estos ambientes, contribuyendo de este modo con la conservación de la herpetofauna de la reserva.

Agradecimientos

A la Dirección de Recursos Naturales de la Provincia de Corrientes por otorgarnos los permisos de colección correspondientes. A la Municipalidad de la ciudad de Bella Vista en especial a N. Sand y G. Oviedo por brindarnos su apoyo para la realización de este trabajo. A V. H. Zaracho, L. Curi y J. M. Piñeiro por su colaboración en algunos viajes de campaña. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Además se agradece las sugerencias y correcciones realizadas por los dos revisores anónimos del trabajo ya que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

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.; Corbalan, V.; Hernando, A.; Iburgüengoytia, N.R.; Kakoliris, F.; Laspiur, A.; Montero, R.; Morando, M.; Pellegrini, N.; Perez, 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: 215-248.
- 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.

M. del R. Ingaramo *et al.* — Herpetofauna del Toropí

- & Tedesco, M.E. 2002. Atlas de Anfibios y Reptiles de las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa (Argentina). I. Anuros, Cecílicos, Saurios, Anfisbénidos y Serpientes. EUGENE. Corrientes.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes. INTA. Corrientes.
- Carvajal-Cogollo, J.E. & Urbina-Cardona, J.N. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1: 397-416.
- Céspedes, J.A.; Aguirre, R.H. & Álvarez, B.B. 1995. Composición y distribución de la anfibiafauna de la provincia de Corrientes (Argentina). *Facena* 11: 25-49.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from sample. Versión 9. Disponible en <purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 345: 101-118.
- Erra, G.; Osterrieth, M.; Zurita, A.E.; Francia, A. & Carlini, A.A. 2013. Paleoenvironment of the Toropí Formation (Upper Pleistocene), Corrientes province (Mesopotamian region, Argentina): A phytolith approach. *Quaternary International* 287: 73-82.
- Etchepare, E.G.; Ingaramo, M.R.; Falcione, C.; Aguirre, R.H. & Barrios, C.E. 2011. *Homonota fasciata* Duméril y Bibron, 1839 (Reptilia, Squamata, Phyllodactylidae). Primer registro para la provincia de Corrientes (República Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 25: 21-22.
- 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, Déja 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.; 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: 303-326.
- Heyer, W.R.; Donnelly, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayer, L.C. & Foster M.S. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row Publishers. New York.
- Lescano, J.N.; Bonino, M.F. & Akmentins, M.S. 2013. Composición y riqueza de anfibios y sus relaciones con las características de los sitios de reproducción en un sector de la Selva Atlántica de Misiones, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 27: 35-46.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195-1198.
- Picaglia, L. 1887. Contribuzione all'Erpetologia di Bella Vista (República Argentina, Provincia di Corrientes). *Memorie Società Nature Materials Modena* 3: 83-96.
- Pineda, E. & Halffter, G. 2004. Species Diversity and Habitat Fragmentation: Frogs in a Tropical Montane Landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499-508.
- Prado, W.S.; Piña, C.I. & Waller, T. 2012. Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacarés) de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 403-410.
- Roesler, I. & Agostini, M.G. 2012. Inventario de los Vertebrados de la Reserva Natural Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación, Monografía de Aves Argentinas Buenos Aires, Argentina.
- Santos-Barrera, G.; Pacheco, J.; Mendoza-Quijano, F.; Bolaños, F.; Chaves, G.; Daily, G.C.; Ehrlich, P.R. & Ceballos, G. 2008. Diversity, natural history and conservation of amphibians and reptiles from the San Vito Region, southwestern Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56: 755-778.
- Soberon, J.M. & Llorente, J.B. 1993. The use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- 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.
- Urbina-Cardona, J.N. & Reynoso, V.H. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México: 191-207. *En: Halffter, G.; Soberón, J.M.; Koleff, P. & Melic, A. (eds.), Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma, 4th vol. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España.*
- 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.G.; 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: 131-159.
- Zaracho, V.H.; Céspedes, J.A.; Álvarez, B.B. & Lavilla, E.O. 2012. Guía de Campo para la identificación de los anfibios de la provincia de Corrientes (Argentina). Fundación Miguel Lillo. Tucumán.
- Zaracho, V.H.; Ingaramo, M.R.; Semhan, R.V.; Etchepare, E.; Acosta, J.L.; Falcione, A.C. & Álvarez, B. 2014. Herpetofauna de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 28: 153-160.

Apéndice 1

Anura

- Bufonidae: *Rhinella schneideri*: UNNEC 11466, 11467. *Rhinella fernandezae*: UNNEC 12415
- Odontophrynidae: *Odontophrynus americanus*: UNNEC 12416-12418
- Hylidae: *Dendropsophus nanus*: UNNEC 11586-11590, 11594,

11595, 11609. *Hypsiboas punctatus rubrolineatus*: UNNEC 11468-11470, 11596, 11597. *Hypsiboas raniceps*: UNNEC 11593. *Pseudis limellus*: UNNEC 11583, 11584. *Pseudis platensis*: 11579. *Scinax acuminatus*: UNNEC 11471-11473. *Scinax nasicus*: UNNEC 11474, 11475. *Scinax squalirostris*: UNNEC 11606-11608.

Leptodactylidae: *Leptodactylus chaquensis*: UNNEC 11580-11582. *Leptodactylus elenae*: UNNEC 12446. *Leptodactylus latinasus*: UNNEC 11585. *Leptodactylus mystacinus*: UNNEC 11479, 12419. *Physalaemus santafecinus*: UNNEC 11476-11478. *Pseudopaludicola falcipes*: UNNEC 11598, 11599.

Microhylidae: *Elachistocleis bicolor*: UNNEC 12447-12449.

Reptilia, Squamata

Sauria

Teiidae: *Cnemidophorus ocellifer*: UNNEC 11600, 11601. *Teius oculatus*: UNNEC 10947

Tropiduridae: *Tropidurus torquatus*: UNNEC 11602

Phyllodactylidae: *Homonota fasciata*: UNNEC 11212-11216, 11591, 11592, 11603-11605

Serpentes

Colubridae: *Erythrolamprus poecilogyrus*: UNNEC 11241, 11242.

Recibida: 10 Febrero 2014

Revisada: 05 Marzo 2014

Aceptada: 25 Junio 2014

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/>

Un caso de gónada segmentada en renacuajos de *Hypsiboas riojanus* (Anura, Hylidae)

Javier Goldberg

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

En las últimas décadas, numerosos estudios han llamado la atención sobre el potencial de algunos productos químicos para interferir con los sistemas endócrinos de especies silvestres (Nichols *et al.*, 2011). Un aspecto importante de estos efectos ha sido la observación de malformaciones en las gónadas de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos incluidos los humanos, lo que disparó un gran número de publicaciones corroborando o rechazando esta relación (Fitzgerald y Cardona, 1993; Carr *et al.*, 2003; Coady *et al.*, 2004; Hecker *et al.*, 2006; Brown, 2008; Du Preez *et al.*, 2008; Scholz y Klüver, 2009; Nichols *et al.*, 2011; entre otros).

Aun cuando diferentes tipos de malformaciones gonadales han sido descritas en un amplio rango de especies de vertebrados, el desarrollo de las mismas ha sido bien estudiado en anuros (Witschi, 1921; Swingle, 1922; Hayes *et al.*, 2002; Storrs-Mendez y Semlitsch, 2010), y recibió una atención considerable luego de las publicaciones de Tyrone Hayes y colaboradores (principalmente) que vincularon un desarrollo sexual anormal con la exposición a herbicidas de uso común en actividades agrícolas.

En anuros, los primeros reportes sobre malformaciones en gónadas fueron realizados por Spengel en 1876 y a partir de allí numerosos casos, incluyendo diferentes tipos de malformaciones, han sido reportados en renacuajos, juveniles y adultos (Reeder *et al.*, 1998; Hayes *et al.*, 2002; Hayes *et al.*, 2003; Carr *et al.*, 2003; Coady *et al.*, 2004; Jooste *et al.*, 2005; Skelly *et al.*, 2010; Papoulias *et al.*, 2013). Las principales malformaciones descritas en anuros refieren a casos de hermafroditismo, feminización, disgenesia, presencia de ovocitos en testículos y gónadas segmentadas (resumidas en Hecker *et al.*, 2006; Goldberg, 2013; Papoulias *et al.*, 2013).

En esta nota se reporta un caso de gónada segmentada en un renacuajo de *Hypsiboas riojanus* (Anura, Hylidae) en estadio 38 de Gosner (1960) colectado en octubre de 2005 en un arroyo de

montaña sobre la Ruta Provincial 46 (22°13'04"S, 63°54'41"O), Departamento Gral. San Martín, Salta, Argentina. El área corresponde a la ecorregión de Yungas y está representada principalmente por selva pedemontana. El espécimen se fijó en formol 10% y se encuentra depositado en la colección herpetológica del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta con el lote MCN 1151. Las gónadas de otros especímenes en el mismo y en distintos estadios de Gosner (35-43) también fueron observadas a modo de comparación (MCN 1151). Para el análisis histológico, se separaron las gónadas junto con los riñones, se las deshidrató en batería ascendente de alcoholes y posteriormente fueron sumergidas en xilol como aclarante y embebidas en parafina. Se obtuvieron secciones de 5µm y se tiñeron con hematoxilina-eosina (H-E). Se siguió la terminología para malformaciones gonadales en anfibios y peces de Hecker *et al.* (2006) quienes proponen una nomenclatura basada en histología y morfología externa que evita las clasificaciones ambiguas.

Las gónadas se distinguen como dos cordones alargados, blanquecinos que se localizan entre los riñones (Fig. 1A). Estos cordones corresponden a testículos incipientes dado que en esta especie los ovarios aparecen bien desarrollados en el estadio 37 de Gosner (obs. pers.). El cordón derecho corresponde a una gónada masculina normal en estadio 38 mientras que el cordón izquierdo aparece segmentado en subunidades discretas de tejido gonadal separadas por constricciones (Fig. 1A). Histológicamente, ambos testículos en diferenciación presentan espermatogonias junto con células de Sertoli adyacentes y muestran signos de organización en cordones seminíferos rodeados por células mesenquimáticas (Fig. 1B). Las partes o subunidades en las que se encuentra dividida la gónada segmentada aparecen unidas por tejido conjuntivo laxo (Fig. 1B).

El presente reporte representa un nuevo caso

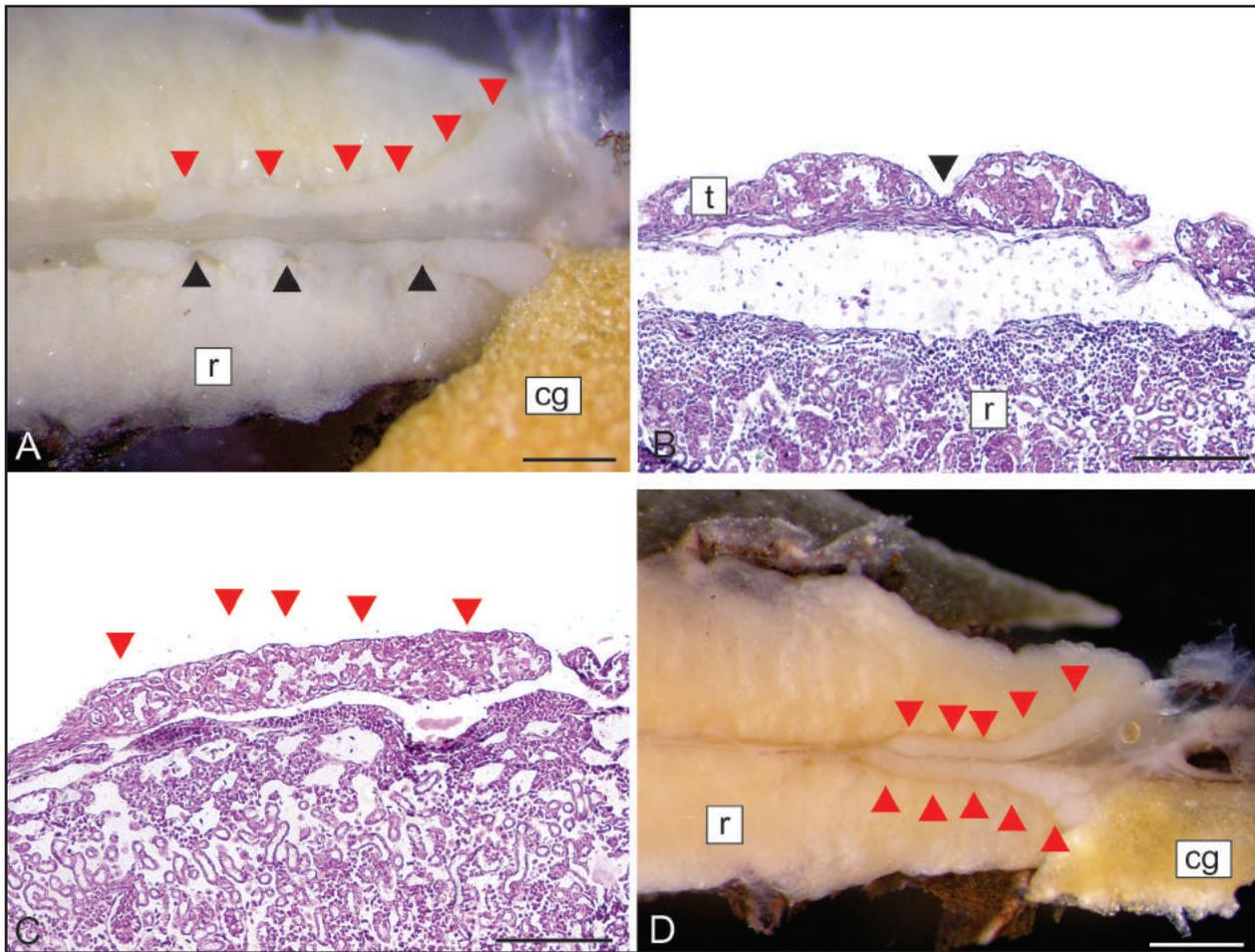


Figura 1. Gónada segmentada en un renacuajo de *Hypsiboas riojanus*. **A.** Morfología externa. Las puntas de flecha negras indican el lugar de las constricciones en el testículo incipiente izquierdo. Las puntas de flecha rojas indican los metámeros en la gónada derecha normal. **B.** Corte histológico longitudinal de la gónada izquierda donde se aprecia la unión de los segmentos gonadales mediante tejido conjuntivo. **C.** Corte histológico longitudinal de la gónada derecha donde se aprecia la configuración metamérica normal. La comparación de la histología de ambas gónadas pone en evidencia las morfología diferentes entre segmentos (B) y metámeros (C). **D.** Gónadas normales en otro renacuajo en estadio 38 de la misma población. Abreviaturas: cg: cuerpos grasos; r: riñón; t: testículo. Escala = 0,5 mm en A y D y 0,2 mm en B y C.

de malformaciones gonadales en anuros de Argentina. Esta anomalía representa un caso de “gónada segmentada” siguiendo la terminología de Hecker *et al.* (2006). Otro término utilizado para describir la misma anomalía es el de “gónadas discontinuas” (Carr *et al.*, 2003; Coady *et al.*, 2004; Jooste *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005). En un trabajo reciente, Haczkiwickz y Ogielska (2013) describen la diferenciación normal de los testículos en tres especies de anuros, haciéndolo extensivo a todo el grupo, y refieren que las gónadas indiferenciadas presentan de 6 a 9 metámeros que permanecen en los testículos hasta estadios avanzados del desarrollo (Fig. 1). Aun cuando la metamería le brinda un aspecto segmentado a la gónada normal, la malformación aquí reportada es morfológicamente diferente. La

comparación entre la gónada izquierda anormal (Fig. 1A, B), segmentada, y la gónada derecha (Fig. 1A, C), que se corresponde con el desarrollo normal descrito por Haczkiwickz y Ogielska (2013), y la comparación con las gónadas normales en un renacuajo de *Hypsiboas riojanus* en el mismo estadio 38 de Gosner (Fig. 1D) evidencia que los segmentos individuales en la gónada anormal se separan por constricciones del primordio gonadal (Fig. 1A, B) y no exhiben continuidad morfológica como en la configuración metamérica (Fig. 1A, C, D).

Los trabajos que reportan la presencia de gónadas segmentadas refieren principalmente a estudios de laboratorio que examinan la respuesta de larvas y/o adultos de *Xenopus laevis* y *Lithobates clamitans* a la exposición al herbicida atrazina (Carr *et al.*, 2003;

Coady *et al.*, 2004; Jooste *et al.*, 2005; Du Preez *et al.*, 2008) o en condiciones naturales (Smith *et al.*, 2005; Murphy *et al.*, 2006) pero sólo el trabajo de Carr y colaboradores (2003) encuentra cierta correlación entre las malformaciones y una alta concentración de herbicida. Por lo tanto, la presencia de esta malformación parecería ser el resultado de casos aislados dentro de una población. La futura observación de un mayor número de renacuajos de la misma población junto con una caracterización del agua del arroyo (que podría encontrarse en la zona de influencia de los yacimientos de gas y petróleo de la zona) donde fue colectado el espécimen permitirán discriminar casos naturales de malformaciones causadas por agentes exógenos.

La mayoría de las descripciones de malformaciones en gónadas refieren a resultados experimentales (y hay una gran discusión sobre el real efecto de los químicos) pero algunos estudios reportan casos en especies silvestres por lo que hay una necesidad de estudios en condiciones ambientales naturales, y que involucren diferentes ambientes, que amplíen el conocimiento sobre la ocurrencia natural de anomalías en anuros y que puedan servir como escenarios de referencia para la evaluación de los posibles efectos de la exposición a compuestos químicos.

Agradecimientos

A Roberto Bernal y Gladys Monasterio de Gonzo por la colecta y donación de los especímenes estudiados. A los dos revisores anónimos por sus aportes y sugerencias. A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el soporte económico a través del PICT Bicentenario 638 y PICT Bicentenario 616.

Literatura citada

- Brown, D. 2008. A case of hermaphroditism in the Ridge Tailed Monitor (*Varanus acanthurus*). *Biawak* 2: 87-88.
- Carr, J.A.; Gentles, A.; Smith, E.E.; Goleman, W.L.; Urquidi, L.J.; Thuett, K.; Kendall, R.J.; Giesy, J.P.; Gross, T.S.; Solomon, K.R. & Van Der Kraak, G. 2003. Response of larval *Xenopus laevis* to atrazine: Assessment of growth, metamorphosis, and gonadal and laryngeal morphology. *Environmental Toxicology and Chemistry* 22: 396-405.
- Coady K.K.; Murphy, M.B.; Villeneuve, D.L.; Hecker, M.; Jones, P.D.; Carr, J.A.; Solomon, K.R.; Smith, E.E.; Van Der Kraak, G.; Kendall, R.J. & Giesy, J.P. 2004. Effects of atrazine on metamorphosis, growth, and gonadal development in the green frog (*Rana clamitans*). *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A* 67: 941-957.
- Du Preez, L.H.; Kunene, N.; Everson, G.J.; Carr, J.A.; Giesy, J.P.; Gross, T.S.; Hosmer, A.J.; Kendall, R.J.; Smith, E.E.; Solomon, K.R. & Van Der Kraak, G. 2008. Reproduction, larval growth, and reproductive development in African clawed frogs (*Xenopus laevis*) exposed to atrazine. *Chemosphere* 71: 546-552.
- Fitzgerald, S.D. & Cardona, C.J. 1993. True hermaphrodites in a flock of Cochin Bantams. *Avian Disease* 37: 912-916.
- Goldberg, J. 2013. A first case of bilateral hermaphroditism in a wild-caught tadpole (*Scinax fuscovarius*). *Herpetological Journal* 23: 167-169.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Haczkievicz, K. & Ogielska, M. 2013. Gonadal sex differentiation in frogs: How testes become shorter than ovaries. *Zoological Science* 30: 125-134.
- Hayes, T.B.; Collins, A.; Lee, M.; Mendoza, M.; Noriega, N.; Stuart, A.A. & Vonk, A. 2002. Hermaphroditic, demasculinized frogs after exposure to the herbicide atrazine at low ecologically relevant doses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 5476-5480.
- Hayes, T.B.; Haston, K.; Tsui, M.; Hoang, A.; Haeffele, C. & Vonk, A. 2003. Atrazine-induced hermaphroditism at 0.1 ppb in American leopard frogs (*Rana pipiens*): laboratory and field evidence. *Environmental Health Perspectives* 111: 568-575.
- Hecker, M.; Murphy, M.B.; Coady, K.K.; Villeneuve, D. L.; Jones, P.D.; Carr, J.A.; Solomon, K.R.; Smith, E.E.; Van Der Kraak, G.J.; Gross, T.; du Preez, L.H.; Kendall, R.J. & J.P. Giesy. 2006. Terminology of gonadal anomalies in fish and amphibians resulting from chemical exposures. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* 187: 103-131.
- Jooste, A.M.; Du Preez, L.H.; Carr, J.A.; Giesy, J.P.; Gross, T.S.; Kendall, R.J.; Smith, E.E.; Van Der Kraak, G.J. & Solomon, K.R. 2005. Gonadal development of larval male *Xenopus laevis* exposed to atrazine in outdoor microcosms. *Environmental Science Technology* 39: 5255-5261.
- Murphy, M.B.; Hecker, M.; Coady, K.K.; Tompsett, A.R.; Jones, P.D.; Du Preez, L.H.; Everson, G.J.; Solomon, K.R.; Carr, J.A.; Smith, E.E.; Kendall, R.J.; Van Der Kraak, G.J. & Giesy, J.P. 2006. Atrazine concentrations, gonadal gross morphology and histology in ranid frogs collected in Michigan agricultural areas. *Aquatic Toxicology* 76: 230-245.
- Nichols, J.W.; Breen, M.; Denver, R.J.; Distefano III, J.J.; Edwards, J.S.; Hoke, R.A.; Volz, D.C.; Zhang, X. 2011. Predicting chemical impacts on vertebrate endocrine systems. *Environmental Toxicology and Chemistry* 30: 39-51.
- Papoulias, D.M.; Schwarz, M.S. & Mena, L. 2013. Gonadal abnormalities in frogs (*Lithobates* spp.) collected from managed wetlands in an agricultural region of Nebraska, USA. *Environmental Pollution* 172: 1-8.
- Reeder, A.L.; Foley, G.L.; Nichols, D.K.; Hansen, L.G.; Wikoff, B.; Faeh, S.; Eisold, J.; Wheeler, M.B.; Warner, R.; Murphy J.E. & Beasley, V.R. 1998. Forms and prevalence of intersexuality and effects of environmental contaminants on sexuality in Cricket Frogs (*Acris crepitans*). *Environmental Health Perspectives* 106: 261-266.
- Scholz, S. & Klüver, N. 2009. Effects of endocrine disrupters on sexual, gonadal development in fish. *Sexual development* 3: 136-151.
- Skelly, D.K.; Bolden, S.R. & Dion, K.B. 2010. Intersex frogs concentrated in suburban and urban landscapes. *EcoHealth*

J. Goldberg — Gónada segmentada en *Hypsiboas riojanus*

- 7: 374-379.
- Smith, E.E.; Du Preez, L.H.; Gentles, A.; Solomon, K.R.; Tandler, B.; Carr, J.A.; Van Der Kraak, G.J.; Kendall, R.J.; Giesy, J.P. & Gross, T. 2005. Assessment of laryngeal muscle and testicular cell types in *Xenopus laevis* (Anura Pipidae) inhabiting maize and non-maize growing areas of South Africa. *African Journal of Herpetology* 54: 69-76.
- Spengel, J.W. 1876. Das urogenitalsystem der amphibien. I. Theil. Der anatomische bau des. Urogenital systems. *Arbeiten aus dem Zoologisch-Zootomischen Institut in Würzburg* 3: 1-114.
- Storrs-Mendez, S.I. & Semlitsch, R.D. 2010. Intersex gonads in frogs: understanding the time course of natural development and role of endocrine disruptors. *Journal of Experimental Zoology* 314B: 57-66.
- Swingle, W.W. 1922. Is there a transformation of sex in frogs? *American Naturalist* 56: 193-210.
- Witschi, E. 1921. Development of gonads and transformation of sex in the frog. *American Naturalist* 55: 529-538.

Recibida: 17 Enero 2014

Revisada: 27 Febrero 2014

Aceptada: 18 Marzo 2014

Editor Asociado: M. F. Vera Candiotti

© 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/>

Primer registro de *Mesocestoides* sp. (Ciclophyllidea: Cestoda) en dos hembras de *Diplolaemus leopardinus* (Werner, 1898)

Noelia E. García¹, Mario R. Ruiz Monachesi², Marcos M. Paz²

¹ Facultad de Ciencias Naturales e I.M.L., Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 251. 4000. Tucumán, Argentina.

² CONICET- Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251. 4000. Tucumán. Argentina.

El parasitismo interno en lagartos, es causado frecuentemente por nematodos, pentastómidos y cestodos (Criscione y Font, 2001; Burseley *et al.* 2010; McAllister *et al.* 2011). Entre los cestodos, los Ciclophyllidea constituyen un grupo que afecta principalmente a reptiles y que se caracterizan por causar enfermedades de importancia veterinaria (Schneller y Pantchev, 2008). En este Orden se encuentra el Género *Mesocestoides* (Vaillant 1863), compuesto por gusanos planos, habitantes del tracto intestinal y ocasionalmente de las cavidades peritoneales. Presenta un ciclo de vida trifásico con formas cirticercoide, tetratiridio y metacestoides (Chervy, 2002). Los hospedadores primarios son artrópodos (Formícidos, coleópteros, ácaros) que ingieren huevos de las heces del hospedador definitivo. El hospedador secundario incorpora los cirticercoides al alimentarse, los cuales se desarrollan en tetratiridios capaces de invadir la cavidad peritoneal del hospedador. El ciclo se completa cuando el parásito alcanza al hospedador definitivo al consumir este, pequeños vertebrados infectados. Es en esta etapa donde se desarrolla finalmente, la forma sexual

adulta. Los hospedadores definitivos son por lo general mamíferos carnívoros (Canidae, Felidae) y marsupiales (Didelphidae) (Richardson y Campo, 2005; Gallas y Fraga da Silveira, 2011), no obstante, también han sido encontrados en lagartos (Criscione y Font, 2001; Martin y Roca, 2004, 2005; Gürelli *et al.*, 2007; Mcallister *et al.*, 2011; Yildirimhan *et al.*, 2011). La ocurrencia de tetratiridios de *Mesocestoides* en iguánidos es más común en América del norte (Conn y Etges 1984; McAllister, 1988; Mcallister *et al.*, 1992; Goldberg *et al.*, 1995; 2003). Por otro lado, se registró la presencia de tetratiridios en *Anolis transversalis* al Norte de Brasil, siendo hasta el momento el único registro existente del género *Mesocestoides* para lagartos de América del Sur (Goldberg *et al.*, 2006; Ávila y Silva, 2010).

En este trabajo se evidencia la presencia de *Mesocestoides* parasitando a *Diplolaemus leopardinus* (Werner, 1898) (Fig. 1B), perteneciente a una población localizada entre Primeros Pinos y Kilca (38° 54' 10.0"S; 70° 44' 18.5"O. 1718 m), Departamento Picunches, Neuquén, Argentina (Fig. 1A). El sitio de colecta corresponde a un ambiente de estepa

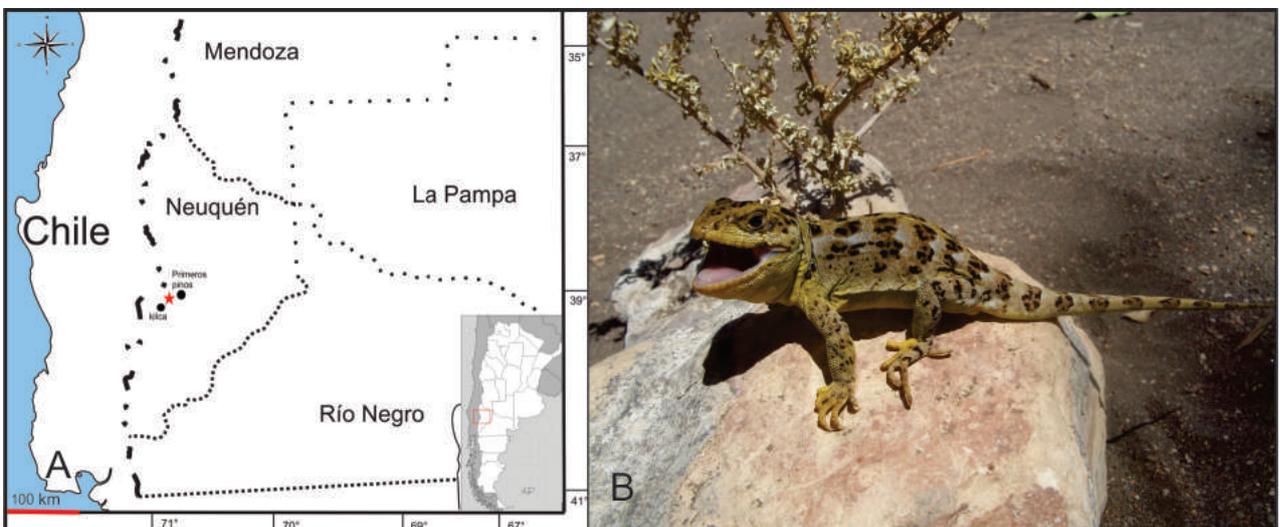


Figura 1. A- Mapa del sitio de muestreo, la estrella roja señala el punto de colecta; B- Ejemplar de *Diplolaemus leopardinus* macho. Foto: M.M. Paz.

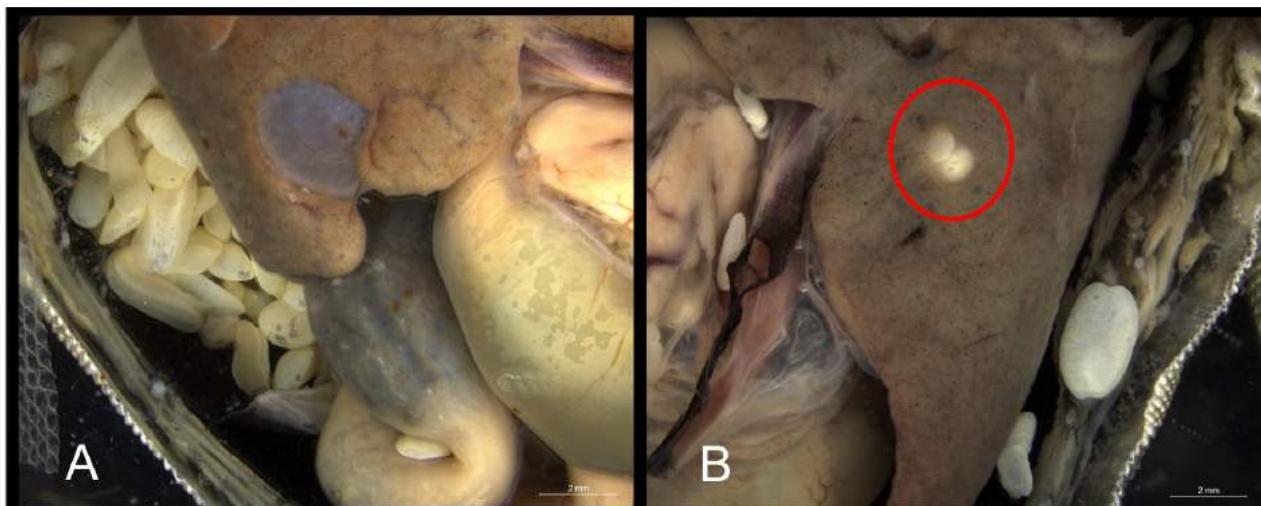


Figura 2. A- Parásitos ubicados dentro de la cavidad celomática; B- El círculo rojo señala un enquistamiento en el hígado (MCN 4867).

patagónica con aparición esporádica de pequeños bosques de Pehuén (*Araucaria araucana*).

Se estudiaron diez individuos de *D. leopardinus* (3 hembras adultas: MCN 4867, MCN 4871, MCN 4875; 2 hembras juveniles: MCN 4870, MCN 4878; 3 machos adultos: MCN 4868, MCN 4872, MCN 4873 y 2 machos juveniles: MCN 4869, MCN 4874) de aspecto externo normal, que fueron capturados manualmente y por búsqueda activa. Se sacrificaron con una inyección de pentotal pericárdica siguiendo el protocolo estándar de fijación establecido para reptiles (Simmon, 1987; Scrocchi y Kretzschmar, 1996). Posteriormente, fueron fijados en formol al 10% y conservados en etanol al 70%. Luego depositados en la Colección Herpetológica del Museo de Ciencias Naturales de Salta (MCN). La detección del parásito se efectuó mediante disección bajo lupa binocular estereoscópica. Para la identificación del parásito se utilizó como referencia los trabajos de Chervy (2002), Goldberg (2006), y Schneller y Pantchev (2008). En todos los ejemplares se exploraron sus órganos internos. Una hembra adulta (MCN 4867) de 78.46 mm de longitud hocico cloaca, y una hembra juvenil (MCN 4870) de 62.19 mm resultaron parasitadas. El análisis de la región abdominal permitió detectar la presencia de más de 450 tetratiridios en una hembra adulta (MCN 4867) y 22 tetratiridios en una hembra juvenil (MCN 4870) alojados en su mayoría dentro de la cavidad peritoneal (Fig. 2A), adosados a las paredes externas de las vísceras, el tejido adiposo que rodea al intestino, algunos libres en el celoma y otros en el hígado formando quistes (Fig. 2B).

En estos ejemplares, se registraron dos tipos morfológicos de *Mesocestoides* (Figs. 3A y 3B). Uno redondeado, acéfalo, de largo y ancho similares,

aplanado dorsoventralmente. La superficie externa del cuerpo presenta surcos transversos completo alternados con surcos incompletos, dispuestos a intervalos regulares; el extremo anterior con una hendidura oral subterminal; la región posterior más ensanchada y un poro excretor (Fig. 3E). El otro tipo morfológico (Fig. 3B) es piriforme, más alargado que el primero pero igualmente acintado; carece de todo signo de segmentación externa, sin embargo, posee una región cefálica evidente, formada por un escólex con cuatro ventosas (Fig. 3D). El extremo posterior es más ensanchado que el anterior, pudiéndose observar el poro excretor en una escotadura posteromedial terminal. Entre estas dos morfologías extremas se encontraron formas de características intermedias (Fig. 3C).

Si bien el registro es único y la ocurrencia en la muestra analizada de *D. leopardinus* es baja (2:8), el mismo constituye el primer registro de tetratiridios de *Mesocestoides* en lagartos de América Austral y en *D. leopardinus* como hospedador.

Agradecimientos

Agradecemos especialmente a F. Lobo, por el préstamo del material de la colección a su cargo; a T. Hibbard, M. Quipildor, S. Valdecantos, por colaborar en la colecta de los ejemplares; a G. Ramallo, por su ayuda en la identificación taxonómica; a J. C. Stazonelli por brindarnos el material bibliográfico, a J. Grosso por su colaboración con las fotografías, y al Editor Asociado y un revisor anónimo por sus sugerencias con respecto al manuscrito. Finalmente a F. Lobo PIP CONICET 0303 por el financiamiento de la campaña de campo y a la Fundación Miguel Lillo por brindar el espacio físico y el laboratorio de trabajo.

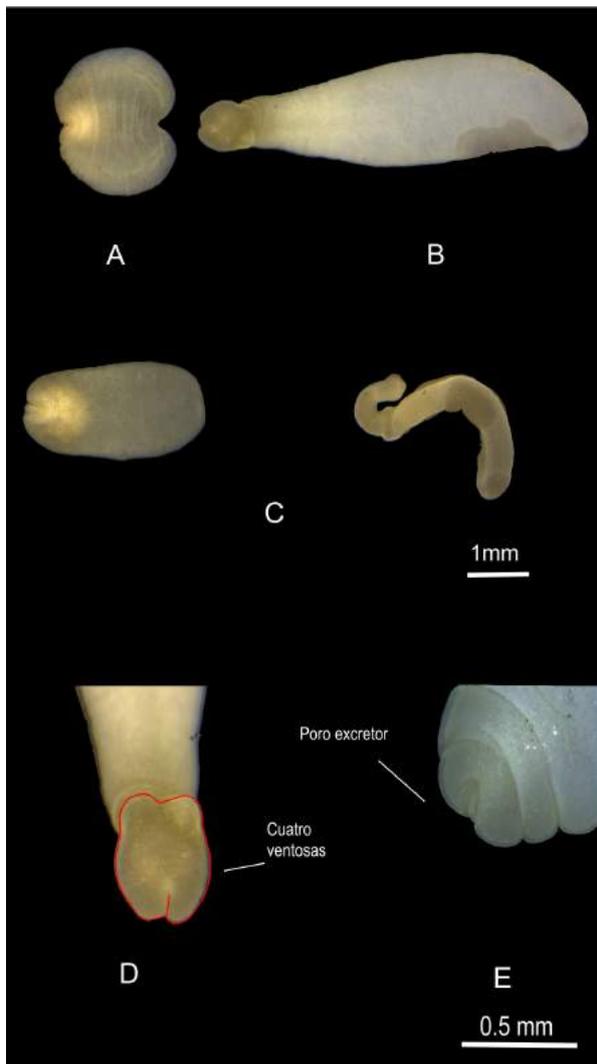


Figura 3. A- Tipo morfológico uno; B- Tipo morfológico dos; C- Tipos intermedios; D- Detalle de las cuatro ventosas y el poro excretor del tetrathyridio.

Literatura citada

- Ávila, R.W. & Silva, R.J. 2010. Checklist of helminths from lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) of South America. *The Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases* 16: 543-572.
- Burse, C.R.; Rocha, C.F.; Menezes V.; Ariani, C.V. & Vrcibradic, D. 2010. New species of *Oochoristica* (Cestoda: Linstowiidae) and other endoparasites of *Trachylepis atlantica* (Sauria: Scincidae) from Fernando de Noronha Island, Brazil. *Zootaxa* 2715: 45-54.
- Chervy, L. 2002. The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology* 52: 1-33.
- Conn, D.B. & Eiges, F.J. 1984. Helminth parasites of *Anolis carolinensis* (Reptilia: Lacertilia) from South eastern Louisiana. *Proceedings of the helminthological Society of Washington* 51: 367-369.
- Criscione, C.D & Font, W.F. 2001. The guest playing host: Colonization of the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*, by helminth parasites in Southeastern Louisiana. *Journal of Parasitology* 87: 1273-1278.

- Gallas, M. & Fraga da Silveira E. 2011. *Mesocestoides* sp. (Eucestoda, Mesocestoididae) parasitizing four species of wild felines in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 20: 168-170.
- Goldberg, S.R.; Bursey, C.R. & McAllister, C.T. 1995. Gastrointestinal helminths of nine species of *Sceloporus* lizards (Phrynosomatidae) from Texas. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 62: 188-196.
- Goldberg, S.R.; Bursey, C.R. & Camarillo Rangel, J.L. 2003. Gastrointestinal helminths of seven species of Sceloporine lizards from Mexico. *The Southwestern Naturalist* 48: 208-217.
- Goldberg, S.R.; Bursey, C.R. & Vitt, L.J. 2006. Parasites of two lizard species, *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae) from Brazil and Ecuador. *Amphibia-Reptilia* 27: 575-579.
- Gürelli, G.; Göçmen, B.; Çetin-Doğan, T. & Alpagut Keskin, N. 2007. First record of *Mesocestoides* spp. Vaillant, 1863 Tetrathyridia (Cestoidea: Cyclophyllidea) in Anatolian lizard, *Anatololacerta danfordi* (Günther, 1876) in Turkey. *North-Western Journal of Zoology* 3: 96-104.
- Martin, J.E. & Roca, V. 2004. Helminth infracommunities of *Gallotia caesaris caesaris* and *Gallotia caesaris gomerae* (Sauria: Lacertidae) from the Canary Islands (Eastern Atlantic). *Journal of Parasitology* 90: 266-270.
- McAllister, C.T. 1988. *Mesocestoides* sp. Tetrathyridia (Cestoidea: Cyclophyllidea) in the Iguanid lizards, *Cophosaurus texanus texanus* and *Sceloporus olivaceus*, from Texas. *Journal of Wildlife Diseases* 24: 160-163.
- McAllister, C.T.; Conn, D.B. & Trauth, S.E. 1992. Tetrathyridia of *Mesocestoides lineatus* (Cestoidea: Cyclophyllidea) in *Sceloporus undulatus hyacinthinus* (Sauria: Iguanidae) from Arkansas. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 59: 241-243.
- McAllister, C.T.; Bursey, C.R. & Freed, P.S. 2011. Endoparasites (Cestoidea, Nematoda, Pentastomida) of Reptiles (Sauria, Ophidia) from the Republic of Namibia. *Comparative Parasitology* 78: 140-151.
- Richardson, D.J. & Campo, J.D. 2005. Gastrointestinal helminths of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in South-central Connecticut. *Comparative Parasitology* 72: 183-185.
- Schneller, P. & Pantchev, N. 2008. Parasitology in snakes, lizards and chelonians. A husbandry guide. Edition Chimaira. Frankfurt.
- Scrocchi, G.J. & Kretzschmar, S. 1996. Guía de métodos de captura y preparación de anfibios y reptiles para el estudio de anfibios y reptiles para estudios científicos y manejo de colecciones herpetológicas. *Miscelánea* 102. *Fundación Miguel Lillo*.
- Simmons, J.E. 1987. Herpetological collecting and collections management. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Tyler.
- Yildirimhan, H.S.; Bursey, C.R. & Altunel, F.N. 2011. Helminth parasites of the Balkan green lizard, *Lacerta trilineata* Bedriaga 1886, from Bursa, Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 35: 519-535.

Recibida: 12 Mayo 2014
 Revisada: 27 Agosto 2014
 Aceptada: 31 Agosto 2014
 Editor Asociado: P. Peltzer

© 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/>

Report of reproduction in *Ameiva cf. jacuba* (Squamata: Teiidae) in Brazilian Cerrado

Bruno Tayar Marinho do Nascimento¹, Guilherme Marson Moya², Fábio Maffei³

¹ Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista – UNESP, 17033-360, Bauru, São Paulo, Brasil.

² Instituto Pró Terra, Programa de Conservação da Biodiversidade, 17209-070, Jaú, São Paulo, Brasil.

³ Programa de Pós Graduação - Zoologia, Instituto de Biosciencias, Universidade Estadual Paulista - UNESP, 18618-000, Botucatu, São Paulo, Brasil.

The family Teiidae is restricted to the New World and is represented by 10 genera in Brazil: *Ameiva*, *Ameivula*, *Cnemidophorus*, *Contomastix*, *Crocodilurus*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Salvator*, *Teius*, and *Tupinambis* (Bérnils and Costa, 2012; Harvey *et al.*, 2012). The reproductive ecology of members of this family has been reported in several studies (e. g.: Vitt and Price, 1982; Ávila-Pires, 1995; Werneck *et al.*, 2009; Menezes *et al.*, 2011). Seasonality, clutch frequency, clutch size, egg size, and body size are important variables related to the life history of such oviparous lizards (Vitt and Price, 1982; Rodriguez-Ramirez and Lewis, 1991). *Ameiva jacuba* was described from specimens collected in the Emas National Park, Goiás State, Brazil. The species (Snout-vent length up to 106 mm) is typical from Cerrado, occurring in the states of Goiás and Mato Grosso, where it inhabits open areas such as “campo limpo” (Giugliano *et al.*, 2013). On 20 September 2012, we collected a female of *Ameiva cf. jacuba* in the Santa Bárbara Ecological Station (22° 47' 10.95" S; 49° 14' 41.93" W, 620 m a.s.l.), municipality of Águas de Santa Bárbara, state of São Paulo, southeastern Brazil (Fig. 1). This protected area is in the extreme south of the Cerrado biome limits. The specimen

was captured in a pitfall trap, kept alive for seven days, and later euthanized. It measures were: 102 mm of snout-vent length (SVL), 280 mm of total length, and weighed 29 g (with eggs). Three elliptical shelled eggs weighing 2.5 g each (22.75 mm x 13.6 mm; 23.75 mm x 13.15 mm, 24 mm x 13.6 mm) were removed. The weight without eggs was 21.5 g. The relative clutch mass (ratio of clutch mass to body mass after Vitt and Pianka, 2003) represented 25.8 % of lizard total weight.

Similar clutch sizes have been reported for other teiids. Ávila-Pires (1995), in a review of *Ameiva ameiva*, reported a clutch size of 2 to 6 eggs. In *Ameiva exsul*, Rodriguez-Ramirez and Lewis (1991) found females with 1 to 3 eggs. In *Ameivula ocellifera*, Vitt (1983) reported 1 to 5 eggs per clutch. Studies on other teiids suggest a ratio between total mass and egg mass. Females of *Kentropyx paulensis* have a small body size and their eggs are more numerous and small, but the relative clutch mass ranges between 25% and 28% (Dos Anjos *et al.*, 2002). According to Vitt (1983), the number of eggs in a clutch of certain species of lizards seems dependent on female body size. In *Salvator*, the largest genus of the family (up to 400 mm of SVL), the number of

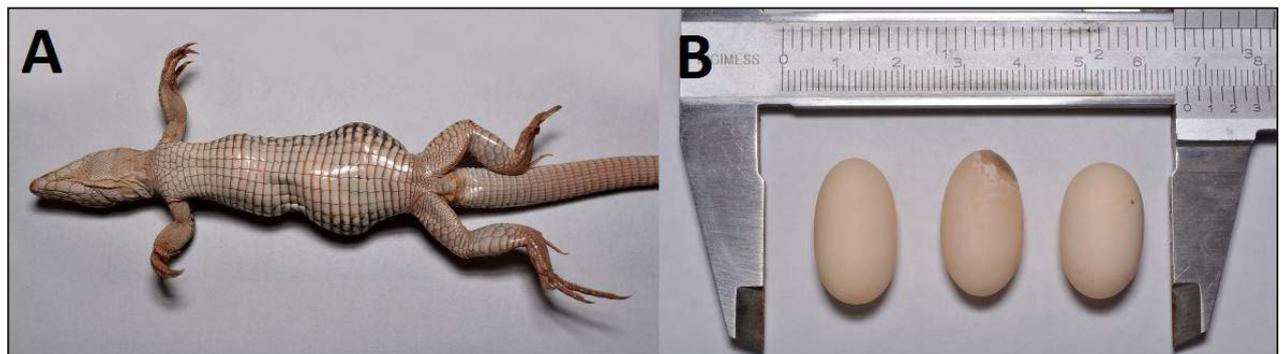


Figure 1. A) Female of *Ameiva cf. jacuba* and (B) their three elliptical eggs.

eggs can reach 20 to 35 (Fitzgerald, 1994). However, this relationship is not necessarily a rule. In some species, the number of eggs is fixed. For example, in *Ameiva wetmorei*, *Ameivula mumbuca* and *Ameivula jalapensis* the number of eggs is always one (Rodríguez-Ramírez and Lewis, 1991; Colli *et al.*, 2003; 2009). Considering all lizards, most species has 1-4 eggs and egg size varies according to the quantity produced, where more eggs = smaller eggs, fewer eggs = larger eggs (Pianka and Vitt, 2003).

This report constitutes a contribution to the knowledge of the reproductive ecology of teiids lizards and the herpetofauna of the southern portion of the Cerrado biome in Brazil.

Acknowledgments

We thank Federico Arias and Marco Sena for assistance in the identification of the specimen for deposit and for valuable comments on the manuscript. We thank Cristiano Nogueira for relevant suggestions. The collection permit was provided by the Chico Mendes Institute of Biodiversity Conservation (License SISBIO 30833-2). The Forestry Institute allowed the fieldwork, included in the project “Efeito do fogo em populações de anfíbios e répteis na Estação Ecológica de Santa Bárbara” (Process SMA: 011291/2011). FM thanks CAPES for fellowship.

Literature cited

Ávila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen., Leidein.* 299: 1-706.
Bérnils, R. S. & H. C. Costa (org.). 2012. Brazilian reptiles: List of species. Version 2012.1. Available at: <http://www.sbherpetologia.org.br>. Last accessed: 15 July 2013.
Colli, G.R.; Caldwell, J.P.; Costa, G.C., Gainsbury, A.M.; Garda, A.A.; Mesquita, D.O.; Filho, C.M.M.; Soares, A.H.B.; Silva,

V.N.; Valdujo, P.H.; Vieira, G.H.C.; Vitt, L.J.; Werneck, F.P.; Wiederhecker, H.C. & Zatz, M.G. 2003. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in central Brazil. *Occasional Papers Sam Noble Museum of Natural History* 14: 1-14.
Colli, G. R.; Giugliano, L. G.; Mesquita, D. O. & França, F. G. R. 2009. A new species of *Cnemidophorus* from the Jalapão Region, in the Central Brazilian Cerrado. *Herpetologica*, 65: 311-327.
Dos Anjos, L.A; Kiefer, M.C. & Sawaya, R.J. 2002. *Kentropix paulensis* -Reproduction. *Herpetological Review* 33: 52.
Fitzgerald, L.A. 1994. *Tupinambis* lizards and people: A sustainable use approach to conservation and development. *Conservation Biology* 8: 12-15.
Giugliano, L.G.; Nogueira, C.C.; Valdujo, P.H.; Collevatti, R.G. & Colli, G.R. 2013. Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae) lizards. *Zoologica Scripta* 42: 473-487.
Harvey, M.B.; Ugueto, G.N. & Gutberlet Jr. R.L. 2012. Review of teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459: 1-156
Menezes, V.A.; Van Sluys, M.; Fontes, A.F. & Rocha, C.F.D. 2011. Living in a caatinga-rocky field transitional habitat: ecological aspects of the whiptail lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) in northeastern Brazil. *Zoologia* 28: 8-16.
Pianka, E.R. & Vitt, L.J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley, California.
Rodríguez-Ramírez, J. & Lewis, A.R. 1991. Reproduction in the Puerto Rican teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica* 47: 395-403.
Vitt, L.J. & Price, H.J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
Vitt, L.J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983: 359-366.
Werneck, F.P.; Giugliano, L.G.; Collevatti, R.G. & Colli, G.R. 2009. Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropix* (Squamata: Teiidae). *Molecular Ecology* 18: 262-278.

Recibida: 17 Diciembre 2013

Revisada: 31 Marzo 2014

Aceptada: 23 Julio 2014

Editor Asociado: A. 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/>

Depredación de *Erythrolamprus poecilogyrus* (Serpentes: Dipsadidae) por *Lethocerus annulipes* (Heteroptera: Belostomatidae)

José Miguel Piñeiro^{1,2}, Rodrigo Cajade^{1,2}, María del Rosario Ingaramo¹, Federico Marangoni^{2,3}

¹Laboratorio de Herpetología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (FACENA-UNNE) Av. Libertad 5470, Corrientes, Argentina.

²Fundación Amado Bonpland. San Juan 1182, Corrientes, Argentina.

³Laboratorio de Genética Evolutiva, Instituto de Biología Subtropical (IBS-UNaM/CONICET). Félix de Azara, 1552, 6to piso, Posadas, Misiones, Argentina.

La chinche de agua gigante *Lethocerus annulipes* (Herrich-Schaeffer, 1845) es un insecto de hábitos acuáticos perteneciente a la familia Belostomatidae y a la subfamilia Lethocerinae. Los integrantes de esta subfamilia incluyen a las especies de los géneros *Benacus*, *Kirkaldyia* y *Lethocerus* y representan a los heterópteros de mayor tamaño con especies que alcanzan los 120 mm de longitud (Perez Goodwyn, 2006). Se caracterizan por ser depredadores de una gran variedad de presas como moluscos, crustáceos, insectos, peces y con mayor frecuencia anfibios (Cullen, 1969; Hirai y Hidaka, 2002; Toledo, 2005; Diaz y Pefaur, 2006; Ohba y Nakasuji, 2006; Ohba, 2011a) con escasos registros de depredación en reptiles. Estos corresponden a los casos documentados de la chinche de agua gigante asiática *Kirkaldyia deyrolli* depredando sobre la tortuga *Chinemys reevesii* (Ohba, 2011b), y sobre las serpientes *Rhabdophis tigrinus*, *Amphiesma vibakari* (Mori y Ohba, 2004) y *Gloydus blomhoffii* (Ohba, 2012), así como observaciones de campo realizadas por Wilson (1958) que mencionan a *Lethocerus uhleri* depredando sobre la serpiente *Natrix sipedon fasciata*.

Lethocerus annulipes se encuentra distribuida en la región tropical y subtropical, siendo Argentina su límite austral y Puerto Rico su límite norte (Perez Goodwyn, 2006). Se han publicado numerosos registros de esta especie alimentándose de anuros (De Carlo, 1938; Nenda *et al.*, 2008; Pezzuti *et al.*, 2008; Figueiredo-de-Andrade *et al.*, 2010; Zaracho, 2012; Batista *et al.*, 2013; Gobel *et al.*, 2013). Sin embargo, hasta el momento no han sido reportados casos de depredación de esta especie sobre reptiles. En esta comunicación damos a conocer el primer registro de depredación sobre un reptil por parte de *L. annulipes*.

El 15 Octubre de 2012, a las 19:56 hs. en la Estancia Santo Domingo, Dpto. Paso de los Libres, provincia de Corrientes (29°36'2.10"S, 56°59'23.10"O) se observó un ejemplar hembra de *L. annulipes* (7,05 cm longitud total) depredando sobre un ejemplar macho de la especie *Erythrolamprus poecilogyrus* (Wied-Neuwied, 1825) (40,5 cm longitud total) (Fig. 1). El evento se registró en una charca temporaria de 10 m de largo por 1 m de ancho aproximadamente, con una profundidad de 30 cm. La temperatura del aire y del agua al momento de la captura fue de 21°C y 24°C respectivamente. Al momento de la observación la serpiente se encontraba sin vida.

Luego de fotografiar el evento de depredación se procedió a la captura de la pareja depredador-presa. La determinación taxonómica fue reconfirmada en el laboratorio utilizando las claves de Perez Goodwyn (2006) para la chinche de agua y Cei (1993), para la serpiente. La determinación del sexo se realizó por observación directa de la genitalia en la chinche de agua (Perez Goodwyn, 2006) y de los hemipenes en la serpiente.

El ejemplar de *L. annulipes* fue depositado en la Colección de Hemípteros-Heterópteros de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE-HET 875) y la serpiente *E. poecilogyrus* fue depositada en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC 11896).

Los diversos registros de *L. annulipes* depredando sobre anuros sugieren una especialización por este tipo de presa, sin embargo el registro presentado en este estudio, muestra que *L. annulipes* podría comportarse como un depredador oportunista. Según Wells (2007) la mayoría de los invertebrados



Figura 1. Vista general (izquierda) y detalle (derecha) de *Lethocerus annulipes* depredando sobre *Erythrolamprus poecilogyrus*. Las flechas rojas señala la sujeción de la presa por parte del depredador.

acuáticos que se alimentan de anfibios son depredadores generalistas y lo hacen de forma oportunista en los anfibios cuando estos están disponibles, pero cambian a otro tipo de alimento cuando son escasos. En este sentido cabe destacar que solamente dos individuos de la especie *Melanophryniscus atroluteus* fueron los anuros registrados en el cuerpo de agua.

Nuestra observación muestra que *L. annulipes* es capaz de depredar sobre presas que superen hasta casi 6 veces su propia longitud. Por tanto otras especies de serpientes que frecuentan ambientes acuáticos podrían ser consideradas como potenciales presas de este insecto.

Agradecimientos

A Roberto Aguirre por la asistencia en el trabajo de campo. A Gustavo Aparicio de la Fundación Hábitat y Desarrollo y Beatriz Reitano de Forestal Argentina S. A. y MASISA S. A. por los permisos para trabajar en la Estancia Santo Domingo. A la Dra. Cristina Armúa por la verificación del material de *Lethocerus*. Al Dr. Shin-ya Ohba por las fuentes bibliográficas brindadas y consultas atendidas. A la Fundación Amado Bonpland por el apoyo en la realización de este trabajo y a la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de Corrientes por los permisos de colecta otorgados. Además se agradece las sugerencias y correcciones realizadas por los dos revisores anónimos que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

Literatura citada

- Batista, V.G.; Affonso, I.P.; Hanisch, R.F. & Oda, F.H. 2013. Predation on *Eupemphix nattereri* Steindachner, 1863 (Anura, Leiuperidae) by giant water bugs, *Lethocerus delpontei* De Carlo, 1930 and *L. annulipes* (Herrich-Schäffer, 1845) (Hemiptera, Belostomatidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 8: 364-368.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, Monografie* 14: 1-949.
- Cullen, M.J. 1969. The biology of giant water bugs (Hemiptera:Belostomatidae) in Trinidad. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* 44: 123-137.
- De Carlo, J.A. 1938. Los Belostómidos Americanos. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 39: 189-260.
- Díaz, A. & Péfaur, J.E. 2006. Envenenamiento por un insecto de la familia Belostomatidae (Insecta:Hemiptera). *Revista de la Facultad de Medicina* 29: 125-128.
- Figueiredo-de-Andrade, C.A.; Santana, D.J. & Potsch de Carvalho-e-Silva, S. 2010. Predation on *Scinax x-signatus* (Anura: Hylidae) by the giant water bug *Lethocerus annulipes* (Hemiptera: Belostomatidae) in a Brazilian Restinga habitat. *Herpetology Notes* 3: 53-54.
- Gobel, N.; Cortizas, S.; Mautone, J.M.; Borteiro, C. & Laufer, G. 2013. Predation of *Pseudis minuta* Günther 1858, by *Lethocerus annulipes* (Heteroptera: Belostomatidae) *Cuadernos de Herpetología* 27: 63-63.
- Hirai, T. & Hidaka, K. 2002. Anuran-dependent predation by the giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae), in rice fields of Japan. *Ecological Research* 17: 655-661.
- Mori, A. & Ohba, S. 2004. Field observations of predation on snakes by the giant water bug. *Bulletin of the Herpetological Society of Japan* 2004: 78-81.
- Nenda, S.J.; Barrasso, D.A. & Cajade, R. 2008. *Physalaemus*

- cuvieri* Predation. *Herpetological Review* 39: 210.
- Ohba, S. 2011a. Density dependent effects of amphibian prey on the growth and survival of the endangered giant water bug. *Insects* 2: 435-446.
- Ohba, S. 2011b. Field observation of predation on a turtle by giant water bug. *Entomological Science* 14: 364-365.
- Ohba, S. 2012. Field observation of predation on a Japanese mamushi, *Gloydius blomhoffii*, by a giant water bug, *Kirkaldyia deyrolli*. *Japanese Journal of Entomology* 15: 92-93.
- Ohba, S. & Nakasuji, F. 2006. Dietary items of predacious aquatic bugs (Nepoidea: Heteroptera) in Japanese wetlands. *Limnology* 7: 41-43.
- Perez Goodwyn, P.J. 2006. Taxonomic revision of the subfamily Lethocerinae Lauck & Menke (Heteroptera: Belostomatidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)* 695: 1-71.
- Pezzuti, T.L.; De Melo, A.L. & Fortes Leite, F.S. 2008. *Scinax eurydice* (maracas snouted treefrog) predation. *Herpetological Review* 39: 341-342
- Toledo, L.F. 2005. Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: Current knowledge and perspectives. *Herpetological Review* 36: 395-400.
- Wells, K.D. 2007. The ecology and Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press. USA.
- Wilson, C.A. 1958. Aquatic and semiaquatic Hemiptera of Mississippi. *Tulane Studies in Zoology* 6: 115-170.
- Zaracho, V.H. 2012. Predation on *Elachistocleis bicolor* (Anura: Microhylidae) by *Lethocerus annulipes* (Heteroptera: Belostomatidae). *Herpetology Notes* 5: 227-228.

Recibida: 14 Octubre 2014

Revisada: 17 Noviembre 2014

Aceptada: 26 Noviembre 2014

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/>

Primer registro de infestación en un reptil por larvas de *Amblyomma parvitarsum* (Acari: Ixodidae) en Argentina

Gabriel Natalio Castillo¹, Cynthia Jesica González-Rivas^{1,2}, Héctor José Villavicencio¹, Juan Carlos Acosta¹, Santiago Nava³

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina.

²CIGEBIO (Centro de Investigaciones de la Geósfera y Biósfera) CONICET-UNSJ, Av. Ignacio de la Roza 590. Complejo Malvinas Rivadavia, San Juan, Argentina.

³Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria Rafaela y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Rafaela, Santa Fe, Argentina.

El parasitismo es una de las formas de vida más comunes en el reino animal, sin embargo, no debe ser visto solamente desde el punto de vista económico o de la salud. Los parásitos son excelentes indicadores ecológicos y aportan información de las relaciones filogenéticas con sus hospedadores (Cruz-Reyes, 1993). Dentro de la familia Ixodidae, el género *Amblyomma* está representado por aproximadamente 135 especies en todo el mundo (Guglielmone y Nava, 2014). Estas garrapatas presentan un ciclo de vida de tres hospedadores, donde cada uno de los estadios parasíticos (larva, ninfa y adulto) utiliza hospedadores diferentes que pueden pertenecer o no a la misma especie (Oliver, 1989).

Amblyomma parvitarsum (Neumann, 1901) es una garrapata endémica del Altiplano Andino de Argentina, Bolivia, Chile y Perú (Guglielmone *et al.*, 2003). Adultos de esta especie fueron previamente registrados en camélidos, bovinos, ovinos y aves (Guglielmone y Viñabal, 1994; Muñoz-Leal *et al.*, 2014). Larvas de esta garrapata se encuentran citados en Chile parasitando a *Liolaemus jamesi*, *L. alticolor*, *L. andinus*, *L. copiapensis*, *L. nigriceps*, *L. ornatus*, *L. patriciaturrae* y *L. pleopholis* (González-Acuña *et al.*, 2004; Muñoz-Leal *et al.*, 2014).

El presente trabajo menciona, por primera vez para Argentina, la presencia de larvas de *Amblyomma parvitarsum* parasitando al lagarto *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en una localidad de la provincia de San Juan. La información biológica que se dispone de *L. eleodori* es escasa, reduciéndose sólo a aspectos termorregulatorios (Villavicencio *et al.*, 2012). Considerando además su condición endémica, cualquier aporte sobre su biología contribuirá a comprender la ecología de la especie en

los escasamente explorados ambientes puneños de San Juan.

En febrero del 2005 se realizó la captura mediante el método del lazo de dos machos adultos y dos juveniles de *L. eleodori* (29° 20' 12" S, 69° 24' 19" W). Este lagarto, categorizado como especie no amenazada (Abdala *et al.*, 2012) es endémico del Parque Nacional San Guillermo (región de la cordillera frontal), situado en el noroeste de la provincia de San Juan (departamento Iglesia). El área está caracterizada por un clima frío y árido, elevada heliofanía, temperatura media anual de 6.7 °C, con máximas y mínimas absolutas de 27 °C y -23 °C, precipitación media anual de 150 mm y con vientos frecuentes de 10 km/h (Salvioli, 2007). Esta región se define por una estepa de arbustos bajos y escasa cobertura de *Maihueniopsis ovata*, *Adesmia nanolignea*, *Lycium chñar* y gramíneas de los géneros *Stipa* y *Jarava* (Martínez-Carretero *et al.*, 2007).

Los ectoparásitos fueron retirados del huésped y conservados en alcohol al 70 %, hasta su posterior identificación. Dos de los ejemplares están depositados en la colección de garrapatas del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agropecuaria (INTA 2253) en la localidad de Rafaela (provincia de Santa Fe) y el resto de los parásitos están depositados en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan con el acrónimo IMCN 242. Los lagartos examinados están depositados en la Colección Científica Herpetológica de la Universidad Nacional de San Juan (UNSJ 1641, 1639, 1635, 1667). En el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, se procedió a la identificación de las muestras y se las identificó como larvas de *A. parvitarsum* de acuerdo

a la descripción presentada por Estrada-Peña *et al.* (2005). Las garrapatas se encontraban parasitando a los lagartos en la zona de la abertura auditiva y pliegue gular.

Los registros de ectoparásitos en lagartos en Argentina son escasos, se puede mencionar a *Teius teyou*, *Tropidurus spinulosus* y *Tropidurus etheridgei* parasitados por estadios inmaduros de *Amblyomma argentinae* en una localidad del Chaco semiárido de Argentina (Deárbora *et al.*, 2011 datos no publicados); a lagartos del género *Liolaemus* como *L. buergeri*, *L. bibronii*, *L. petrophilus*, *L. austromendocinus*, *L. elongatus*, y *L. gracilis* parasitados por ácaros (Actiniedida: Pterygosomatidae) (De la Cruz *et al.*, 2004). Juárez-Heredia *et al.* (2014) reportó el parasitismo en *Liolaemus pacha* por ácaros del género *Pterygosoma* (Acari: Prostigmata: Pterygosomidae).

Los resultados de este trabajo representan el primer registro de parasitismo de larvas de *Amblyomma parvitarsum* en reptiles para la Argentina y la segunda cita en un hospedador (*Vicugna vicugna*) en el Parque de San Guillermo ampliando la distribución de hospedadores lagartos a las ya existentes en Chile (*L. alticolor*, *L. andinus*, *L. copiapoensis*, *L. nigriceps*, *L. ornatus*, *L. patriciaturrae*, *L. pleopholis*) (Muñoz-Leal *et al.*, 2014) y *Liolaemus jamesi* (González-Acuña *et al.*, 2004).

Es necesario realizar estudios temporales para obtener el grado de incidencia de los ectoparásitos en *L. eleodori*, como así también el rol que cumple la lagartija en el ciclo biológico de la garrapata. Es importante destacar la función que puede cumplir el parasitismo de garrapatas desde el punto de vista ecológico. Se ha enfatizado que la coevolución de los hospedadores y sus parásitos puede tener una interrelación genética, siendo los parásitos importantes agentes de selección, produciendo una mortalidad diferencial (Cruz-Reyes, 1993). Se ha mencionado para otros vertebrados como anfibios que las garrapatas podrían llegar a regular las densidades de sus poblaciones (Lampo y Bayliss, 1996). Esta información resulta relevante, aunque son escasos los datos en nuestra provincia que permitan dilucidar estos aspectos.

Agradecimientos

Agradecemos a A. Carrizo, A. Montáñez, (Parque Nacional San Guillermo) y a D. Recabarren y M. Jordán (Secretaría de Medio Ambiente de la Provincia de San Juan) por la logística, asistencia en el campo y por el otorgamiento de los permisos de captura. A

los revisores anónimos que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito inicial.

Literatura citada

- Abdala C.S.; Acosta J.L.; Acosta J.C.; Blanca B.A.; 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.; Ibarguengoytía 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: 215-248.
- Acosta, J.C.; Villavicencio, H.J. & Marinero, J.A. 2007. Anfibios y Reptiles. Biodiversidad, Bio-Ecología y Especies de valor especial para monitoreo: 167-179. *En: Martínez Carretero, E. (ed.), Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina-Línea de Base de la Reserva de Biosfera San Guillermo- San Juan. Editorial Fundación Universidad Nacional de San Juan, San Juan.*
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. *Herpetofauna de Zonas Áridas y Semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino. Monografía* 4: 112-120.
- Cei, J.M.; Etheridge, R. & Videla, F. 1983. Especies nuevas de Iguánidos del noroeste de la Provincia de San Juan (Reserva Provincial San Guillermo), Argentina. *Deserta* 7: 316-323.
- Cruz-Reyes, A. 1993. Parasitismo y Biodiversidad en el Reino Animal. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural XLIV*: 59-66.
- De La Cruz, K.D.; Morando, M. & Ávila, L. 2004. Description of a new Pterygosomatid mite (Acari, Actiniedida: Pterygosomatidae) parasitic on *Liolaemus* spp. (Iguania: Liolaemini) from Argentina. *Zootaxa* 521: 1-6.
- Estrada-Peña, A.; Venzal, J.M.; Mangold, A.J.; Cafrune, M.M. & Guglielmone, A.A. 2005. The *Amblyomma maculatum* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae: Amblyomminae) tick group: diagnostic characters, description of the larva of *A. parvitarsum* Neumann, 1901, 16S rDNA sequences, distribution and hosts. *Systematic Parasitology* 60: 99-112.
- González-Acuña, D.; Venzal, J.; Fabry M.M. & Guglielmone, A.A. 2004. *Liolaemus jamesi* (Boulanger, 1891) (Reptilia: Tropiduridae), a host for the larva of *Amblyomma parvitarsum* Neumann, 1901 (Acari: Ixodidae). *Systematic and Applied Acarology* 9: 33-36.
- Guglielmone, A.A. & Viñabal, A.E. 1994. Claves morfológicas dicotómicas e información ecológica para la identificación de garrapatas del género *Amblyomma* Koch, 1844 de la Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 25: 39-67.
- Guglielmone, A.A. & Nava, S. 2014. Names for Ixodidae (Acari: Ixodoidea): valid, synonyms, incertae sedis, nomina dubia, nomina nuda, lapsus, incorrect and suppressed names with notes on confusions and misidentifications. *Zootaxa* 3767: 1-256.
- Martínez-Carretero, E.; Dalmaso A.; Márquez J. & Pastrán G. 2007. Vegetación Comunidades vegetales y unidades Fitogeográficas. *En: Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina: Línea de base de la Reserva de la Biosfera San Guillermo. San Juan. Editor:*

- Martínez Carretero, E. 1ª Ed. San Juan: Universidad Nacional de San Juan, Argentina.115-152.
- Muñoz-Leal, S.; González-Acuña, D.; Beltrán-Saavedra, L.F.; Limachi, J.M. & Guglielmone, A.A. 2014. *Amblyomma parvitarsum* (Acari: Ixodidae): Localities, hosts and host-parasite ecology. *Experimental and Applied Acarology* 62: 91-104.
- Oliver, J.H. 1989. Biology and Systematics of ticks (Acari: Ixodidae). *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 397-430.
- Salvioli, G. 2007. Caracterización hidrometeorológica. En: Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de la Argentina: Línea de base de la Reserva de la Biosfera San Guillermo. San Juan. Editor: Martínez Carretero, E. 1ª Ed. San Juan: Universidad Nacional de San Juan, Argentina.63-87.
- Villavicencio H.J.; Acosta J.C.; Blanco G.M. & Marinero J.A. 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina* 21: 17-23.

Recibida: 05 Septiembre 2014

Revisada: 23 Octubre 2014

Aceptada: 12 Noviembre 2014

Editor Asociado: P. Peltzer

© 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/>

A new noteworthy record of *Phrynops williamsi* Rhodin & Mittermeier (Testudines, Chelidae) in Uruguay

Claudio Borteiro, Francisco Kolenc, Carlos Prigioni

Sección Herpetología, Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, Montevideo, Uruguay.

Locality.— Uruguay, Tacuarembó Department, San Gregorio de Polanco (32°36'S, 55°50'W). We report the finding of a juvenile specimen of *Phrynops williamsi* in central Uruguay (MNHN 9487). It measured 40 mm of carapace length and was collected in February 2013 by Tiago Delpino in a streamlet tributary of the Negro River. This new record suggests that *P. williamsi* is widely distributed over the Negro River basin, at the southern boundaries of the species geographic range.

Comments.— The Neotropical turtle *Phrynops williamsi* (Testudines, Chelidae) is a scarcely studied species distributed in southern Brazil, north-eastern Argentina, Paraguay and Uruguay (McCord *et al.*, 2001; van Dijk *et al.*, 2011). It inhabits lotic environments with rocky beds and fast flowing waters (Hensel, 1868; Waller and Chebez, 1987). A few records of this species are available from Uruguay, mainly in the north. We present herein a new noteworthy record of *P. williamsi* in this country and review its current distribution. Known localities of *P. williamsi* in Uruguay are shown in Figure 1.

The presence of *Phrynops williamsi* in Uruguay was documented in the north by Vaz-Ferreira and Sierra (1960) and Freiberg (1972) in the Cuareim River and Arroyo Chapicuy Grande respectively. Rhodin and Mittermeier (1983) mentioned the localities Arroyo Cuñapirú also in northern Uruguay and the Yaguarón River in the northeast, with no voucher specimens being cited. The occurrence of this turtle in the Yaguarón River was confirmed a few years later by Buskirk (1989). More recently, additional localities were reported for the Arapey, Cuareim and Uruguay Rivers in northern Uruguay (Carreira *et al.*, 2005). In contrast, there is only vague information on the presence of *Phrynops williamsi* more southwards in this country. Freiberg (1972) quotes the sighting of specimens in central Uruguay by his Uruguayan colleague R. Vaz-Ferreira at Rincón del Bonete, in the Negro River but this record awaited confirmation. In addition, Rhodin and Mit-

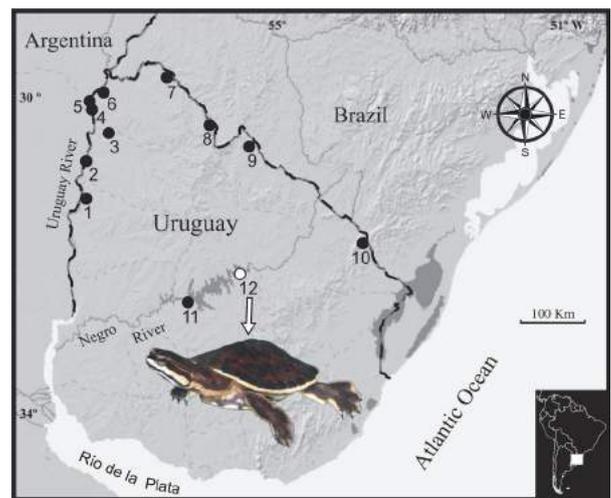


Figure 1. Distribution map of *Phrynops williamsi* in Uruguay. Localities: 1, Arroyo Chapicuy Grande; 2, Salto Grande; 3, Arapey River; 4, Arroyo Tigre; 5, Arrocería Conti; 6, Arroyo Itacumbú; 7, Yuquerí; 8, Picada del Negro Muerto (Vaz-Ferreira and Sierra 1960, Freiberg 1972, Carreira *et al.* 2005); 9, Arroyo Cuñapirú (Rhodin and Mittermeier 1983); 10, Yaguarón River (Buskirk 1989); 11, Rincón del Bonete (Freiberg 1972); 12, San Gregorio de Polanco, and specimen MNHN 9487 (present study).

termeier (1983) reported a specimen from Salto del Penitente (Lavalleja Department) in south central Uruguay deposited at the herpetological collection of Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, as MNHN 1582; this specimen is actually a female collected in northern Uruguay (“Artigas”) according to the MNHN database.

Acknowledgements

We are especially grateful to Laura García for providing the specimen MNHN 9487, and to Gabriel Laufer and Diego Arrieta (MNHN). We thank Diego Baldo for critical reading of the manuscript and preparation of the figure. Stephan Böhm, Raisa Bressan, Martín Pereyra and Melitta Meneghel shared bibliography and/or relevant information. CB and FK acknowledge ANII/SNI.

Literature cited

Buskirk, J.R. 1989. Field observations on *Phrynops williamsi* and

C. Borteiro *et al.* — *Phrynops williamsi* in Uruguay

- other Uruguayan chelonians. *Vivarium* 1: 8-11.
- Carreira, S.; Meneghel, M. & Achaval, F. 2005. Reptiles del Uruguay. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Montevideo.
- Freiberg, M. 1972. Sobre la validez específica de *Phrynops hylarii* (D. & B.) (Testudines, Chelidae). *Acta Zoológica Lilloana* 29: 247-260.
- Hensel, R. 1868. Beiträge zur Kenntniss der Wirbelthiere Südbrasiens. *Archiv für Naturgeschichte (Berlin)* 1: 323-375.
- McCord, W.P.; Joseph-Ouni, M. & Lamar, W.W. 2001. 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.
- Rhodin, A.G.J. & Mittermeier, R.A. 1983. Description of *Phrynops williamsi*, a new species of chelid turtle of the South American *P. geoffroanus* complex: 58-73. In: Rhodin, A.G.J. & Miyata, K. (eds.) *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Essays in Honor of Ernest E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.
- van Dijk, P.P.; Iverson, J.B.; Shaffer, H.B., Bour, R. & Rhodin, A.G.J. 2011. Turtles of the world, 2011 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. In: Rhodin, A.G.J.; Pritchard, P.C.H.; van Dijk, P.P.; Samure, 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 Foundation. Chelonian Research Monographs 5.
- Vaz-Ferreira, R. & Sierra de Soriano, B. 1960. Notas sobre reptiles del Uruguay. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias (Montevideo)* 18: 133-206.
- Waller, T. & Chebez, J.C. 1987. Notas sobre las tortugas de la Provincia de Misiones, Argentina e inclusión de *Phrynops williamsi* Rhodin y Mittermeier, 1983 (Testudines: Chelidae) en la herpetofauna argentina. *Historia Natural (Corrientes)* 7: 53-59.

Recibida: 04 Diciembre 2013

Revisada: 04 Febrero 2014

Aceptada: 14 Marzo 2014

Editor Asociado: M. Cabrera

© 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/>

***Elachistocleis matogrosso* Caramaschi 2010, (Amphibia: Anura: Microhylidae) first records for Paraguay**

Jean-Paul Brouard¹, Ryan Manders¹, Paul Smith^{1,2}

¹ Para La Tierra, Reserva Natural Laguna Blanca, Santa Rosa del Aguaray, San Pedro, Paraguay.

² Fauna Paraguay, Encarnación, Paraguay.

Locality — Paraguay, Departamento San Pedro, Santa Rosa del Aguaray, Reserva Natural Laguna Blanca (23°46'52.6"S, 56°17'28.9"W). Vouchers are housed in the Colección Zoológica de Para La Tierra (CZPLT) located at Reserva Natural Laguna Blanca (RNLB). *Elachistocleis matogrosso*, one male (CZPLT-H-505) collected on June 16, 2013 by Ryan Manders and one female (CZPLT-H-517) collected on July 2, 2013 by Jean-Paul Brouard.

Comments — To date three species of the family Microhylidae have been documented as occurring in Paraguay: *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885), *Chiasmocleis albopunctata* (Boettger, 1885), and *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville, 1838). In Paraguay, *D. muelleri* is known from the Chaco and Cerrado eco-regions but the other two are widespread across the country in the Atlantic Forest, Cerrado, and Pantanal eco-regions. *Elachistocleis bicolor* has also been recorded in the Humid and Dry Chaco eco-regions (Brusquetti and Lavilla, 2006). Here we document the first Paraguayan records of one additional member of the family, *Elachistocleis matogrosso*, and the first records of this species outside of Brazil.

RNLB is located in the Cerrado zone of northeastern Paraguay (Fig. 1). It is a small 804 hectare reserve positioned around a freshwater lake system of 157 hectares (Guyra Paraguay, 2008). The reserve has a large tract of pristine Cerrado to the north, a patch of degraded Atlantic Forest to the south and an area of transition between (Eiten, 1972; 1978).

Specimens of *Elachistocleis matogrosso* were collected either in pitfall traps with drift fences (CZPLT-H-517) or by active searching (CZPLT-H-505) during ongoing inventory work at RNLB. All frogs were collected at the same temporary pool (23°46'52.6"S, 56°17'28.9"W) located southeast of the lake, in a transition area between degraded Atlantic forest and Cerrado.

Elachistocleis matogrosso is only known from Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, Brazil (Caramaschi, 2010). The species shares the immaculate yellow venter of *E. bicolor*, *E. haroi* (Pereyra *et al.*, 2013) and *E. helianneae* (Caramaschi, 2010) but can be distinguished from all by a broad irregular yellow stripe on the posterior side of the thighs, the presence of a whitish mid-dorsal stripe of variable length, by lacking small light spots on the dorsum, and by the greyish colour of the dorsum extending to the upper lip. Though it shares a mid-dorsal stripe with *E. haroi*, it is yellow in that species and reaches to the interorbital region. Furthermore the head width is approximately 92% of the head length in *E. matogrosso*, while in *E. bicolor* it is below 90%, in *E. haroi* 83.6-84.4% and in *E. helianneae* is above 94% (Caramaschi, 2010; Pereyra *et al.*, 2013).

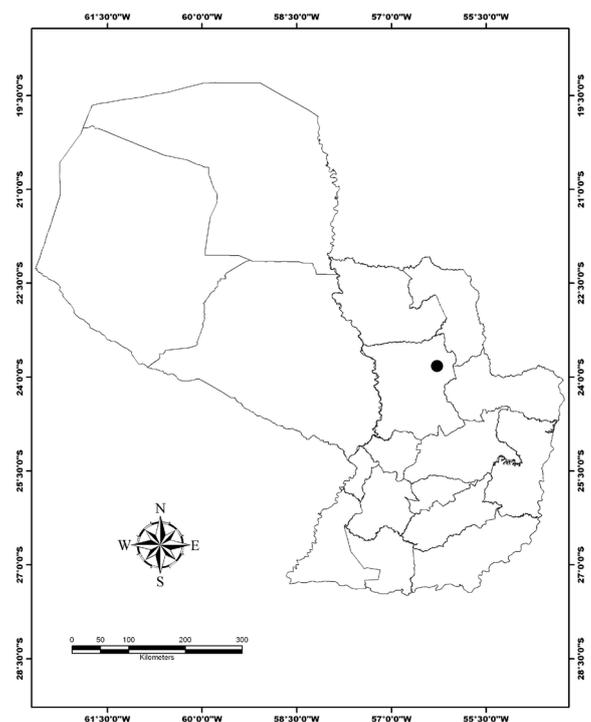


Figure 1. Map of Paraguay showing the collection locality for *Elachistocleis matogrosso*: San Pedro: Reserva Natural de Laguna Blanca, Municipality of Santa Barbara (CZPLT-H-505, 517).

Measurements of the RNLB *E. matogrosso* specimens CZPLT-H-505 (June 16, 2013; male, SVL 24 mm) and CZPLT-H-517 (June 2, 2013; female, SVL 31,8 mm) are all consistent with the information provided by Caramaschi (2010). All other diagnostic characters proposed by Caramaschi (2010) are present in the RNLB specimens (Fig. 2).

This species has likely been overlooked in Paraguay because of confusion with the widespread *Elachistocleis bicolor*. The presence of the species at RNLB extends its range southwards by approximately 300 km from the most southerly published locality of Nioaque, Mato Grosso do Sul, Brazil (Caramaschi, 2010).

Elachistocleis matogrosso is currently known in Paraguay only from this single locality. However further sampling in northeastern Paraguay may reveal them to be more widespread.

The amphibian list of 30 species for RNLB is greater than nine of the 16 political departments in Paraguay – Alto Paraná, Boquerón, Caaguazú, Caazapá, Cordillera, Guairá, Misiones, Ñeembucú and Paraguari (Smith *et al.*, 2012). Five snake species and one amphibian now have their known Paraguayan range confined to this small reserve (Cacciali *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2013a,b; Smith *et al.*, 2014). Already designated 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, it also deserves urgent recognition as an area of national and international importance for the conservation of herpetofauna. Consolidating the long term conservation of the RNLB should thus be a national conservation priority.

Acknowledgements

We thank the Secretaria del Ambiente for issuing the relevant permits and for their recognition of the importance of RNLB by declaring it a Reserva Privada. Specimens were collected under permit 02/13. Particular thanks to M. Duarte, the owner of Laguna Blanca, for her foresight and support of PLT. All volunteers and interns by assisting in the field work deserve praise for their efforts. We thank L. Sovero, J. Marcus, I. Marcus, S. Brink, J. Sarvary and M. Sarvary for their financial support towards Para La Tierra. Norman Scott has been a constant source of knowledge and inspiration to all of us and deserves special thanks for his unwavering support of the work done by Para La Tierra.



Figure 2. *Elachistocleis matogrosso* (CZPLT-H-517) from Reserva Natural de Laguna Blanca, San Pedro, Paraguay.

Literature cited

- Brusquetti, F. & Lavilla, E. 2006. Lista comentada de los anfibios de Paraguay. *Cuadernos de Herpetología* 20: 3-79.
- Cacciali, P.; Smith, P.; Kallberg, A.; Pheasey, H. & Atkinson, K. 2013. Reptilia, Squamata, Serpentes, *Lygophis paucidens* Hoge, 1952: First records for Paraguay. *Check List* 9: 131-132.
- Caramaschi, U. 2010. Notes on the taxonomic status of *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) and description of five new species of *Elachistocleis* Parker, 1927 (Amphibia, Anura, Microhylidae). *Boletim do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Zoologia* 527: 1-32.
- 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.
- Guyra Paraguay. 2008. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves del Paraguay. Guyra Paraguay, Asunción.
- Pereyra, L.C.; Akmentins, M.S.; Laufer, G. & Vaira, M. 2013. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from north-western Argentina. *Zootaxa* 3694: 525-544.
- 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. 2013a. *Rhachideus brazili* (Squamata: Serpentes): first records from Paraguay and clarification of the correct spelling of the generic name. *Salamandra* 49: 56-58.
- Smith, P.; Scott, N.; Cacciali, P.; Atkinson, K. & Pheasey, H. 2013b. Confirmation of the presence of *Philodryas nattereri* STEINDACHER, 1870, in Paraguay. *Herpetozoa* 26: 91-94.
- Smith, P.; Cacciali, P.; Scott, N.; del Castillo, H.; Pheasey, H. & Atkinson, K. 2014. 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. *Cuadernos de Herpetología* 28: 169-171.

Recibida: 04 Octubre 2013
Revisada: 15 Noviembre 2013
Aceptada: 05 Junio 2014
Editor Asociado: J. Faivovich

© 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/>

***Diploglossus fasciatus* Gray, 1831 (Diploglossa: Anguidae). Primer registro para el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi**

Enrique Domic, Jesús Martínez, Mileniusz Spanowicz, Robert B. Wallace

Wildlife Conservation Society, Calle Gabino Villanueva No. 340 entre C. 24 y 25 de Calacoto, Casilla SM 3-35181, La Paz, Bolivia.

Localidad.— Estado Plurinacional de Bolivia, Departamento de La Paz, Provincia Franz Tamayo, Municipio Apolo, Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, Tierra Comunitaria de Origen Pueblo Indígena de San José de Uchupiamonas, Campamento Corazón del Madidi, cerca de encuentro de arroyo Eslabón y río Tuichi (14°32'32.58"S; 67°45'44.91"O; 288 m.s.n.m.). Registro fotográfico: Darwin Sevillano. Juvenil. 16 de marzo del 2012 (Fig. 1a). Espécimen colectado: Macho. 15 de Marzo del 2013. (Largo hocico-cloaca: 180 mm; Largo total: 379 mm; Peso: 130 g). Depositado en la Colección Boliviana de Fauna (CBF 3699), La Paz, Bolivia (Fig. 1b). Colectores: Jesús Martínez y Mileniusz Spanowicz.

Comentarios.— La descripción del espécimen se realizó en base a los caracteres descritos por Avila Pires (1995) y Savage *et al.* (2008): escamas dorsales estriadas y no quilladas; ventrales lisas a ligeramente estriadas; uñas casi completamente cubiertas; 40 escamas alrededor del medio cuerpo, 91 dorsales y 60 ventrales. Escamas de la cabeza: rostral rectangular a trapezoidal, separada de los nasales por las internasales anteriores, 2 internasales anteriores, 2 internasales posteriores, frontonasal en contacto

con frontal, prefrontales no en contacto, separadas por la frontal y frontonasal, supraoculares 6/5, supraoculares laterales 4/5, 3 loreales, 3 cantales, segunda loreal fusionada con la segunda cantal, supralabiales 11/11, infralabiales 9/9, 1 postmental, 4 geniales, 3 y 4 genial separadas de las infralabiales, 6 preanales. Patrón de coloración dorsal con bandas claras y oscuras alternadas, 2 bandas claras en la cabeza, 1 banda clara en el cuello, 6 bandas claras en el cuerpo, 8 bandas claras en la cola. Las bandas claras de color beige suave, bandas oscuras cafés con manchas negras y bordeadas por una fila de escamas negras, en la cola las bandas dorsales cambian a una coloración rojiza anaranjada siendo más fuerte conforme se acerca a la zona apical de la cola. Vientre de coloración uniforme rojiza cambiando a blanco en la zona anterior gular, puntos negros dispersos en la parte lateral del vientre, las bandas transversales en la cola conforman un anillo completo, cambiando a una coloración rojiza en la parte ventral de la cola.

La coloración entre adultos y juveniles es claramente diferente (Fig. 1a y b.), los juveniles presentan un patrón de coloración aposemático, caracterizado por bandas negras y blancas. Según Pianka y Vitt (2003) este se asemejaría el patrón de coloración de miriápodos tóxicos simpátricos. En los adultos



Figura 1. *Diploglossus fasciatus*, campamento Corazón del Madidi, Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz Bolivia. **a.** juvenil, registro fotográfico (Foto: Darwin Sevillano). **b.** macho (CBF 3699) (Foto: Mileniusz Spanowicz/WCS).

el patrón de coloración se aclara pero mantiene el patrón de bandas.

Según Avila Pires (1995) la información sobre esta especie es muy escasa. Si bien su distribución es amplia desde el sur de Perú, Bolivia y este de Brasil, se cuenta con muy pocos registros, y datos sobre su ecología y biología en general. En Bolivia se ha registrado en los departamentos de Beni: Cachuela Esperanza (10° 32' 15.00" S; 65° 34' 53.51" O); La Paz: Sorata (15° 46' 19.90" S; 68° 38' 52.18" O), confluencias de los ríos Kaka y Beni (15° 6' 47.07" S; 67° 40' 49.99" O), Alto Beni (Región de Alto Beni, incluye a los municipios de Guanay, Teoponte, Mapi y Palos Blancos); Cochabamba: Villa Tunari (16° 58' 27.94" S; 65° 25' 12.81" O), Río Altamachi (16° 3' 3.24" S; 66° 44' 36.26" O) (Dirksen y De la Riva, 1999; Fugler, 1989; Muñoz, 2009) (Fig. 2). Según Muñoz (2009) *D. fasciatus* no ha sido registrado en ningún área protegida en Bolivia, constituyéndose este el primer registro para el PN y ANMI Madidi y el Sistema de Áreas Protegidas (SNAP) de Bolivia.

En cuanto al hábitat se ha reportado en el bosque aluvial primario y bosque bajo (Avila Pires, 1995), bosques primarios con abundante hojarasca y en plantaciones de plátano (*Musa* sp.) (Muñoz, 2009). El presente registro corresponde al tipo de vegetación de bosque de llanura de pie de monte con árboles que tienen un promedio de 20 a 25 metros de altura con especies emergentes que pueden alcanzar unos 40 metros (Navarro y Maldonado, 2002). Localmente se encuentra en el bosque de galería del arroyo Eslabón donde se observan especies de bibosi (*Ficus* sp.), ambaibo (*Cecropia* sp.), palo diablo (*Triplaris americana*), palmas y bastantes lianas o bejucos. También se ha observado en asociación con árboles de almendrillo (*Dipteryx* sp.) en el valle del Tuichi (Darwin Sevillano, com. pers.).

Agradecimientos

Agradecemos a Darwin Sevillano y Jacky Sato por la información sobre esta especie en Madidi. A Darwin Sevillano por permitirnos usar su fotografía. También agradecemos a SERNAP y al PNANMI Madidi por otorgar el permiso correspondiente y hacer acompañamiento en el trabajo de campo. Al Guardaparque Luis Apana del Parque Nacional Área Natural de Manejo Integrado Madidi quien acompañó en el viaje para coleccionar el espécimen. Jimmy Gonzáles y Rodrigo Apana aportaron con transporte y asistencia en campo. El estudio fue financiado por Wildlife Conservation Society y se realizó dentro del

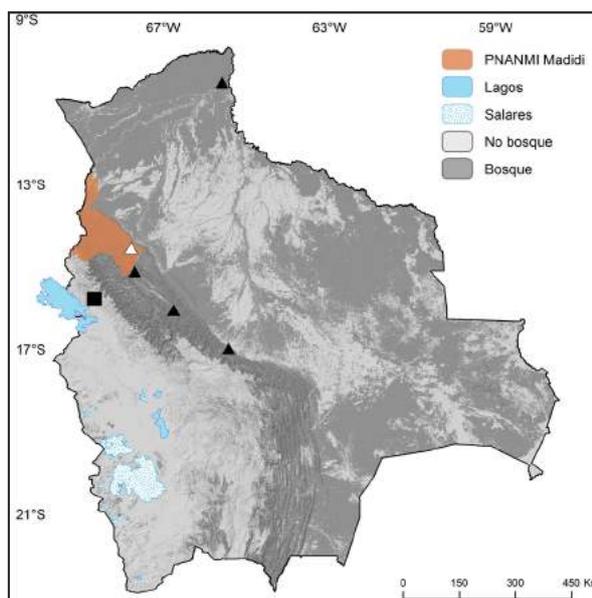


Figura 2. Distribución de *Diploglossus fasciatus* en Bolivia (triángulos negros); Campamento Corazón del Madidi (triángulo blanco); Sorata, según Muñoz (2009) localidad errónea (cuadrado negro).

permiso de colectas de muestras y/o especímenes MMAyA-VMACC-DGBAPN°1289/09.

Literatura citada

- Avila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandlungen* 299: 1-706.
- Dirksen, L. & de la Riva, I. 1999. The Lizards and Amphisbaenians of Bolivia (Reptilia, Squamata): Checklist, Localities, and Bibliography. *Graellsia* 55: 199-215.
- Fugler, C.M. 1989. Lista de Saurios. *Ecología Bolivia* 13: 57-75.
- Muñoz, A. 2009. *Diploglossus fasciatus* (Gray, 1831): 612-622. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua, Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Navarro, G. & Maldonado, M. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia, Vegetación y Ambientes Acuáticos. Editorial Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Pianka, E.R. & Vitt, L.J. 2003. Lizards - Windows to the Evolution of Diversity. University of California Press, Berkeley.
- Savage, J.M.; Lips, K. & Ibañez, R.D. 2008. A new species of *Celestus* from west-central Panama, with consideration of the status of the genera of the Anguillidae: Diploglossinae (Squamata). *Revista de Biología Tropical* 6: 845-859.

Recibida: 11 Noviembre 2013

Revisada: 28 Febrero 2014

Aceptada: 22 Mayo 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/>

CUADERNOS *de* HERPETOLOGÍA

VOLUMEN 29 - NÚMEROS 1 y 2 - MAYO / SEPTIEMBRE 2015

ppct.caicyt.gov.ar/index.php/cuadherpetol/

VOLUMEN 29 - NUMERO 1

Trabajos

Discovery of two new species of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Patagonia, Argentina, and occurrence of melanism in the patagonicus group 5
Fernando Lobo, Santiago Javier Nenda

Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina 27
Graciela V. Astudillo, Juan C. Acosta, Héctor J. Villavicencio, Mariela A. Córdoba

Reptiles escamosos (Squamata) del Pleistoceno Medio del Norte de la ciudad de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina) 41
Santiago Brizuela, Marcos M. Cenizo, Daniel A. Tassara

Puntos de Vista

La morfología de los Anuros: pasado, presente y futuro de nuestras investigaciones 51
Silvia Inés Quinzio, Javier Goldberg, Julio César Cruz, Mariana Chuliver Pereyra, Marissa Fabrezi

Notas

Herpetofauna de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, Bella Vista, Corrientes, Argentina 69
María del Rosario Ingaramo, Federico Marangoni, Rodrigo Cajade

Un caso de gónada segmentada en renacuajos de *Hypsiboas riojanus* (Anura, Hylidae) 77
Javier Goldberg

Primer registro de *Mesocestoides* sp. (Ciclophyllidea: Cestoda) en dos hembras de *Diplolaemus leopardinus* (Werner, 1898) 81
Noelía E. García, Mario R. Ruiz Monachesi, Marcos M. Paz

Report of reproduction in *Ameiva* cf. *jacuba* (Squamata: Teiidae) in Brazilian Cerrado 85
Bruno Tayar Marinho do Nascimento, Guilherme Marson Moya, Fábio Maffei

Depredación de *Erythrolamprus poecilogyrus* (Serpentes: Dipsadidae) por *Lethocerus annulipes* (Heteroptera: Belostomatidae) 87
José Miguel Piñeiro, Rodrigo Cajade, María del Rosario Ingaramo, Federico Marangoni

Primer registro de infestación en un reptil por larvas de *Amblyomma parvitarsum* (Acari: Ixodidae) en Argentina 91
Gabriel Natalio Castillo, Cynthia Jesica Gonzalez-Rivas, Hector Jose Villavicencio, Juan Carlos Acosta, Santiago Nava

Novedades zoogeográficas

A new noteworthy record of *Phrynops williamsi* Rhodin & Mittermeier (Testudines, Chelidae) in Uruguay 95
Claudio Borteiro, Francisco Kolenc, Carlos Prigioni

Elachistocleis matogrosso Caramaschi 2010, (Amphibia: Anura: Microhylidae) first records for Paraguay 97
Jean-Paul Brouard, Ryan Manders, Paul Smith

Diploglossus fasciatus Gray, 1831 (Diploglossa: Anguidae). Primer registro para el Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi 99
Enrique Domic, Jesús Martínez, Mileniusz Spanowicz, Robert B. Wallace



con el apoyo
editorial de



Revista de la Asociación Herpetológica Argentina

Indizada en:

Zoological Record, Directory of Open Journals, Latindex, Periódica, Ebsco, Academic Journal Database, Biblat, e-revistas, Cite Factor, Universal Impact Factor, Sedici, InfoBase Index.