
LA INFORMACIÓN CLADÍSTICA DE UN SET DE DATOS MORFOLÓGICOS EN LAGARTOS DEL GÉNERO *LIOLAEMUS* (IGUANIA: LIOLAEMIDAE)

FERNANDO LOBO¹ & CRISTIAN ABDALA²

¹ Cátedra de Anatomía Comparada, Fac. de Cs. Naturales (UNSa) – CONICET. Avda. Bolivia 5150, (4400) Salta, Argentina. flobo@unsa.edu.ar

² Inst. de Herpetología, Fundación Miguel Lillo – UNT – CONICET. Miguel Lillo 251, (4000) Tucumán, Argentina. popper@tucbbs.com.ar

R E S U M E N . — Un set de 35 caracteres tomados de los esqueletos de especímenes de 24 especies de *Liolaemus* (representantes de los mayores grupos reconocidos actualmente en la literatura) se analizó cladísticamente utilizando dos criterios diferentes. En primer lugar se analizó considerando a los caracteres con pesos iguales y luego la misma matriz se analizó aplicando el esquema de pesos implicados, para tal fin se realizaron cinco corridas distintas cambiando cada vez el valor de la constante K (desde 2 a 6). Los resultados obtenidos de las seis corridas se compararon con las hipótesis propuestas hasta el momento basadas en sets de datos dispares (ADN, enzimas y morfología externa). A pesar de lo limitado de la muestra de especies (16% de las especies del género) y de especímenes (promedio de 4 ejemplares por especie) y de la naturaleza de los caracteres para dichas muestras (80% de polimórficos y continuos) los resultados obtenidos aplicando el pesado implícito son llamativamente congruentes con otros publicados anteriormente. Este trabajo demuestra por un lado la eficiencia del método de pesado utilizado para recuperar la información filogenética contenida en este set de datos (no recuperada utilizando pesos iguales), y al mismo tiempo de la congruencia entre análisis separados como contrapartida para cotejar resultados obtenidos a partir de datos independientes.

Palabras claves: *Liolaemus*, filogenia, morfología, pesado, congruencia.

A B S T R A C T . — A data set of 35 characters taken from skeletonized specimens of 24 species representing the main groups of *Liolaemus* described in literature were cladistically analyzed. Two different criteria were applied: we first considered all characters equally weighted and in a second step of the analysis we applied the Goloboff's implied weights method. We did six runs, one applying equally-weighted characters criteria and five additional ones changing in each case the value for the constant K (from 2 to 6). Results were compared to those hypotheses obtained using different sources of data (DNA, alloenzymes, external morphology). Despite the reduced taxon (16% of the total number of species) and specimen sample (average of four specimens per species) and the equivocal nature of many characters (80% are polymorphic and continuos, analyzed using frequency bins and gap weighting methods), results obtained under the implied weights scheme are congruent with those published before. This study shows the efficiency of this weighting method for recovering the phylogenetic information of this set of data (not recovered applying equal-weights), and at the same time the importance of using congruence as a method for comparing results found from independent character sources.

Key Words: *Liolaemus*, phylogeny, morphology, weighting, congruence.

INTRODUCCIÓN

La lista más reciente de especies del género fue publicada por Etheridge & Espinoza (2000), incluyendo en ese trabajo la literatura conocida hasta ese momento para la subfamilia Liolaeminae. En la misma se pone en evidencia el crecimiento significativo que se manifiesta año a año del conocimiento taxonómico del grupo ampliándose el mismo con la descripción de nuevas especies para los diferentes grupos. Este hecho obliga a los sistemáticos a doblegar esfuerzos en el estudio, búsqueda y análisis de nuevos caracteres, y a incluir nuevos taxones en sus estudios en pos de develar las relaciones filogenéticas dentro de este gran grupo. Recientemente, el estatus taxonómico del grupo ha cambiado nuevamente; en efecto, Frost *et al.* (2001) al analizar las relaciones de los saurios policrotídeos proponen una nueva sistemática para los iguanios elevándolo al rango de familia (Liolaemidae).

La primera clasificación de *Liolaemus* basada en un criterio cladista, fue la de Etheridge (1995). Si bien no fue presentada mediante un análisis formal, las argumentaciones que justificaron la misma estuvieron basadas en apomorfías. El antecedente más lejano de un cladograma en el grupo es la hipótesis de Ortiz (1981) para el grupo *nigromaculatus* (limitada a ocho especies y empleando once caracteres morfológicos y cuatro ecológicos) presentada en el marco de un trabajo más general del grupo.

Posteriormente al trabajo de Etheridge (1995), se publicaron algunos estudios cladísticos donde los análisis realizados estuvieron basados en diferentes tipos de información e incluyendo distintas muestras de taxones (siendo distintas tanto en el número de especies como en cuáles especies fueron incluidas). Esto ha hecho dificultoso a los investigadores, hasta el momento, llevar a cabo análisis más generales combinando toda la evidencia disponible. De todos modos, ha habido en los últimos años un rápido avance en el

conocimiento de la filogenia del género.

Halloy *et al.* (1998) presentaron una hipótesis filogenética del grupo *wiegmannii* y especies relacionadas del grupo más inclusivo (grupo *boulengeri*) utilizando 12 caracteres tomados del comportamiento de inmersión en la arena de esos lagartos. Recientemente, Etheridge (2000) publicó el análisis del mismo grupo de especies estudiado por Halloy *et al.* (1998) basándose en caracteres morfológicos.

Young-Downey (1998) analizó las relaciones dentro de *Liolaemus* usando información proveniente de 29 caracteres enzimáticos, incluyendo en su análisis 46 especies (31% del número total de especies citadas en Etheridge y Espinoza, 2000). En dicho estudio la autora rescata los dos grandes agrupamientos de Laurent (1983) empleando el estatus genérico para *Liolaemus* y *Eulaemus*. Schulte *et al.* (2000) analizaron las relaciones filogenéticas en *Liolaemus* basándose en 785 posiciones informativas de ADN mitocondrial, incluyendo en su análisis 60 especies (40% del número total de especies citadas en Etheridge y Espinoza, 2000). En dicho trabajo se rescatan también los dos grandes grupos de Laurent (1983) proponiéndose conservar su categoría subgenérica. Lobo (2001) estudió las relaciones dentro del grupo *chiliensis* incluyendo 73 especies y basándose en 62 caracteres morfológicos, probándose la monofilia de once grupos de especies de los propuestos previamente en la literatura (Ortiz, 1981; Cei, 1986, 1993). Este último análisis se ha renovado actualmente (Lobo, datos no publicados) incorporando otras 6 especies y alcanzando el número de 83 caracteres.

Hace poco tiempo, Lobo y Abdala (2001) publicaron un estudio descriptivo de caracteres osteológicos para 24 especies de *Liolaemus*. En dicho trabajo se describieron 35 caracteres morfológicos del cráneo y poscráneo, presentando además información sobre su variación y polimorfismos. Teniendo en consideración toda esa información se abordó el análisis cladístico de los datos esqueléticos, eva-

luando los resultados mediante el análisis del grado de congruencia con otros estudios previos basados en fuentes de evidencia muy distintas (los citados más arriba basados en secuencias de ADN, isoenzimas y morfología externa).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los caracteres fueron tomados del esqueleto de 73 especímenes representando a 24 especies de *Liolaemus*, los que fueron descritos previamente en Lobo y Abdala (2001). En el Apéndice I se muestra la matriz de datos elaborada para este análisis incluyéndose además a *Phymaturus indistinctus* (MCN 809-810, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Argentina) para enraizar los árboles obtenidos.

El análisis cladístico se realizó empleando el programa PAUP* (Swofford, 1998). Se realizaron dos sets de corridas, en el primer caso se analizaron los 35 caracteres esqueléticos y en el segundo caso se agregaron otros cuatro caracteres morfológicos (las sinapomorfías propuestas por Etheridge, 1995 para los grupos *signifer*, *montanus* y *boulengeri*, para evaluar el efecto de las mismas en los resultados): parche de escamas femorales agrandadas, supralabiales angostas y alargadas y usualmente con la cuarta curvada hacia arriba, *epimysium* del músculo *pterygomandibularis* melánico y la hipertrofia del músculo *puboischiotibialis* cubriendo parte del *tibialis internus*. Dos caracteres esqueléticos descritos por Etheridge (1995) como sinapomorfías de los grupos *montanus* y *chiliensis* respectivamente, fueron incluidos en el set de datos de esqueleto (proceso tibial y canal de Meckel). La presencia o ausencia o el número de poros precloacales es variable (y su presencia o ausencia en el grupo *nitidus* de Etheridge, 1995) y requiere de revisión y mayor estudio, es por ello que no fue incluido en este estudio. Los caracteres esqueléticos incluyen 17 continuos (mor-

fométricos o no), 9 binarios polimórficos, 6 binarios no polimórficos, 2 multiestados polimórficos y 1 multiestado no polimórfico. Los caracteres binarios polimórficos fueron codificados siguiendo el método de las frecuencias de Wiens (1993, 1995) y los continuos utilizando el método de Thiele (1993) que emplea las medias de las especies y respeta las distancias encontradas entre las mismas evitándose utilizar codificaciones arbitrarias. Los caracteres indicados en la matriz de Apéndice 1 con letras, implican un rango de a → y, es decir los 25 estados de carácter en que fueron codificadas las especies para esos caracteres.

Una lista detallada de los caracteres y su variación puede ser encontrada en Lobo y Abdala (2001). A pesar de que se tratan de cambios no informativos, los caracteres 13, 20 y 35 (cúspides de dientes maxilares indiferenciadas, fenestra esternal dividida y huesos púbicos orientados perpendicularmente al eje de la columna vertebral, que son autapomorfías de *L. tenuis*, *L. salinicola* y *L. pseudoanomalus* respectivamente en este análisis), fueron incluidos en la matriz de datos. En el segundo caso sabemos que se trata de un carácter compartido por especies del grupo *wiegmanni* (Etheridge, 2000).

Se realizaron 12 corridas en total, en una primera ronda (6 corridas) consideramos solamente los caracteres osteológicos (del 1 al 34). En la primera corrida empleamos el criterio de pesos iguales y en las siguientes 5 corridas aplicamos los pesos implicados de Goloboff (1993) utilizando los distintos valores de la constante K (2 a 6). Después de estas corridas realizamos el mismo tipo de análisis considerando a los 39 caracteres en conjunto (osteológicos, además de los caracteres de Etheridge, 1995). Teniendo en consideración lo restringido de la muestra de taxones (24 especies de las 150, Etheridge y Espinoza, 2000) sólo pudimos evaluar la recuperación (o no) de los principales clados del género previamente descritos en la literatura (basados en secuencias de ADN, isoenzimas y morfolo-

gía externa). Para evaluar la congruencia comparamos los árboles resultantes con la taxonomía del grupo de Etheridge (1995), el estudio enzimático de Young-Downey (1998), el análisis de ADN de Schulte *et al.* (2000), la filogenia del grupo *chiliensis* de Lobo (2001) y los más recientes análisis del mismo grupo (Lobo, datos no publicados).

RESULTADOS

Teniendo en cuenta la muestra de especies disponible se evaluó la recuperación de los siguientes grupos:

1. Grupo *signifer* (Etheridge, 1995). Para considerarse apoyado este grupo por este análisis, el mismo debiera estar formado por: *L. pseudoanomalus*, *L. orientalis*, *L. dorbignyi*, *L. grosseorum*, *L. koslowskyi*, *L. ornatus*, *L. cf. quilmes*, *L. boulengeri*, *L. salinicola*. La hipótesis alternativa es la publicada por Young-Downey (1998) y Schulte *et al.* (2000) incluyendo este clado además los grupos patagónicos (*kingii* y *lineomaculatus*).

2. Grupo *montanus* (Etheridge, 1995). Sección *montanus* (Schulte *et al.*, 2000): *L. orientalis*, *L. dorbignyi*, *L. grosseorum*, *L. koslowskyi*, *L. ornatus*, *L. cf. quilmes*, *L. boulengeri*, *L. salinicola*.

3. Grupo *boulengeri* (Etheridge, 1995). Serie *boulengeri* (Schulte *et al.*, 2000): *L. grosseorum*, *L. koslowskyi*, *L. ornatus*, *L. cf. quilmes*, *L. boulengeri*, *L. salinicola*.

4. Grupo *nitidus* (Etheridge, 1995). *L. cf. silvanae*, *L. magellanicus*, *L. argentinus*, *L. tenuis*, *L. burgeri*, *L. capillitas*, *L. chiliensis*, *L. lemniscatus*, *L. ramirezae*, *L. bitaeniatus*, *L. bibroni*, *L. neuquensis*, *L. nigroviridis*. No aceptado por los estudios moleculares de Young-Downey (1998) y Schulte *et al.* (2000).

5. Grupo *chiliensis* (Etheridge, 1995). Subgénero *Liolaemus* (Laurent, 1985;

Schulte *et al.*, 2000); género *Liolaemus* (Young-Downey, 1998): *L. argentinus*, *L. tenuis*, *L. burgeri*, *L. capillitas*, *L. chiliensis*, *L. lemniscatus*, *L. ramirezae*, *L. bitaeniatus*, *L. bibroni*, *L. neuquensis*, *L. nigroviridis*.

6. Grupo *alticolor* (Lobo, datos no publicados). *L. ramirezae*, *L. bitaeniatus*, *L. bibroni*. Este arreglo es congruente con Schulte *et al.* (2000).

7. Grupo *tenuis* (Lobo, 2001). *L. tenuis*, *L. argentinus*, *L. neuquensis*.

8. Grupo *lineomaculatus*. Ortiz (1981) describió el grupo *magellanicus-lineomaculatus* formado por estas dos especies y separado del grupo *archeforus-kingii*. Young-Downey (1998) y Schulte *et al.* (2000) encontraron estos grupos patagónicos formando un agrupamiento monofilético. Siguiendo a Ortiz (1981) este análisis debería incluir a *L. cf. silvanae* y *L. magellanicus* formando un grupo separado de *L. kingii*.

Un caso particular lo constituye *L. chacoensis*, el cual fue incluido en el subgénero *Eulaemus* por Laurent (1983, 1992); posteriormente fue incluido en el grupo *chiliensis* por Etheridge (1995); Lobo (2000) basado en la morfología de los hemipenes incluyó esta especie en el grupo *signifer* de Etheridge (1995), y Schulte *et al.* (2000) encontraron a esta especie incluida en su serie *boulengeri*.

El número indicado para cada grupo en la lista presentada arriba es utilizado en los árboles de las figuras 1 a 5. El resumen de los resultados por corrida se encuentra en la Tabla 1.

ANÁLISIS CONSIDERANDO A TODOS LOS CARACTERES CON PESOS IGUALES

(Análisis considerados los datos del esqueleto solo y en combinación con los caracteres de Etheridge, 1995)

Considerando todos los caracteres con

pesos iguales, incluyendo o no los caracteres 36 al 39 (morfología externa) encontramos solamente un árbol (Figura 1). Como se puede apreciar en esta figura, solamente un grupo de los ocho evaluados en este estudio es recuperado. El grupo (8) formado por *L. cf. silvanae* y *L. magellanicus* recupera el grupo *magellanicus-lineomaculatus* descrito por Ortiz (1981). *Liolaemus kingii* no forma un grupo monofilético con el clado *lineomaculatus* como fue propuesto por Young-Downey (1998) y Schulte *et al.* (2000). En este análisis *L. chacoensis* está relacionado con otras especies del grupo *darwinii* como ocurre en Schulte *et al.* (2000).

Solamente en estas corridas *L. pseudoanomalus* se encuentra relacionado con *L. salinicola* (Schulte *et al.*, 2000, encontraron a *L. pseudoanomalus* como grupo hermano del grupo *wiegmannii*). Las sinapomorfias del grupo *lineomaculatus* en este análisis son: proceso ceratohial ensanchado abruptamente (carácter 4: 0 → 1); disminución en el número de anillos traqueales (carácter 7: g → q); pérdida de los dientes pterigoideos (carácter 9: i → a); pérdida de la costilla cervical III (carácter 15: q → y); disminución del índice fenestra coracoide/fenestra escapular (carácter 27: o → p); aumento del

índice varilla xifiesternal/longitud del cráneo (carácter 31: j → l).

PESOS IMPLICADOS
(Análisis de los
datos esqueléticos solos)

Aplicando pesos implicados se obtuvieron dos topologías:

Un árbol (Figura 2) fue encontrado bajo valores de K= 2, 3 y 4 y la otra topología (Figura 3) bajo valores de K=5 y 6.

En el primer caso se recuperaron dos grupos: *montanus* (2) y *lineomaculatus* (8) y en el segundo caso, incrementando el valor de K recuperamos seis grupos: *signifer* (1), *montanus* (2), *nitidus* (4), *alticolor* (6), *tenuis* (7) y *lineomaculatus* (8).

El grupo *signifer* (Etheridge, 1995) se encuentra sostenido por 8 sinapomorfias: tendencia a la pérdida de un osculo escleral (carácter 1: a → m); extremo libre del ceratobranquial II se torna expandido (carácter 5: a → g); incremento en el número de dientes pterigoideos (carácter 9: f → o); abertura parcial del canal de Meckel (carácter 14: 1 → 0); rama lateral de la clavícula más corta (carácter 26: o → u); disminución de la longitud del *hipoischium* (carácter 29: s

Grupos de especies	Análisis incluyendo datos de esqueleto solos						Análisis incluyendo esqueleto y sinapomorfias de Etheridge (1995)					
	PI	K=2	K=3	K=4	K=5	K=6	PI	K=2	K=3	K=4	K=5	K=6
1- <i>signifer</i>					X	X		X	X	X	X	X
2- <i>montanus</i>		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X
3- <i>boulengeri</i>								X	X	X		
4- <i>nitidus</i>					X	X		X	X	X	X	X
5- <i>chiliensis</i>												
6- <i>alticolor</i>					X	X		X	X	X	X	X
7- <i>tenuis</i>					X	X		X	X	X	X	X
8- <i>lineomaculatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Tabla 1. Resumen de los resultados obtenidos en este estudio. Las columnas indican las distintas corridas realizadas y las filas los grupos de especies recuperados en cada caso. PI= pesos iguales. K=2-6= distintos valores de la constante K.

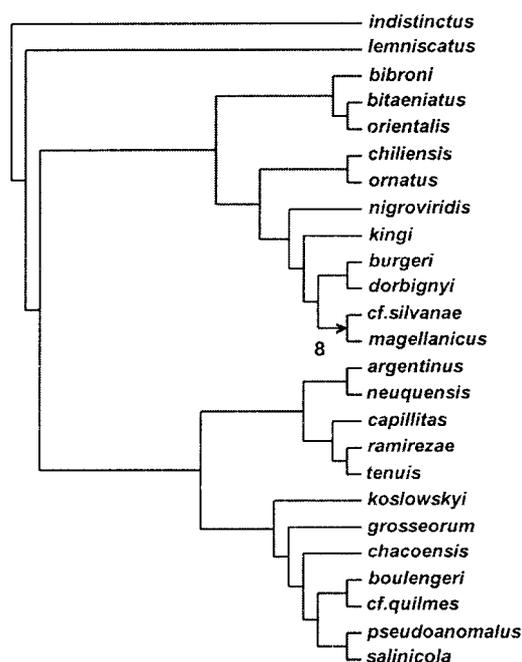


Figura 1. Árbol encontrado pesando a todos los caracteres iguales al analizar un set de 35 caracteres del esqueleto. Longitud = 49944; CI = 0,2960; HI = 0,7040; RI = 04135. El mismo árbol fue encontrado incluyendo los caracteres 36 al 39 (sinapomorfias de Etheridge, 1995). Longitud = 50352; CI = 0,2955; HI = 0,7045; RI = 0,4156.

—> w); incremento en la relación varilla xifiesternal/longitud del cráneo (carácter 31: l —> o); acortamiento de la clavícula (carácter 32: h —> q).

El grupo *montanus* (Etheridge, 1995) está sostenido por 13 sinapomorfias: incremento del número de anillos traqueales (carácter 7: k —> f); mayor proporción de anillos traqueales incompletos (carácter 8: l —> p); menor número de dientes heterodontes en el maxilar (carácter 11: l —> h); disminución en el número de costillas posxifiesternales alargadas (carácter 17: o —> q); extremo libre del hiposquion se torna más angosto (carácter 21: f —> m); adquisición de un proceso tibial en forma de navaja (carácter 22: 0 —> 1); disminución del índice altura cráneo/longitud del cráneo (carácter 24: a —> d); disminución del índice ancho/longitud del cráneo

(carácter 25: h —> q); postfrontal más corto (carácter 28: g —> i); varilla xifiesternal más corta (carácter 31: o —> q); clavícula más corta (carácter 32: q —> s); clavícula más ancha (carácter 33: m —> i); y placa esternal más angosta (carácter 34: h —> k).

El grupo *nitidus* (Etheridge, 1995) se encuentra sostenido por 4 sinapomorfias: proceso anterior del aritenoides ubicado posterior al nivel de los procesos cricoideos anteriores (carácter 6: a —> i); disminución de la relación fenestra coracoides /fenestra escapular (carácter 27: l —> q); preisquion más largo (carácter 30: l —> q); clavícula más angosta (carácter 33: m —> r).

El grupo *alticolor* (Lobo, datos no publicados) está sostenido por 6 sinapomorfias: incremento del número de anillos traqueales (carácter 7: k —> a); pérdida de costilla cervical III (carácter 15: q —> y); extremo cartilaginoso de costilla cervical IV bifurcado (carácter 16: l —> d); extremo libre del hiposquion más expandido (carácter 21: m —> h); tres primeras vértebras caudales sin chevron (carácter 23: 1 —> 2); clavícula más corta (carácter 32: j —> o).

El grupo *lineomaculatus* (Ortiz, 1981) está sostenido por 7 sinapomorfias: proceso ceratohial abruptamente ensanchado (carácter 4: 0 —> 1); menor número de anillos traqueales (carácter 7: o —> q); menor número de dientes maxilares (carácter 10: h —> b); canal de Meckel descubierto (carácter 14: 1 —> 0); incremento del número de costillas posxifiesternales (carácter 17: o —> i); rama lateral de la interclavícula más larga (carácter 26: j —> h); clavícula más larga (carácter 32: j —> h).

El grupo *tenuis* (Lobo, 2001) está sostenido por 8 sinapomorfias: extremo libre del ceratobranquial II expandido (carácter 5: g —> y); incremento del número de anillos traqueales incompletos (carácter 8: k —> v); extremo cartilaginoso de la costilla cervical IV bifurcado (carácter 16: l —> a); disminución de la relación altura/longitud del cráneo (carácter

24: m → n); posfrontal más corto (carácter 28: k → p); preisquion más largo (carácter 30: h → q); clavícula más angosta (carácter 33: i → m); placa esternal más angosta (carácter 34: i → l).

PESOS IMPLICADOS
(Sumando los caracteres
sinapomórficos de Etheridge, 1995)

Al analizar la totalidad de los datos, los caracteres tomados del esqueleto, además de los 4 tomados de Etheridge (1995) encontramos dos topologías (Figura 4 y 5).

Un árbol (Figura 4) fue encontrado con valores de K = 2, 3 y 4; el otro árbol (Figura 5) con valores K = 5 y 6.

En el primer caso se recuperaron siete grupos: *signifer* (1); *montanus* (2); *boulengeri* (3); *nitidus* (4); *alticolor* (6); *tenuis* (7) y *lineomaculatus* (8). En el segundo caso (Figura 5) los mismos grupos fueron recuperados con la excepción del grupo *boulengeri* (3). Las topologías de las figuras 4 y 5 difieren en las relaciones dentro del grupo *montanus* (2).

Las sinapomorfias del grupo *signifer* (1) (Etheridge, 1995) son 11 incluyendo 4 de las encontradas en el análisis de datos esqueléticos solos: (caracteres 1: i → m; 5: a → g; 9: f → l y 14: l → 0). Las otras 7 sinapomorfias son: márgenes del foramen parietal formados principalmente por el hueso parietal (carácter 2: 0 → 1); pérdida de la costilla cervical III (carácter 15: p → y); incremento de la relación fenestra coracoidea/fenestra escapular (carácter 27: i → f); preisquion más largo (carácter 30: l → q); clavícula más angosta (carácter 33: m → r); *epimisium* del músculo *pterygomandibularis* melánico (carácter 38: 0 → 1); músculo *puboisquiotibialis* hipertrofiado cubriendo en parte al *tibialis* interno (carácter 39: 0 → 1).

Las sinapomorfias del grupo *montanus* (2) (Etheridge, 1995) son 10 incluyendo 8 de las encontradas en el análisis de datos esqueléticos solos: (caracteres 7: k → f; 11: l → h; 17: o → q; 22: 0 → 1; 24: a → d; 28: g → i; 31: o → q; 34: h → k; siendo los cambios en los caracteres 17 y

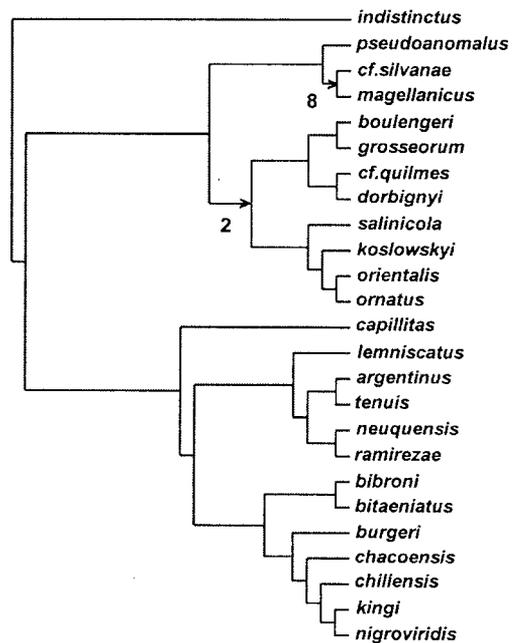


Figura 2. Árbol obtenido del análisis considerando los caracteres del esqueleto solos y aplicando pesos implicados con valores de la constante K = 2, 3 y 4; K = 2 (fit: -168.95552); K = 3 (fit: -185.10224) y K = 4 (fit: -198.85521).

31 en dirección opuesta). Las otras sinapomorfias son como sigue: foramen parietal no excavado (carácter 3: f → a) y rama lateral de la interclavícula más larga (carácter 26: x → u).

Las sinapomorfias del grupo *boulengeri* (3) (Etheridge, 1995) son: incremento en el número de dientes pterigoideos (carácter 9: l → o); menor número de dientes maxilares (carácter 10: p → n); disminución en el número de costillas posxifisternales alargadas (carácter 17: n → q); varilla xifiesternal más corta (carácter 31: j → u); parche de escamas posfemorales agrandadas (carácter 36: 0 → 1).

Las sinapomorfias para el grupo *nitidus* (1) (Etheridge, 1995) son nueve incluyendo las cuatro encontradas en el análisis con los datos de esqueleto solos (caracteres 6: a → i; 27: l → q; 30: l → q; y 33: m → r).

Las otras sinapomorfias son: coronas de los dientes con bordes rectos (no divergentes) (carácter 12: 0 → 1); dismi-

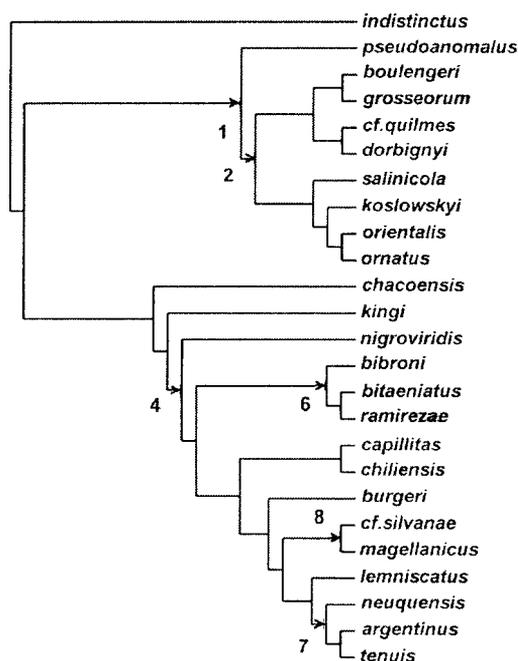


Figura 3. Árbol obtenido del análisis considerando los caracteres del esqueleto solos y aplicando pesos implicados con valores de la constante $K = 5$ y 6 ; $K = 5$ (fit: -211.54805) y $K = 6$ (fit: -223.07828). Los números en los nodos indican: (1) grupo *signifer*; (2) grupo *montanus*; (4) grupo *nitidus*; (6) grupo *alticolor*; (7) grupo *tenuis*; (8) grupo *lineomaculatus*.

nación en el número de costillas posxiesternales alargadas (carácter 17: o \rightarrow s); extremo libre del hiposquion angosto, no expandido (carácter 21: a \rightarrow m); disminución en la proporción ancho/longitud del cráneo (carácter 25: j \rightarrow m); incremento de la longitud clavicular (carácter 32: c \rightarrow h).

El grupo *lineomaculatus* (1) (Ortiz, 1981); grupo *alticolor* (1) (Lobo, en prep.) y grupo *tenuis* (1) (Lobo, 2001) están sostenidos por las mismas sinapomorfías que las del análisis de los datos esqueléticos solos.

DISCUSIÓN

Como fuera confirmado en el pasado, la morfología del esqueleto brinda impor-

tante información acerca de las relaciones filogenéticas, a niveles altos de la taxonomía de los iguanios (como en de Queiroz, 1987; Estes *et al.*, 1988; Etheridge y de Queiroz, 1988; Frost y Etheridge, 1989 entre otros). También este sistema es muy informativo para establecer relaciones intragenéricas (por ejemplo Frost, 1992; Wiens, 1993; Reeder y Wiens, 1996; Hollingsworth, 1998; entre otros). En Lobo y Abdala (2001), describimos 35 caracteres esqueléticos y remarkamos la importancia que algunos de ellos podrían tener en el estudio de relaciones dentro del género. Siguiendo una metodología formal de análisis encontramos soporte a la mayor parte de las observaciones sistemáticas que hiciéramos entonces. Como resultado de nuestro estudio se pudieron alcanzar dos tipos de conclusiones: aquellas referidas a las relaciones interespecíficas en *Liolaemus* y aquellas referidas a los métodos de análisis empleados.

ACERCA DE LOS GRUPOS DE ESPECIES

Seis de los grupos que se evaluaron en este estudio ahora pueden considerarse mejor soportados (grupos *signifer*, *montanus*, *nitidus*, *lineomaculatus*, *alticolor* y *tenuis*). En el análisis de caracteres esqueléticos solos no se ha encontrado evidencia que sustente al grupo *boulengeri*. Este grupo solamente fue recuperado en tres de las doce corridas cuando se sumaron los caracteres de Etheridge (1995).

En siete corridas (Figuras 3, 4 y 5) el grupo *nitidus* de Etheridge (1995) fue recuperado pero con *L. cf. silvanae* y *L. magellanicus* incluido entre otras especies del grupo *chiliensis* y no como grupo hermano de aquel grupo. El grupo *nitidus* no fue recuperado en estudios moleculares (Young-Downey, 1998; Schulte *et al.*, 2000) pero sí fue éste el caso del grupo *chiliensis*. Etheridge (1995) describió dos caracteres soportando el grupo *chiliensis*

(canal de Meckel y poros precloacales); debido a que la presencia o ausencia y el número de poros precloacales es variable no solamente en el grupo *chiliensis* sino también en el grupo *nitidus*, este carácter no fue considerado en este estudio. Debido a que esta decisión podría haber influido en el resultado del análisis a favor de aceptar el grupo *nitidus* sin encontrar el grupo *chiliensis*, se hicieron pruebas incluyendo aquel carácter (en la matriz general de datos esqueléticos y sinapomorfías de Etheridge, 1995) encontrándose los mismos resultados exhibidos en las Figuras 1, 4 y 5. Incluir este carácter en la forma en que ese autor lo describiera (Etheridge, 1995) no afecta los resultados. Este carácter debiera codificarse empleando el método de los «gaps» de Thiele (1993). El grupo *chiliensis* no fue recuperado en ninguna de las doce corridas.

Liolaemus chacoensis fue incluido en su grupo «argentino» por Laurent (1983, 1984, 1985), y posteriormente en su subgénero *Eulaemus* (Laurent, 1992), mientras que Etheridge (1995) lo incluyó en su grupo *chiliensis*. Lobo (2000), estudiando la morfología de los hemipenes, remarcó el hecho de que la ornamentación en el caso de *L. chacoensis* es prácticamente idéntica a la encontrada en especies del grupo *signifer*. En los dos análisis considerando a los caracteres de pesos iguales (Figura 1), *L. chacoensis* se encuentra incluido en un grupo formado por otros miembros del grupo *boulengeri* (y más relacionado a especies del grupo *darwini*, como ocurre en el análisis de Schulte *et al.*, 2000). Cuando se analizó empleando pesos implicados, aún escogiendo como presente para esta especie el carácter sinapomórfico del grupo *boulengeri* (parche de escamas posfemorales agrandadas), aparece como grupo hermano del grupo *signifer* (Figuras 4 y 5).

En todas las corridas empleando pesos implicados (Figuras 2, 3, 4 y 5), *boulengeri* es el grupo hermano de *L. grosseorum*, relación semejante a la encontrada por Schulte *et al.* (2000).

Únicamente en las corridas siguiendo

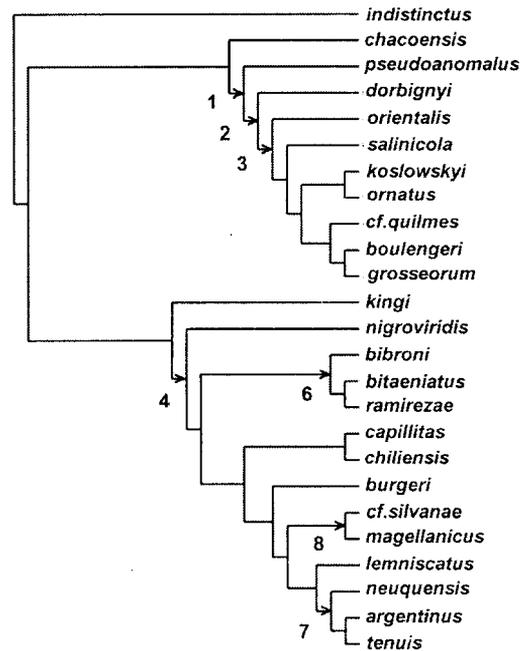


Figura 4. Arbol obtenido de sumar los caracteres del esqueleto además de las sinapomorfías de Etheridge (1995) empleando pesos implicados con valores de la constante $K = 2, 3$ y 4 ; $K = 2$ (fit: -252.62924); $K = 3$ (fit: -270.56681) y $K = 4$ (fit: -285.76485).

el criterio de pesos iguales *L. pseudoanomalous* se encuentra relacionado con *L. salinicola* (*L. pseudoanomalous* sería el grupo hermano del grupo *wiegmannii* en Schulte *et al.*, 2000)

En las doce corridas, *L. cf. silvanae* es el grupo hermano de *L. magellanicus*.

EL EFECTO DE EMPLEAR "PESOS IMPLICADOS"

Debido a que no todos los caracteres brindan la misma información sobre la filogenia de un grupo, decidimos utilizar un método que fue propuesto para diferenciarlos de acuerdo con la homoplasia que los mismos exhiben durante el proceso de búsqueda de árboles. Este método le asigna los mayores pesos a aquellos caracteres que son menos homoplásticos y que mejor informan sobre un árbol, utilizando para ello una función cón-

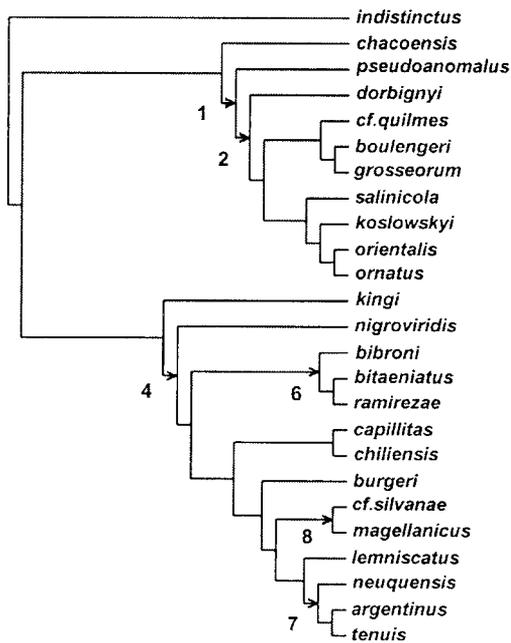


Figura 5. Árbol obtenido para todos los caracteres juntos aplicando valores de $K = 5$ y 6 ; $K = 5$ (fit: -299.24650) y $K = 6$ (fit: -311.45906).

cava de pesado. Este método (Goloboff, 1993) es una mejora con respecto al conocido pesado sucesivo de Farris (1969) debido a que no depende de una corrida inicial ya que el proceso de pesado trabaja durante la búsqueda misma de árboles (es decir que el punto de partida no afecta los resultados que se obtienen). Además una función cóncava de pesado discrimina los caracteres menos homoplásticos de otros más homoplásticos, a pesar de exhibir igual número de pasos extra entre hipótesis alternativas (por más detalles sobre el desarrollo teórico de estas ideas y la discusión relacionada de los últimos años, se puede consultar Kitching *et al.*, 1998, y más recientemente Schuh, 2000). Debido a que no existe un criterio objetivo que nos indique qué valor debemos seleccionar para la constante K , calculamos todas las hipótesis alternativas cambiando los valores de dicha constante (2 - 6).

En este estudio, corriendo la matriz con $K=2$, $K=3$ y $K=4$ en el análisis de caracteres esqueléticos solos, se encontró

la misma topología (Figura 2); sumando los caracteres de Etheridge (1995) y analizando con esos mismos valores de K , se encontró también una sola hipótesis (Figura 4).

El esquema de pesos implicados de Goloboff (1993) fue mucho más eficiente para recuperar los principales clados de *Liolaemus*, a diferencia de lo que sucedió al aplicar el esquema más comúnmente utilizado en la literatura de aplicar pesos iguales a todos los caracteres. Corriendo los caracteres esqueléticos solos, recuperamos solamente un grupo versus dos ($K= 2, 3, 4$) y seis ($K= 5, 6$) utilizando pesos implicados. Corriendo la matriz de esqueléticos más caracteres de Etheridge (1995): bajo el criterio de pesos iguales recuperamos un solo grupo versus siete y seis grupos ($K= 2, 3$ y 4 , $K= 5$ y 6 respectivamente). La eficiencia de este método es más significativa si consideramos que se trabajó con una muestra muy restringida de especies (16% del número total de especies del género), y además que el 80% de los caracteres son polimórficos y/o continuos codificados empleando sus valores de frecuencias y las medias respectivamente (usando una media de muestra que en la mayoría de los casos no superó los 4 especímenes). Consideramos muy improbable que aquellos mismos grupos (encontrados en análisis basados en moléculas) fueron recuperados aquí por azar. La comparación de nuestros resultados y los publicados en los análisis anteriores (congruencia), revelan un patrón común: la historia genealógica de *Liolaemus*.

Al agregar los caracteres morfológicos (no esqueléticos de Etheridge, 1995) descritos como sinapomorfías, no se encontraron diferencias en los resultados con la excepción de la recuperación del grupo *boulengeri* en tres corridas.

El significado del uso de la constante K y el significado de los resultados obtenidos aplicando diferentes valores, requiere de más estudios teóricos y empíricos ya que no existe una relación muy clara o directa entre los valores de K y la

(canal de Meckel y poros precloacales); debido a que la presencia o ausencia y el número de poros precloacales es variable no solamente en el grupo *chiliensis* sino también en el grupo *nitidus*, este carácter no fue considerado en este estudio. Debido a que esta decisión podría haber influido en el resultado del análisis a favor de aceptar el grupo *nitidus* sin encontrar el grupo *chiliensis*, se hicieron pruebas incluyendo aquel carácter (en la matriz general de datos esqueléticos y sinapomorfías de Etheridge, 1995) encontrándose los mismos resultados exhibidos en las Figuras 1, 4 y 5. Incluir este carácter en la forma en que ese autor lo describiera (Etheridge, 1995) no afecta los resultados. Este carácter debiera codificarse empleando el método de los «gaps» de Thiele (1993). El grupo *chiliensis* no fue recuperado en ninguna de las doce corridas.

Liolaemus chacoensis fue incluido en su grupo «argentino» por Laurent (1983, 1984, 1985), y posteriormente en su subgénero *Eulaemus* (Laurent, 1992), mientras que Etheridge (1995) lo incluyó en su grupo *chiliensis*. Lobo (2000), estudiando la morfología de los hemipenes, remarcó el hecho de que la ornamentación en el caso de *L. chacoensis* es prácticamente idéntica a la encontrada en especies del grupo *signifer*. En los dos análisis considerando a los caracteres de pesos iguales (Figura 1), *L. chacoensis* se encuentra incluido en un grupo formado por otros miembros del grupo *boulengeri* (y más relacionado a especies del grupo *darwinii*, como ocurre en el análisis de Schulte *et al.*, 2000). Cuando se analizó empleando pesos implicados, aún escoreando como presente para esta especie el carácter sinapomórfico del grupo *boulengeri* (parche de escamas posfemorales agrandadas), aparece como grupo hermano del grupo *signifer* (Figuras 4 y 5).

En todas las corridas empleando pesos implicados (Figuras 2, 3, 4 y 5), *boulengeri* es el grupo hermano de *L. grosseorum*, relación semejante a la encontrada por Schulte *et al.* (2000).

Únicamente en las corridas siguiendo

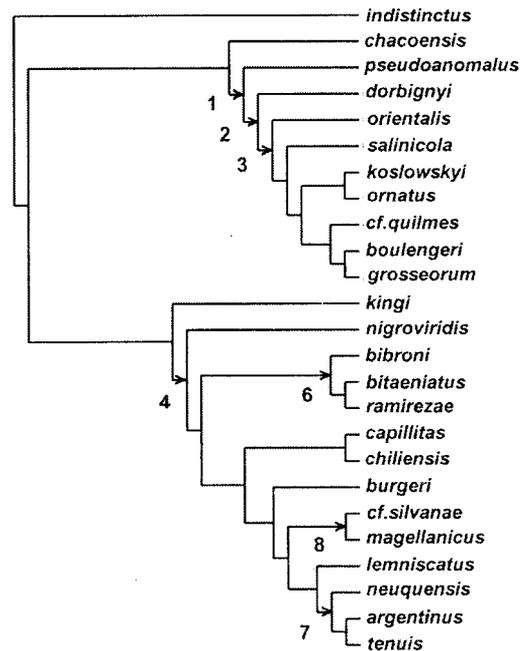


Figura 4. Arbol obtenido de sumar los caracteres del esqueleto además de las sinapomorfías de Etheridge (1995) empleando pesos implicados con valores de la constante $K = 2, 3$ y 4 ; $K = 2$ (fit: -252.62924); $K = 3$ (fit: -270.56681) y $K = 4$ (fit: -285.76485).

el criterio de pesos iguales *L. pseudoanomalous* se encuentra relacionado con *L. salinicola* (*L. pseudoanomalous* sería el grupo hermano del grupo *wiegmannii* en Schulte *et al.*, 2000)

En las doce corridas, *L. cf. silvanae* es el grupo hermano de *L. magellanicus*.

EL EFECTO DE EMPLEAR "PESOS IMPLICADOS"

Debido a que no todos los caracteres brindan la misma información sobre la filogenia de un grupo, decidimos utilizar un método que fue propuesto para diferenciarlos de acuerdo con la homoplasia que los mismos exhiben durante el proceso de búsqueda de árboles. Este método le asigna los mayores pesos a aquellos caracteres que son menos homoplásticos y que mejor informan sobre un árbol, utilizando para ello una función cón-

eficiencia en la recuperación de clados (medido en este estudio mediante el criterio de congruencia). Incrementando los valores de K para los caracteres esqueléticos solos, encontramos los mejores resultados con los valores máximos (recuperando uno, dos y seis grupos utilizando pesos iguales, $K= 2-4$ y $K= 5-6$ respectivamente). Para el análisis de la totalidad de los datos, obtuvimos uno, siete y seis grupos con pesos iguales, $K= 2-4$ y $K= 5-6$, respectivamente.

Källersjö *et al.* (1999) en un análisis molecular de secuencia de 1428 bases para la filogenia de las plantas que las terceras posiciones (codones) a pesar de exhibir una frecuencia de cambios considerablemente mayor que las primeras y segundas posiciones reflejaban mayor parte de la estructura filogenética en los resultados. Estos autores recomiendan por ello tomar con precaución los métodos de análisis que se basan en pesado según la homoplasia exhibida por los caracteres como el utilizado aquí. Por el momento entonces las conclusiones entre ambos trabajos serían contradictorias, análisis futuros deberían tener como objetivo ampliar esta temática.

CONCLUSIONES

Durante los últimos años han sido propuestas diferentes metodologías para tratar caracteres morfológicos que exhiben variación y para los caracteres continuos (Thiele, 1993; Wiens, 2000). Asimismo, nuevas fuentes de información morfológica son ahora sujeto de continuas investigaciones (por ejemplo Zelditch *et al.*, 2000). Estos dos factores han expandido las posibilidades de extraer más información cladística de la morfología en comparación con lo que se hacía años atrás. Estos nuevos aportes teóricos y metodológicos, favorecen el estudio de muchos investigadores en un campo prácticamente inagotable como lo ha sido siempre y sigue siendo, el de la morfología. Los métodos aplicados en este estudio (méto-

do de las frecuencias, de los «gaps» para codificar en combinación con la aplicación de pesos implicados) han pasado en este caso el test de congruencia probando su eficiencia y revelando al mismo tiempo la señal filogenética contenida en este set de datos.

Las relaciones filogenéticas dentro de *Liolaemus* son el objeto de intenso estudio (por distintos autores) y como se puede apreciar, aún se están dando los primeros pasos. El estudio de nuevas fuentes de evidencia (morfológica o no) y la adición de nuevos caracteres son necesarios para brindar más resolución al conocimiento actual (por cierto incompleto) de la filogenia de *Liolaemus*.

AGRADECIMIENTOS

J. Wiens y P. Goloboff revisaron e hicieron valiosos comentarios sobre este trabajo. Ayuda importante nos brinda el grupo de discusión y seminarios organizados en la Cátedra de Anatomía Comparada. M. Fabrezi (Museo de Cs. Naturales, UNSa) y E. Lavilla y S. Kretzschmar (Fundación Miguel Lillo) nos permitieron estudiar esqueletos y preparar otros de especímenes depositados en las colecciones a su cargo. I. Martínez Oliver y J. M. Díaz Gómez nos ayudaron generosamente en tareas de laboratorio (UNSa). También agradecemos a las instituciones que nos proveen de apoyo a nuestros estudios: UNSa (Universidad Nacional de Salta), CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, CIUNSA (Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta) y Fundación Miguel Lillo.

LITERATURA CITADA

- CEI, J. M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Mus. reg. Sci. nat. Torino Monogr.* 4: 527 pp.

- CEI, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Mus. reg. Sci. nat. Torino, Monogr.* 14: 949 pp.
- DE QUEIROZ, K. 1987. Phylogenetic Systematics of Iguanine Lizards. A comparative osteological study. *University of California Publications. Zoology*, Vol. 118: 203 pp.
- ESTES, R.; K. DE QUEIROZ & J. GAUTHIER. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata: 121-281. *En: ESTES, R. & G. PREGILL (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families.* Stanford Univ. Press.
- ETHERIDGE, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *Am. Mus. Novitates*, 3142: 1-34.
- ETHERIDGE, R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropicuridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs*, 14: 293-352.
- ETHERIDGE, R. & K. DE QUEIROZ. 1988. A phylogeny of Iguanidae: 283-367. *En: ESTES, R. & G. PREGILL (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families.* Stanford Univ. Press.
- ETHERIDGE, R. & R. ESPINOZA. 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropicuridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service*. Nº 126: 64 pp.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.* 18: 374-385.
- FROST, D. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropicurus* group of lizards (Iguania: Tropicuridae). *Am. Mus. Novitates*, 3033: 1-68.
- FROST, D. R. & R. ETHERIDGE. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *The University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* Nº 81: 1-65.
- FROST, D. R.; R. ETHERIDGE; D. JANIES & T. A. TITUS. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *Am. Mus. Novitates* Nº 3343: 1-38.
- GOLOBOFF, P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- HALLOY, M.; R. ETHERIDGE & G. M. BURGHARDT. 1998. To bury in sand: Phylogenetic relationships among lizard species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 12: 1-37.
- HOLLINGSWORTH, B. D. 1998. The systematics of chuckwallas (*Sauromalus*) with a phylogenetic analysis of other iguanid lizards. *Herpetological Monographs*, 12: 38-191.
- KÄLLERSJÖ, M.; V. A. ALBERT & J. S. FARRIS. 1999. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics*, 15: 91-93.
- KITCHING, I. J.; P. L. FOREY; C. J. HUMPHRIES; & D. M. WILLIAMS. 1998. Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis. *The Systematics Association Publication, Oxford Science Publications*. Nº II: 1-228 pp.
- LAURENT, R. F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Bol. Asoc. Herpetol. Arg.* 1:16-18.
- LAURENT, R. F. 1984. On some iguanid genera related to or previously confused with *Liolaemus* Wiegmann. *J. Herpetol.* 18:357-373.
- LAURENT, R. F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus*

- mus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuad. herpetol.*, 1: 1-37.
- LAURENT, R. F. 1992. On some overlooked species of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia Tropicuridae) from Peru. *Breviora*, 494: 1-33.
- LOBO, F. 2000. La ornamentación de los hemipenes en *Liolaemus* (Iguania: Tropicuridae). *Cuad. herpetol.*, 14 (2): 145-151.
- LOBO, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropicuridae). *Herpetological Journal*, 11(4): 137-150.
- LOBO, F. & C. ABDALA. 2001. Variación morfológica en el esqueleto de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). Búsqueda y descripción de caracteres. *Cuad. herpetol.* 15 (2): 119-135.
- ORTIZ, J. C. 1981. Révision taxonomique et biologique des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata, Iguanidae). Thèse Doct. d'Etat Sci. Nat. Univ. Paris VII, 438 pp.
- REEDER, T. W. & J. J. WIENS. 1996. Evolution of the lizard family Phrynosomatidae as inferred from diverse types of data. *Herpetological Monographs*, 10: 43-84.
- SCHUH, R. T. 2000. Biological Systematics. Principles and applications. Comstock Publishing Associates (Cornell University Press). Ithaca. 236 pp.
- SCHULTE, J. A.; J. R. MACEY; R. E. ESPINOZA & A. LARSON. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring andean vicariance and dispersal. *Biol. J. Linn. Soc.*, 69: 75-102.
- SWOFFORD, D. L. 1998. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4b8. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- THIELE, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9: 275-304.
- WIENS, J. J. 1993. Phylogenetic systematics of the tree lizards (Genus *Urosaurus*). *Herpetologica*, 49 (4): 399-420.
- WIENS, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Syst. Biol.* 44: 482-500.
- WIENS, J. J. 2000. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. *En: WIENS, J. J. (Ed.), Phylogenetic analysis of morphological data.* Smithsonian Institution Press.
- YOUNG-DOWNEY, A. R. 1998. Phylogenetic studies on *Liolaemus* (Sauria: Tropicuridae): an interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. Ph. D. University of Miami, Coral Gables, Florida. 85 pp.
- ZELDITCH, M. L.; D. L. SWIDERSKI & W. L. FINK. 2000. Discovery of phylogenetic characters in morphometric data. *En: WIENS, J. J. (Ed.), Phylogenetic analysis of morphological data.* Smithsonian Institution Press.

	1	2	3
	123456789012345678901234567890123456789		
<i>indistinctus</i>	a1m1a1??asv011yyoaa0a01afo??salami00100		
<i>kingii</i>	a0a0aagdiad010amfaa0a01jhiikdfcmg00000		
<i>argentinus</i>	y2a0yyovdhi111yaofa0y01rqounuuyym100100		
<i>bibroni</i>	a(01)d0kkalhih111ydnaa0h02ipjokfqbori00100		
<i>bitaeniatus</i>	?0a0?k?lbmi111yavaa0h02ntjvnmymfmg00100		
<i>boulengeri</i>	m0a2aattylc010ymqaa0f12cqfukahusil01011		
<i>burgeri</i>	a0a0aybpbkqa011qlpaa0y01ihjoihibjii00100		
<i>capillitas</i>	?1y?????skk111??taa0?00muowg?qaxrn00100		
<i>cf. silvanae</i>	a0a1ayqaabe110yaiaa0y02ifhygiauhig00100		
<i>cf. quilmes</i>	?0a?????snb110??qaa0?11ipfri??woem01011		
<i>chacoensis</i>	i0f1aawyfsq111pmwaa0y02fqxlglyyueh01000		
<i>chiliensis</i>	a1a0ymuavpl111mmtaa0y02hucrksubfai00100		
<i>dorbignyi</i>	?0a?????lyk110??naa0?11mafaidqjfen00011		
<i>grosseorum</i>	y0a1aafoind010ymwaa0m11dqyliwhjyao01011		
<i>koslowskyi</i>	g1t1gadpaji110ymvam0y12dlsinxhqtim01011		
<i>lemniscatus</i>	a2m0gydicnv111yypaa0y02msjpkshsmie00100		
<i>magellanicus</i>	k0a1aytkabe010yuaaa0y01hkapkihlael00100		
<i>neuquensis</i>	a(12)m0y?uvafg111yaoaa0y0(12)nhippqlhmn00100		
<i>nigroviridis</i>	a0a0aikocak111mssaa0m01hmqgrqyhrf00100		
<i>orientalis</i>	?1a?????apa110??caa0?12pquvn??buvf00011		
<i>ornatus</i>	?1a?????ape110??taa0?13cxjqa??bhia01011		
<i>pseudoanomalous</i>	u1f1yaybogl110ykoa0f01ahxfewyoqyb10011		
<i>ramirezae</i>	????????fgk111??yaa0?02yyj?y??amvy00100		
<i>salinicola</i>	?1m?????onh110??qaa1?11pwykp??wxrk01011		
<i>tenuis</i>	q2y0myfvaly101yysmg0a01srqprsuduvh00100		

Apéndice 1. Datos morfológicos analizados. Caracteres 1 al 35 fueron tomados de Lobo y Abdala (2001). Caracteres 36 al 39 fueron tomados de Etheridge (1995): parche de escamas posfemorales agrandadas, supralabiales angostas alargadas y usualmente con la 4ta curvada hacia arriba en su extremo posterior, *epimisium* del músculo *pterygomandibularis* melánico e hipertrofia del músculo *puboischiotibialis* cubriendo parte del *tibialis internus*. Por más detalles ver en el texto.