
VARIACIÓN MORFOLÓGICA EN EL ESQUELETO DE *LIOLAEMUS* (IGUANIA: LIOLAEMIDAE). BÚSQUEDA Y DESCRIPCIÓN DE CARACTERES

FERNANDO LOBO¹ & CRISTIAN ABDALA²

1. Cátedra de Anatomía Comparada (www.unsa.edu.ar/acunsa). Facultad de Cs. Naturales, Universidad Nacional de Salta. Avda. Bolivia 5150, 4.400 - Salta, Argentina. E-mail: flobo@unsa.edu.ar.

2. Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo. CONICET. Miguel Lillo 251, 4.000 - Tucumán, Argentina. E-mail: popper@tucbbs.com.ar

RESUMEN. Estudiamos los esqueletos teñidos y transparentados como también secos de veinticuatro especies pertenecientes a los principales clados de *Liolaemus* (grupos *L. kingii* - *L. archeforus*, *L. lineomaculatus*, *L. chiliensis*, *L. signifer*, *L. boulengeri* y *L. wiegmanni* de acuerdo con la taxonomía de Etheridge, 1995). Pudimos describir variación en la morfología, proporciones y otras características que pueden definirse como caracteres. Los caracteres descritos en este estudio incluyen variación en los cartílagos de las costillas preesternales, procesos de la cintura pélvica, laringe, anillos traqueales y aparato hioideo, variación en la morfología de huesos craneales y poscraneales. Se describe un total de 35 caracteres (uno autoapomórfico) que representan diecisiete continuos (morfométricos o no), nueve binarios polimórficos, seis binarios no polimórficos, dos multiestado polimórficos y un multiestado no polimórfico. Se encontró un alto grado de congruencia de la información brindada por los caracteres encontrados en el esqueleto con los principales grupos de especies aceptados actualmente en la literatura.

Palabras claves: Iguania, Liolaemidae, *Liolaemus*, esqueleto, descripción de caracteres.

ABSTRACT. We studied claired and stained and dry skeletons of twenty four species belonging to the main clades of *Liolaemus* (*L. kingii*- *L. archeforus*, *L. lineomaculatus*, *L. chiliensis*, *L. signifer*, *L. boulengeri* and *L. wiegmanni* groups, according to the taxonomy of Etheridge, 1995). We were able to describe variation in the morphology, measurement ratios and other features that could be defined as characters. Characters described in this study include variation on cartilages of presternal ribs, pelvic processes, larynx, tracheal rings and hyoid apparatus, variation on the morphology of cranial and postcranial bones. The total number of characters described here is thirty five (one autapomorphic) that represent seventeen continuous (morphometric or not), nine binary polymorphic, six binary not polymorphic, two multistate polymorphic and one multistate not polymorphic. A high degree of congruence between the information provided by the skeletal characters and the current species groups was found.

Key words: Iguania, Liolaemidae, *Liolaemus*, skeleton, character description.

INTRODUCCIÓN

El esqueleto de lagartos iguanios exhibe un amplio rango de variación morfológica a niveles supraespecíficos, información que resulta muy útil en la reconstrucción filogenética, como se ha visto en muchas publicaciones (Etheridge, 1965, 1967; De Queiroz, 1987; Estes *et al.*, 1988; Lang, 1989; Etheridge y De Queiroz, 1988; Frost y Etheridge, 1989; entre otros). También dentro de distintos géneros pertenecientes a diferentes

familias se ha observado un alto grado de variación lo que brinda valiosa información aplicable a un análisis cladístico, como en Frost (1992); Wiens (1993); Reeder y Wiens (1996); Hollingsworth (1998); entre otros.

La morfología históricamente y en la actualidad ha proveído y provee valiosa información sobre la evolución y relaciones filogenéticas de las especies. En el caso del género *Liolaemus* el aporte de numerosos

investigadores fue importante en el establecimiento de la macroestructura sistemática del género (Hellmich, 1934, 1950, 1951, 1952; Ortiz, 1981; Laurent, 1983a, 1983b, 1984, 1985, 1992; Cei, 1986, 1993). Dichos estudios se basaron fundamentalmente en observaciones sobre la morfología externa de las especies. Estudios más recientes basados en conceptos y metodologías cladistas han verificado muchas de las apreciaciones y descubrimientos hechos por aquellos autores. Esto revela en gran medida la validez de la naturaleza de la información utilizada en el pasado, esto es, la morfológica, para el establecimiento de relaciones filogenéticas en un grupo de lagartos como *Liolaemus*, particularmente complejo y diverso. Entre los estudios cladísticos que se han realizado resulta justo nombrar el pionero trabajo del Ortiz (1981) con el grupo *nigromaculatus*. La lista indentada propuesta por Etheridge (1995) ha sido la taxonomía de Liolaeminae (actualmente Liolaemidae *sensu* Frost *et al.*, 2001) tenida en cuenta en los últimos cinco años (si bien no explicitó un análisis cladístico formal, el ordenamiento de las especies se basó en sinapomorfias). Más recientemente se publicó una serie de trabajos cladísticos como el de Halloy *et al.* (1998) basado en doce caracteres de comportamiento focalizado fundamentalmente en especies del grupo *darwini* y relacionadas; dos trabajos moleculares se presentaron últimamente: Young-Downey (1998) que en su trabajo de tesis presentó un cladograma para todo el género basado en el estudio de enzimas (32 caracteres) y Schulte *et al.* (2000) que publicaron un análisis del género basado en secuencias de ADN, utilizando más de 700 posiciones de nucleótidos. Ese mismo año se publicó el análisis del grupo *wiegmannii* realizado por Etheridge (2000) basado en 39 caracteres morfológicos y uno de comportamiento. Si observamos con detenimiento los resultados de Young-Downey (1998) y Schulte *et al.* (2000) que analizan el género en conjunto veremos que ambos conservan gran parte de la macrosistemática (entendiéndose a la identificación de grupos naturales dentro del género) establecida originariamente y basada en información morfológica por Laurent (1983a, 1985, 1992) Ortiz (1981), Cei,

(1986, 1993) y Etheridge (1995) y otros autores. Excepciones resultan los subgéneros *Ortholaemus* y *Ceiolaemus* de Laurent que no pueden reconocerse como tales ya que dejarían a *Eulaemus* parafilético, algo que ya indicara con anterioridad Etheridge (1995). Tampoco el grupo *nitidus* de Etheridge sería monofilético ya que en los estudios moleculares aparece incluido en el macrogrupo argentino.

Si bien esos últimos trabajos rescatan los grandes agrupamientos (de Laurent, 1983a, 1985 y Etheridge, 1995) existen ciertas incongruencias que aún deben ser resueltas. Los estudios morfológicos presentan tantas ventajas como los moleculares, y no se puede concluir sino más que arbitrariamente el sostener los resultados de uno sobre el otro simplemente por su naturaleza (por un resumen sobre estos aspectos ver Wiens y Hillis, 2000). De modo tal que las incongruencias que existen entre los distintos análisis solamente nos están indicando la necesidad de profundizar los estudios en el grupo buscando tal vez fuentes alternativas de información. Teniendo en cuenta ésto, en este trabajo se realizó el estudio del esqueleto de diferentes especies de *Liolaemus* en búsqueda de nuevos caracteres que resulten informativos para avanzar en el análisis de las relaciones intragenéricas. Si bien la muestra de taxones que en este trabajo se estudió resulta aún insuficiente para analizar los datos de otra forma (de acuerdo con la más reciente revisión taxonómica, Etheridge y Espinoza, 2000, el género *Liolaemus* comprende más de 150 especies), la identificación de nuevos caracteres y la distribución de los mismos en las especies estudiadas brinda nueva información útil para estudios posteriores.

Los únicos antecedentes hasta el momento de estudio del esqueleto en *Liolaemus*, aunque con enfoques muy distintos a los utilizados aquí, son los trabajos de Beuermann y Vieira (1980: descripción del cráneo de tres especies); Keller y Krause (1986: esqueleto apendicular de *L. occipitalis*); Simões-Lopes y Krause (1988: descripción del cráneo de una especie); Frost y Etheridge (1989: cinco caracteres osteológicos que definen la subfamilia Liolaeminae); Etheridge (1995: utilización de algunos ca-

racteres osteológicos en su definición de *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*) y Etheridge (2000) que utiliza cinco caracteres en la filogenia del grupo *wiegmannii*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los especímenes estudiados (73) representan a ejemplares adultos de 24 especies del género *Liolaemus* representando a los grupos *kingii*, *archeforus*, *lineomaculatus*, *chiliensis*, *signifer*, *boulengeri* y *wiegmannii* (de acuerdo con la taxonomía de Etheridge, 1995). Las especies que se incluyeron en este trabajo son: *Liolaemus argentinus*, *L. bibronii*, *L. bitaeniatus*, *L. boulengeri*, *L. burgeri*, *L. capillitas*, *L. chacoensis*, *L. chiliensis*, *L. dorbignyi*, *L. grosseorum*, *L. kingii*, *L. koslowskyi*, *L. lemniscatus*, *L. magellanicus*, *L. neuquensis*, *L. nigroviridis*, *L. orientalis*, *L. ornatus*, *L. pseudonomalus*, *L. cf. quilmes*, *L. ramirezae*, *L. salinicola*, *L. cf. silvanae* y *L. tenuis* (ver Apéndice I).

Los esqueletos fueron preparados siguiendo las principales indicaciones de Wassersug (1976), utilizando rojo de alizarina para teñir los huesos y azul de alcian para los cartílagos. La técnica de diafanización y tinción diferencial de huesos y cartílagos fue la preferida ya que mediante la misma se pueden observar muchas de las estructuras cartilaginosas que en los materiales en seco no es posible (ej.: anillos traqueales, laringe, etc.). También se estudiaron esqueletos secos de la colección herpetológica de la Fundación Miguel Lillo.

Además de caracteres que se refieren a forma y otros discretos que se describen abajo se tomaron 22 medidas en el cráneo y poscráneo buscando información morfométrica. Las medidas fueron tomadas utilizando un calibre digital de 0.01 mm de precisión bajo lupa binocular.

Buscando información adicional que potencialmente pudiera ayudar en el género *Liolaemus* revisamos más de 150 caracteres descritos o citados en la literatura para otros iguanios (tomados de Frost, 1992; Wiens, 1993; Reeder y Wiens, 1996; Hollingsworth, 1998).

RESULTADOS

Toda la variación morfológica encontrada en los esqueletos de *Liolaemus* es resumida aquí en forma de una lista de caracteres indicando en cada caso las especies que poseen el estado de carácter en cuestión (indicadas con las tres primeras letras de su nombre; cfq: cf. *quilmes*, cfs: cf. *silvanae*). En la Tabla I se muestran los valores obtenidos para aquellos caracteres denominados aquí continuos (aquellos que implican superposición de rangos, ya sean morfométricos o no, de acuerdo con la revisión de Kitching *et al.*, 1998). En cada carácter se indica la condición del mismo (binario polimórfico, binario no polimórfico, continuo, etc.). En el caso de los polimórficos se indica la especie y el número de ejemplares con cada estado de carácter. Los caracteres 24 al 34 son relaciones y tratan de describir variación observada entre las especies en diferentes partes del esqueleto pero que no era posible definir de otra forma (no representan la totalidad de las medidas tomadas para este estudio). Se incluyen en esta lista los caracteres utilizados por Etheridge (1995) en su taxonomía de los *Liolaeminae*.

1. Número de osículos esclerales: (0) 14 osículos (bib, chi, cfs, bur, kin, lem, neu, nig); (1) 13 osículos (gro, pic). Polimórficos: bou (2-estado 0, 2-estado 1), cha (2-estado 0, 1-estado 1), kos (3-estado 0, 1-estado 1), mag (3-estado 0, 2-estado 1), pse (1-estado 0, 4-estado 1), ten (1-estado 0, 2-estado 1). La variación, números y patrones de superposición fueron bien descritos por De Queiroz (1982) y Underwood (1984). Aquí, debido a la técnica de preparación aplicada, solamente fue posible registrar el número de osículos no así el patrón de superposición. BINARIO POLIMÓRFICO.

2. Márgenes del foramen parietal (Figura 1): (0) formados principalmente por el hueso frontal (gro, cfq, cha, dor, mag, bit, nig); (1) formados principalmente por el hueso parietal (lem); (2) formados por partes iguales de frontal y parietal (ori, sal, pse, orn, cap, chi). Polimórficos: bib (3-estado 0, 3-estado 2, 1 estado 1), kos (2-estado

2, 1-estado 0, 1-estado 1), cfs (3-estado 0, 1-estado 2), bou (5-estado 0, 1-estado 1), kin (3-estado 0, 1-estado 2), pic (4-estado 1, 1-estado 2), ten (3-estado 1, 1-estado 2), bur (4-estado 0, 1-estado 1, 1-estado 2), neu (1-estado 1, 1-estado 2). MULTIESTADO POLIMÓRFICO. También visto en Phrynosomatidae por Reeder y Wiens (1996).

3. Márgen parietal del foramen: (0) no excavado (bit, bou, bur, cfq, cfs, chi, dor, gro, kin, mag, nig, ori, orn, pic); (1) excavado irregularmente (cap, ten). Polimórficos: bib (6-estado 0, 1-estado 1), cha (4-estado 0, 1-estado 1), kos (1-estado 0, 3-estado 1), lem (2-estado 0, 2-estado 1), neu (1-estado 0, 1-estado 1), pse (4-estado 0, 1-estado 1), sal (1-estado 0, 1-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

4. Proceso ceratohial (Figura 2): (0) ensanchado gradualmente (bib, bur, chi, kin, lem, neu, nig, pic, ten); (1) ensanchado abruptamente (cha, cfs, gro, kos, mag, pse); (2) "en forma de gancho" (bou). MULTIESTADO NO POLIMÓRFICO.

5. Extremo libre del ceratobranquial II: (0) angosto (bou, bur, cha, cfs, gro, kin, mag, nig); (1) expandido (chil, neu, pic pse).

Polimórficos: bib (4-estado 0, 3-estado 1), kos (3-estado 0, 1-estado 1), lem (3-estado 1, 1-estado 0), ten (2-estado 0, 2-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

6. Proceso anterior del aritenoides (Figura 3): (0) anteriormente alcanza el nivel del proceso anterior del cricoides (bou, cha, gro, kin, kos, pse); (1) no alcanza ese nivel (bur, cfs, lem, mag, pic, ten). Polimórficos: bib (3-estado 1, 2-estado 0), chil (1-estado 0, 1-estado 1), nig (2-estado 0, 1-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

7. Número de anillos traqueales: contados entre el primero a continuación de la laringe y el último justo delante de la división de la tráquea en los dos conductos bronquiales. El rango de variación encontrado en las especies estudiadas corre de 46 a 74. CONTINUO.

8. Proporción de anillos traqueales incompletos: el extremo final de la tráquea está compuesta de semianillos (abiertos en sus mitades dorsales). La proporción de anillos incompletos del total de anillos varía entre 14 y 34%. CONTINUO.

Figura 1. Márgenes del foramen parietal (carácter 2). A- Vista dorsal del cráneo de *Liolaemus argentinus* (MCN 524). B- Misma vista en *Liolaemus chacoensis* (MCN 599). Escala: 2 mm.

9. Número de dientes pterigoideos: el rango de variación corre entre 0-5. CONTINUO.

10. Número de dientes maxilares: el rango de variación es de 12 a 20. CONTINUO.

11. Número de dientes maxilares anteriores modificados (heterodoncia): generalmente los dientes maxilares anteriores presentan las cúspides indiferenciadas, son en general cónicos y alargados (“caniniformes”). Su número varía de 0 a 10. CONTINUO.

12. Morfología de los dientes maxilares I: (0) coronas expandidas distalmente (bou, bur, gro, kin, mag); (1) coronas con los bordes derechos (resto de las especies estudiadas). Observado previamente por Lobo (2001). BINARIO NO POLIMÓRFICO.

13. Morfología de los dientes maxilares II: (0) cúspides indiferenciadas (ten); (1) cúspides diferenciadas (todas las especies excepto ten). En *L. bisignatus* y *L. copiapensis* se ha observado el estado 0 (las dos últimas especies fueron analizadas en Lobo, 2001). BINARIO NO POLIMÓRFICO.

14. Canal de Meckel: (0) abierto (bou, cfs, dor, gro, kin, kos, mag, pse, ori, orn, sal); (1) parcialmente cerrado (bib, bit, bur, cap, cha, chi, lem, neu, nig, pic, ram, ten). El estado 1 sería sinapomorfía del grupo *chiliensis* según Etheridge (1995). BINARIO NO POLIMÓRFICO.

15. Costilla cervical III: esta costilla cuando se encuentra presente es muy reducida y cartilaginosa. (0) presente (kin); (1) ausente (bib, bit, bou, cfs, gro, kos, lem, mag, neu, pic, pse, ten). Polimórficos: bur (2-estado 0, 4-estado 1), cha (2-estado 0, 3-estado 1), chi (1-estado 0, 1-estado 1), nig (2-estado 0, 2-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

16. Extremo cartilaginoso de la costilla cervical IV: (0) bifurcado (bit, cfs, neu, pic); (1) no bifurcado (lem, ten). Polimórficos: bib (6-estado 0, 1-estado 1), bou (2-estado 0, 2-estado 1), bur (4-estado 0, 2-estado 1), cha (2-estado 0, 2-estado 1), chi (1-estado 0, 1-estado 1), gro (1-estado 0, 1-estado 1), kin (2-estado 0, 2-estado 1), kos (2-estado 0, 2-estado 1), mag (1-estado 0, 4-estado 1), nig (1-estado 0, 3-estado 1), pse (3-estado 0, 2-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

17. Número de costillas postxifiesternales alargadas (Figura 4): de acuerdo con Etheridge (1965) *Liolaemus* exhibe el patrón más común de costillas postxifiesternales (“inscriptional ribs posterior to xiphisternals”), con sus extremos ventrales libres sin alcanzar la línea media ventral. Estas costillas presentan un cuerpo osificado y alargado diferenciado de las lumbares ubicadas posteriormente. Estas costillas presentan en sus extremos libres un cartílago alargado. El número de estas costillas en *Liolaemus* varía entre 1 y 7. CONTINUO.

Figura 2. Forma de los ceratohiales (carácter 4). A- Vista ventral del aparato hioideo de *Liolaemus bibronii* (MCN 490). B- Misma vista en *Liolaemus chacoensis* (MCN 599). Escala: 2 mm.

18. Proceso posterior del esternón (Figura 4): proceso medial situado en la línea media del margen posterior del esternón entre las varillas xifiesternales. (0) presente; (1) ausente (todas las especies excepto algunos *L. pictus* y *L. tenuis*). Polimórficos: pic (1-estado 0, 4-estado 1), ten (2-estado 0, 2-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

19. Clavículas: (0) sin fenestra alguna (todas las especies); (1) fenestradas. Polimórficos: kos (2-estado 0, 2-estado 1), ten (3-estado 0, 1-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

20. Fenestra esternal: (0) única (todas las especies excepto sal); (1) dividida en dos (sal). BINARIO NO POLIMÓRFICO. Descripto por Etheridge (2000) para especies del grupo *wiegmanni*.

21. Extremo libre del hipoischium (Figura 6): (0) expandido (kin, ten); (1) no expandido (bur, cha, chi, cfs, kos, lem, mag, neu, pic). Polimórficos: bib (5-estado 0, 2-estado 1), bou (4-estado 0, 1-estado 1), gro (1-estado 0, 1-estado 1), nig (2-estado 0, 2-estado 1), pse (4-estado 0, 1-estado 1). BINARIO POLIMÓRFICO.

22. Proceso tibial en “forma de navaja”: (0) ausente (bib, bit, bur, cfs, cha, chi, kin, lem, mag, neu, pic, pse, ram, ten); (1) presente (bou, cfq, dor, gro, kos, ori, orn, sal). Sinapomorfia del grupo *montanus* descripto por Etheridge (1995). BINARIO NO POLIMÓRFICO.

23. Número de vértebras caudales sin “chevron”: (0) primera vértebra caudal sin chevron (cap); (1) dos primeras vértebras caudales sin chevron (cfq, dor, gro, sal, ten); (2) tres primeras vértebras caudales sin chevron (bib, cfs, cha, chi, kos, lem, ori, ram); (3) cuatro primeras vértebras caudales sin chevron (orn). Polimórficos: bou (1-estado 1, 3-estado 2), bur (3-estado 1, 1-estado 2), kin (3-estado 1, 1-estado 2), mag (5-estado 1, 1-estado 2), neu (1-estado 1, 1-estado 2) nig (3-estado 1, 1-estado 2), pic (4-estado 1, 1-estado 2). MULTIESTADO POLIMÓRFICO.

24. Altura del cráneo / longitud del cráneo: Altura del cráneo tomada desde el ex-

tremo inferior/ventral del cuadrado (siempre que se encuentre en posición perpendicular al techo del cráneo) y el techo parietal del cráneo. La longitud del cráneo fue tomada desde el cóndilo occipital hasta el borde más anterior del premaxilar. El rango de variación corre entre 0,31 y 0,53 CONTINUO.

25. Ancho del cráneo / longitud del cráneo: el ancho máximo del cráneo tomado entre los bordes más externos de los cuadrados. Esta proporción varía entre 0,65 y 0,92. CONTINUO.

26. Rama lateral de la interclavícula / longitud del cráneo: el rango de variación es 0,19 – 0,36. CONTINUO.

27. Diámetro mayor de la fenestra coracoidea / diámetro mayor de la fenestra escapular: el rango de variación es: 0,17 – 0,56. CONTINUO.

28. Longitud del posfrontal / longitud del cráneo: el rango de variación es 0,03 – 0,13. CONTINUO.

29. Longitud del hipoischium / longitud del cráneo: el rango de variación es 0,24 – 0,50. CONTINUO.

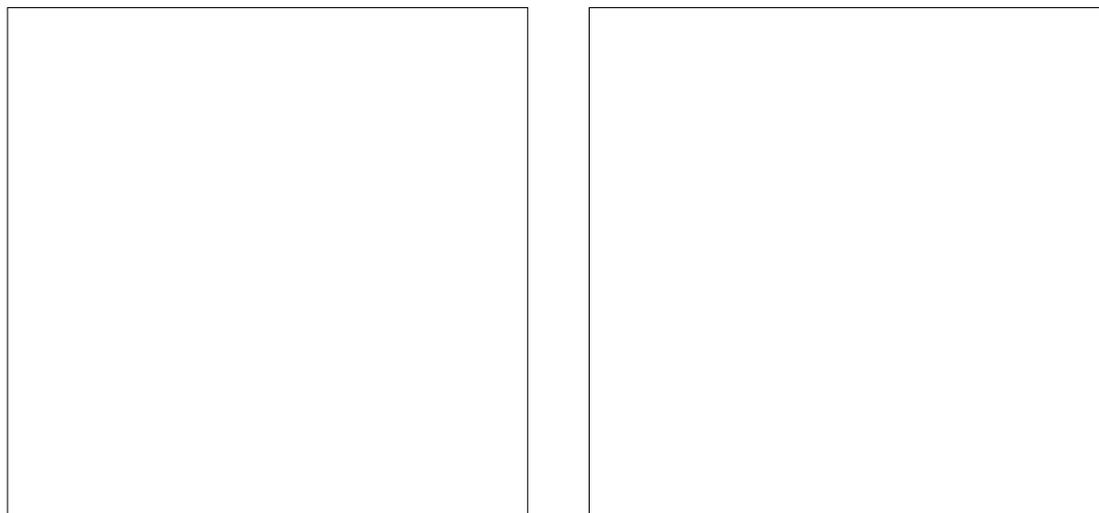
30. Longitud del preischium / longitud del cráneo (Figura 6): el rango de variación es 0,03 – 0,08. CONTINUO.

31. Longitud de la varilla xifiesternal impar / longitud del cráneo (Figura 5): el rango de variación es 0,02 – 0,19. CONTINUO.

32. Longitud de la clavícula / longitud del cráneo: (mitad ventral de la clavícula). El rango de variación es: 0,26 – 0,38. CONTINUO.

33. Ancho medio de la clavícula / longitud del cráneo: (ancho máximo tomado en el punto de curvamiento del hueso) el rango de variación es: 0,91 – 1,38. CONTINUO.

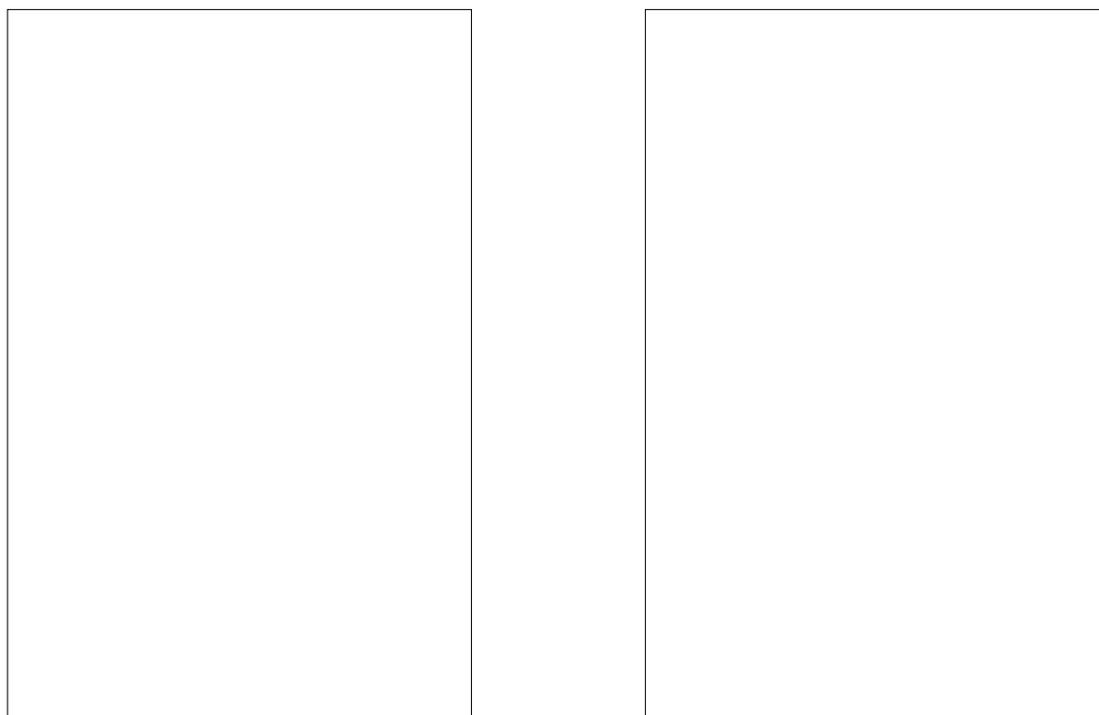
34. Ancho del esternón / longitud del esternón: (tomados el ancho y largo máximos del esternón). El rango de variación es 0,76 – 1,14. CONTINUO.



A

B

Figura 3. Carácter 6. A- Vista ventral de la laringe de *Liolaemus koslowskyi* (MCN 575). Longitud total de laringe: 2,3 mm. B- misma vista de la laringe de *Liolaemus argentinus* (MCN 521). Longitud total de laringe: 2,4 mm.



A

B

Figura 4. Costillas postxifiesternales alargadas (carácter 17). A- Vista ventral de *Liolaemus grosseorum* (MCN 509). Parte ósea de 1ra costilla postxifiesternal: 5,9 mm. B- Misma vista en *Liolaemus magellanicus* (MCN 585). Parte ósea de 1ra costilla postxifiesternal: 9,2 mm.

35. Orientación de los pubis (Figura 6): (0) hacia delante; (1) perpendiculares a la columna vertebral. BINARIO NO POLIMÓRFICO. *Liolaemus pseudoanomalus*.

DISCUSIÓN

En un trabajo reciente (Lobo, 2001) donde se analizan las relaciones filogenéticas dentro del grupo *chiliensis* basado fundamentalmente en exomorfología, *Liolaemus tenuis*, *L. pictus* y *L. neuquensis* se encuentran relacionados en un mismo grupo. En este trabajo se encontró importante congruencia con aquellos resultados. Las tres especies cuentan con el foramen parietal formado por parietal o partes iguales tanto de parietal como frontal (carácter 2), y el extremo final de la tráquea compuesta de semianillos (abiertos en sus mitades dorsales). La proporción de anillos incompletos hacia el extremo posterior de la tráquea sobre el total de anillos es de 33% (media para las tres especies) (carácter 8). Los únicos otros con proporción alta son *L. boulengeri* y *L. chacoensis* con 30 y 34% (medias) respectivamente, mientras que en el resto de las especies varía entre 14 y 27% (medias). La longitud del posfrontal en relación a la longitud del cráneo (carácter 28) es de 6% en *L. te-*

nuis, 7% en *L. neuquensis* y 8% en *L. argentinus*. Los posfrontales son los más pequeños del grupo *chiliensis* junto con *L. bitaeniatus* (8%). Dentro de este grupo, *L. tenuis* y *L. pictus* comparten otros 4 caracteres: son las únicas especies del grupo *chiliensis* con 13 osículos esclerales (1 ejemplar de *L. tenuis* presenta 14) (carácter 1); solamente en especímenes de estas especies se encuentra un proceso medial situado en la línea media del margen posterior del esternón entre las varillas xifiesternales (carácter 18); la longitud de la rama lateral de la interclavícula es la más corta del grupo *chiliensis* (25%) (los más cercanos son *L. capillitas* con 26%, *L. burgeri* con 28% y *L. neuquensis* con 29%, carácter 26); ambas especies cuentan con el cartílago preisquial largo (7%) dentro del grupo *chiliensis*, solamente compartido con *L. bitaeniatus* (8%) y *L. chiliensis* (7%) (carácter 30).

El número de osículos esclerales (carácter 1) en todas las especies del grupo *chiliensis* es de 14 (7 spp.) excepto en un ejemplar de *L. tenuis* y en *L. pictus* que cuentan con 13. Las especies del grupo *signifer* (*L. grosseorum* = 13) y los patagónicos son polimórficos (13/14). *Liolaemus tenuis* y *L. pictus* estarían relacionados de acuerdo al análisis morfológico del grupo *chiliensis* más reciente (Lobo, 2001), por lo tanto no es extraño que las dos cuenten con 13 (con-

Figura 5. Proceso esternal posterior (carácter 18) y cartílago xifiesternal (carácter 31). A- Vista ventral de *Liolaemus tenuis* (MCN 533). B- Misma vista en *Liolaemus lemniscatus* (MCN 514). Escala: 1 mm.

dición fija o en polimorfismo) versus 14 de las restantes especies del grupo.

Los procesos anteriores del aritenoides (carácter 6) son más alargados alcanzando el nivel del proceso anterior del cricoides en todas las especies del grupo *signifer* estudiadas: *L. pseudoanomalus*, *L. chacoensis*, *L. boulengeri*, *L. grosseorum*, *L. koslowskyi*. Del resto de las especies solamente dos ejemplares de *L. bibronii* y uno de *L. chiliensis* presentan este estado.

Las especies del grupo *chiliensis* más *L. kingii* exhiben el proceso del ceratohial ensanchado gradualmente (carácter 4) mientras que las del grupo *signifer* más *L. magellanicus* presentan dicho proceso ensanchado abruptamente.

El extremo del ceratobranquial II (carácter 5) se presenta siempre expandido en *L. chiliensis*, *L. pictus*, *L. neuquensis* y *L. pseudoanomalus*; mientras que en los grupos patagónicos además de *L. burgeri*, *L. boulengeri*, *L. chacoensis*, *L. grosseorum* y *L. nigroviridis* el extremo del ceratobranquial II es angosto. En *L. bibronii*, *L. tenuis* y *L. koslowskyi* es polimórfico. La última especie mencionada es la única del grupo *signifer* o patagónico con algún ejemplar con el extremo del ceratobranquial expandido.

Las especies del grupo *signifer* y *L. kingii* presentan los procesos anteriores de aritenoides y cricoides alcanzando el mismo nivel anteriormente (carácter 6). Los grupos de *L. cf. silvanae* y *L. magellanicus* y

grupo *chiliensis* presentan los procesos anteriores del aritenoides por detrás del cricoides. Las especies *L. chiliensis*, *L. bibronii* y *L. nigroviridis* son polimórficas.

La costilla cervical III (carácter 15) apareció en todos los ejemplares de *L. kingii*, en algunos ejemplares de tres especies del grupo *chiliensis* (*L. nigroviridis*, *L. chiliensis* y *L. burgeri*) y en *L. chacoensis*.

Las especies de los grupos patagónicos *L. kingii*, *L. magellanicus* y *L. cf. silvanae* presentan pocos dientes maxilares (medias menores de 14). Solamente ocurre lo mismo en *L. nigroviridis*. En todas las demás especies las medias son mayores de 15 (carácter 10).

El número de costillas postxifisternales alargadas (carácter 17) alcanza sus valores máximos en las especies de los grupos patagónicos, *L. cf. silvanae*, *L. magellanicus* y *L. kingii* (rangos = 5-7), presentándose valores más bajos en especies del grupo *darwinii*: *L. koslowskyi*, *L. grosseorum* y *L. chacoensis* (rangos = 1-3).

Las especies del grupo *signifer* cuentan con barra xifisternal larga entre el 8% y el 15% de la longitud del cráneo (8/10 especies) excepto *L. ornatus* y *L. orientalis* (carácter 31). En el grupo *chiliensis* solamente se observó este carácter en 4/11 especies.

Los cráneos de las especies del grupo *signifer* y las patagónicas son proporcionalmente más altos que en las especies del grupo *chiliensis*, aunque existen excepcio-

Figura 6. Longitud del cartílago preisquial (carácter 30), extremo libre del hipoisquion (carácter 21), orientación de los pubis (carácter 35). A- Vista ventral de la cintura pélvica de *Liolaemus pseudoanomalus* (MCN 529). B- Misma vista en *Liolaemus lemniscatus* (MCN 514). Escala: 2 mm.

nes: *L. nigroviridis* y *L. chiliensis* 42%; y *L. orientalis* y *L. dorbignyi*, las especies grandes del grupo *signifer* más *salinicola* (37-39%). *Liolaemus tenuis*, *L. argentinus* y *L. neuquensis* (35, 36 y 37% respectivamente) se ubican cercanamente, confirmándose por otros caracteres.

En cuanto al ancho del cráneo (carácter 25) existe bastante superposición entre los grupos, se rescata que los patagónicos presentan cráneos anchos (83 a 89%), *L. argentinus* y *L. tenuis* poseen entre 75-76%, alejados de *L. neuquensis* (84%).

La fenestra coracoidea es de menor tamaño con relación a la escapular (carácter 27) en el grupo *chiliensis*, siempre por debajo del 38% excepto *L. neuquensis* (9/10 especies), *L. cf silvanae* y *L. magellanicus* se encuentran en este grupo (23 y 29% respectivamente) mientras que *kingii* se ubica en el compuesto mayoritariamente por especies del grupo *signifer* con 46%. Por encima del 38% se encuentran 6/9 de las especies de este último grupo.

Si bien más arriba se habla de congruencia de estos caracteres con los grupos reconocidos de especies, debe tenerse en cuenta que ésto es relativo al tipo de observación y comparación que uno realiza. El valor de la congruencia de estos caracteres se alcanzará más acertadamente cuando se realice un análisis cladístico formal del grupo incluyendo estos datos junto a los ya conocidos o publicados. De la misma manera los caracteres que no se discuten aquí pero son descriptos en los resultados y Tabla 1, son muy homoplásticos o bien informan sobre agrupamientos de especies distintos a los reconocidos actualmente. Puede ocurrir que algunos de ellos resulten en apomorfías válidas en el contexto de un análisis formal.

Etheridge (2000) describe cinco caracteres "duros": la forma de los dientes maxilares y dentarios, el perfil del hocico, la longitud relativa del proceso medial de la interclavícula, la forma de la clavícula y la fontanela esternal. En el presente trabajo se consideró la forma de los dientes (caracteres 12 y 13) aunque con codificación diferente debida a la variación encontrada en uno y otro estudio. El perfil del hocico no fue tenido en cuenta debido a que no existe una forma precisa de medir o de expresar

cuán arqueada o aplanada es la forma, aunque sí se observa cierta variación, tratándose de un carácter continuo. La longitud de la rama medial de la interclavícula no fue considerada. La clavícula fue medida en su longitud ventral y el ancho de la parte media, para tratar de cuantificar la variación encontrada (caracteres 32 y 33), aunque su curvamiento "abrupto" o "suave" no fue medido. Con respecto a la fenestra esternal, el número y variación encontrados para el grupo *wiegmannii* no se observó en las especies estudiadas de otros grupos. De todos modos se confirman las observaciones de Etheridge (op.cit.) en cuanto a la presencia de dos fenestras pequeñas en el esternón de dos ejemplares de *L. salinicola* estudiados aquí.

En la literatura, sólo dos caracteres osteológicos han sido utilizado en la sistemática y filogenia de *Liolaemus* (Etheridge, 1995), estos son: fusión del canal de Meckel en la mandíbula inferior (apomorfía del grupo *chiliensis*) y la presencia del proceso tibial (apomorfía del grupo *montanus*). Por su parte, una descripción detallada del cráneo de especies de *Liolaemus* (*L. occipitalis*, *L. lutzae* y *L. multiformis*=*L. signifer*), fue brindada por Beuermann y Vieira (1980) y Simões-Lopes y Krause (1988).

En esta contribución se presentan 33 nuevos caracteres (incluyendo 11 morfométricos) que exhibieron importante variación entre las especies y que resultarían informativos para las relaciones filogenéticas intra-genéricas. Uno de los caracteres resultó autapomórfico (carácter 35), pero como la muestra de especies es reducida no puede descartarse aún del análisis. Los caracteres aquí aportados a pesar de ser polimórficos algunos de los binarios, y ser continuos otros, contienen información filogenética que puede ser aprovechada en un estudio cladístico. Existen métodos (Wiens, 1993, 1995; Thiele, 1993) que permiten su análisis sin utilizar codificaciones arbitrarias o simplemente desecharlos como se hacía tradicionalmente (Poe y Wiens, 2000).

Debido a que estos caracteres aún no han sido observados en muchos otros taxa, así como en los otros dos géneros de Liolaemidae (*Phymaturus* y *Ctenoblepharys*), no se puede tener una idea aún de la polaridad de

	CARÁCTER 7	CARÁCTER 8	CARÁCTER 9	CARÁCTER 10	CARÁCTER 11	CARÁCTER 17	CARÁCTER 24	CARÁCTER 25
KIN	55 (60.5:4.4) 65	0.02 (0.17:0.14) 0.29	0.00 (1.50:1.29) 3.00	13 (13.50:0.58) 14	1.00 (1.50:0.58) 2.00	5.00 (5.50:0.58) 6.00	0.39 (0.41:0.04) 0.48	0.82 (0.84:0.02) 0.86
MAG	47 (53.2:5.1) 59	0.16 (0.23:0.05) 0.27	0.00	13 (13.80:0.84) 15	1.00 (1.80:0.45) 2.00	5.00 (6.33:0.82) 7.00	0.36 (0.42:0.05) 0.50	0.79 (0.83:0.04) 0.87
CFS	53 (54.7:2.1) 57	0.09 (0.14:0.03) 0.16	0.00	13 (13.75:0.50) 14	0.00 (1.75:1.50) 3.00	5.00 (5.00:0.00) 5.00	0.39 (0.41:0.03) 0.45	0.84 (0.89:0.03) 0.92
ARG	49 (56.0:6.3) 66	0.32 (0.33:0.03) 0.38	0.00 (0.60:0.89) 2.00	13 (15.20:1.64) 17	4.00 (4.40:0.55) 5.00	3.00 (4.00:0.71) 5.00	0.33 (0.36:0.03) 0.41	0.70 (0.76:0.04) 0.81
TEN	57 (61.0:6.1) 70	0.29 (0.33:0.06) 0.42	0.00	15 (16.25:0.96) 17	9.00 (9.25:0.50) 10.0	3.00 (3.25:0.50) 4.00	0.33 (0.35:0.03) 0.38	0.74 (0.75:0.01) 0.76
NEU	48 (52.2:3.6) 56	0.30 (0.33:0.04) 0.36	0.00	14 (15:1.41) 16	2.00 (2.50:0.71) 3.00	4.00 (4.00:0.00) 4.00	0.35 (0.38:0.05) 0.42	0.79 (0.84:0.08) 0.90
BUR	58 (63.3:6.7) 74	0.23 (0.27:0.06) 0.39	0.00 (1.83:1.47) 3.00	16 (17.33:0.82) 18	0.00 (0.17:0.41) 1.00	3.00 (3.67:0.52) 4.00	0.34 (0.41:0.06) 0.49	0.84 (0.87:0.03) 0.92
CAP	-	-	3.00	16	4.00	3.00	0.39	0.71
BIB	56 (64.1:7.3) 73	0.22 (0.24:0.02) 0.27	0.00 (1.29:0.95) 2.00	14 (15.57:0.79) 16	2.00 (2.86:0.96) 4.00	3.00 (4.14:0.69) 5.00	0.35 (0.41:0.04) 0.46	0.71 (0.77:0.03) 0.79
BIT	-	-	0.00 (0.33:0.58) 1.00	15 (16.33:1.15) 17	3.00 (3.33:0.58) 4.00	(2.67:0.58)	0.35 (0.38:0.03) 0.41	0.69 (0.72:0.03) 0.76
RAM	-	-	1.00	15	4.00	2.00	0.31	0.65
LEM	53 (62.2:6.4) 67	0.18 (0.21:0.03) 0.26	0.00 (0.50:1.00) 2.00	16 (16.50:0.58) 17	7.00 (8.00:0.82) 9.00	3.00 (3.75:0.79) 5.00	0.34 (0.39:0.04) 0.44	0.68 (0.73:0.04) 0.77
CHI	50 (52.5:3.5) 55	0.12 (0.14:0.03) 0.16	3.00 (3.50:0.71) 4.00	17	4.00 (4.50:0.71) 5.00	3.00 (3.00:0.00) 3.00	0.39 (0.42:0.04) 0.45	0.69 (0.71:0.03) 0.73
NIG	56 (58.5:3.5) 61	0.24 (0.26:0.02) 0.29	0.00 (0.50:1.00) 2.00	12 (13.50:1.73) 16	3.00 (3.75:0.50) 4.00	3.00 (3.25:0.50) 4.00	0.40 (0.42:0.02) 0.45	0.74 (0.81:0.06) 0.86
PSE	46 (49.40:3.13) 54	0.10 (0.16:0.04) 0.20	1.00 (2.40:1.14) 4.00	13 (15:1.87) 17	3.00 (4.62:1.50) 7.00	3.00 (4.00:0.71) 5.00	0.40 (0.46:0.06) 0.53	0.84 (0.87:0.03) 0.90
ORI	-	-	0.00	17	0.00	6.00	0.37	0.76
DOR	-	-	2.00	19	4.00	4.00	0.39	0.95
GRO	58 (61.0:4.2) 64	0.23 (0.26:0.04) 0.29	0.00 (1.50:2.12) 3.00	16 (16.50:0.71) 17	1.00 (1.50:0.71) 2.00	2.00 (2.50:0.71) 3.00	0.43 (0.44:0.02) 0.45	0.76 (0.76:0.00) 0.77
BOU	51 (53.0:1.4) 54	0.28 (0.30:0.02) 0.31	4.00	15 (16.25:1.26) 18	0.00 (1.00:1.41) 3.00	3.00 (3.50:0.58) 4.00	0.41 (0.45:0.04) 0.51	0.66 (0.76:0.07) 0.82
CFQ	-	-	2.00 (3.00:0.71) 4.00	16 (16.60:0.89) 18	0.00 (0.80:0.84) 2.00	3.00 (3.60:0.55) 4.00	0.36 (0.41:0.05) 0.50	0.72 (0.77:0.03) 0.80
ORN	-	-	0.00	17	2.00	3.00	0.45	0.68
KOS	53 (62.2:6.4) 67	0.17 (0.27:0.09) 0.34	0.00	15 (15.75:0.50) 16	2.00 (3.50:1.29) 5.00	2.00 (2.75:0.50) 3.00	0.39 (0.44:0.06) 0.52	0.74 (0.82:0.07) 0.91
CHA	48 (51.0:2.9) 54	0.30 (0.34:0.05) 0.41	0.00 (1.00:1.22) 3.00	15 (17.60:1.95) 20	5.00 (6.40:1.34) 8.00	2.00 (2.60:0.55) 3.00	0.41 (0.43:0.02) 0.45	0.70 (0.76:0.04) 0.80
SAL	-	-	2.00 (2.50:0.71) 3.00	16 (16.50:0.71) 17	0.00 (3.00:0.00) 3.00	3.00 (3.50:0.71) 4.00	0.35 (0.37:0.03) 0.39	0.68 (0.69:0.02) 0.71

Tabla I. Caracteres continuos descriptos en este trabajo y sus valores correspondientes para las veinticuatro especies de *Liolaemus* estudiadas. En cada caso, el valor de la izquierda es el mínimo del rango y el del extremo opuesto el máximo; entre paréntesis, a la izquierda la media y a la derecha la desviación estándar. La definición de los caracteres se encuentra en el texto. El orden de las especies es el siguiente: KIN—>CFS (grupos *kingii* y *lineomaculatus*); ARG—>NIG (grupo *chiliensis*); PSE—>SAL (grupo *signifer*).

	CARÁCTER 26	CARÁCTER 27	CARÁCTER 28	CARÁCTER 29	CARÁCTER 30	CARÁCTER 31	CARÁCTER 32	CARÁCTER 33	CAF
KIN	0.26 (0.29:0.02) 0.30	0.44 (0.46:0.03) 0.50	0.09 (0.10:0.01) 0.10	0.31 (0.36:0.07) 0.41	0.02 (0.03:0.01) 0.05	0.03 (0.06:0.03) 0.10	0.36 (0.38:0.03) 0.43	0.06 (0.07:0.01) 0.08	1.04
MAG	0.28 (0.32:0.03) 0.36	0.19 (0.29:0.09) 0.41	0.05 (0.09:0.03) 0.12	0.35 (0.37:0.01) 0.39	0.03 (0.04:0.01) 0.05	0.04 (0.09:0.05) 0.17	0.36 (0.39:0.02) 0.41	0.08 (0.09:0.01) 0.10	0.97
CFS	0.27 (0.29:0.02) 0.31	0.00 (0.23:0.18) 0.43	0.10 (0.11:0.01) 0.12	0.33 (0.37:0.06) 0.46	0.01 (0.02:0.01) 0.03	0.08 (0.13:0.06) 0.21	0.35 (0.36:0.01) 0.38	0.06 (0.08:0.02) 0.10	1.02
ARG	0.21 (0.25:0.04) 0.29	0.17 (0.30:0.11) 0.45	0.07 (0.08:0.01) 0.09	0.27 (0.30:0.04) 0.36	0.05 (0.07:0.01) 0.08	0.10 (0.15:0.03) 0.19	0.26 (0.28:0.01) 0.29	0.05 (0.07:0.01) 0.08	0.98
TEN	0.24 (0.25:0.01) 0.27	0.26 (0.36:0.07) 0.40	0.03 (0.06:0.02) 0.08	0.26 (0.31:0.04) 0.34	0.05 (0.07:0.01) 0.08	0.03 (0.05:0.02) 0.07	0.29 (0.30:0.01) 0.31	0.04 (0.05:0.01) 0.06	1.01
NEU	0.27 (0.29:0.02) 0.30	0.42 (0.45:0.05) 0.49	0.05 (0.07:0.02) 0.08	0.31 (0.33:0.02) 0.34	0.06 (0.06:0.00) 0.06	0.02 (0.09:0.10) 0.16	0.34 (0.36:0.02) 0.37	0.04 (0.07:0.04) 0.09	0.91
BUR	0.25 (0.28:0.03) 0.34	0.30 (0.38:0.06) 0.46	0.07 (0.10:0.02) 0.13	0.28 (0.38:0.06) 0.43	0.03 (0.05:0.02) 0.08	0.02 (0.04:0.01) 0.05	0.32 (0.35:0.02) 0.38	0.07 (0.08:0.02) 0.11	0.99
CAP	0.26	0.27	0.11	-	0.06	0.03	0.29	0.06	
BIB	0.26 (0.28:0.02) 0.31	0.28 (0.38:0.10) 0.57	0.07 (0.09:0.02) 0.11	0.30 (0.39:0.08) 0.52	0.04 (0.06:0.01) 0.08	0.01 (0.04:0.03) 0.07	0.27 (0.33:0.04) 0.40	0.05 (0.06:0.01) 0.08	0.99
BIT	0.25 (0.28:0.03) 0.30	0.25 (0.28:0.05) 0.34	0.08 (0.08:0.00) 0.09	0.35	0.07 (0.08:0.02) 0.10	0.02 (0.06:0.03) 0.08	0.26 (0.30:0.04) 0.34	0.06 (0.07:0.02) 0.09	1.07
RAM	0.28	-	0.02	-	-	0.03	0.34	0.05	
LEM	0.20 (0.28:0.05) 0.32	0.32 (0.37:0.05) 0.42	0.08 (0.09:0.01) 0.10	0.27 (0.31:0.04) 0.36	0.04 (0.04:0.01) 0.05	0.08 (0.12:0.05) 0.19	0.33 (0.34:0.01) 0.35	0.06 (0.08:0.01) 0.09	1.05
CHI	0.28 (0.31:0.03) 0.33	0.29 (0.34:0.07) 0.38	0.09	0.28 (0.31:0.05) 0.35	0.04 (0.07:0.05) 0.11	0.02 (0.04:0.03) 0.07	0.37 (0.37:0.00) 0.37	0.08 (0.10:0.04) 0.13	1.03
NIG	0.26 (0.29:0.02) 0.31	0.26 (0.35:0.08) 0.43	0.10 (0.11:0.02) 0.14	0.29 (0.32:0.03) 0.36	0.05 (0.06:0.01) 0.07	0.12 (0.15:0.03) 0.20	0.32 (0.36:0.03) 0.39	0.05 (0.06:0.01) 0.07	1.04
PSE	0.20 (0.22:0.02) 0.24	0.43 (0.49:0.06) 0.57	0.11 (0.12:0.01) 0.13	0.26 (0.29:0.03) 0.33	0.05 (0.08:0.03) 0.11	0.05 (0.10:0.04) 0.14	0.29 (0.32:0.03) 0.36	0.03 (0.04:0.01) 0.05	1.08
ORI	0.23	0.28	0.08	-	-	0.04	0.30	0.05	
DOR	0.30	0.56	0.10	0.40	0.06	0.08	0.37	0.09	
GRO	0.19 (0.21:0.02) 0.22	0.37 (0.42:0.08) 0.48	0.08 (0.10:0.03) 0.12	0.28 (0.29:0.02) 0.30	0.03 (0.04:0.01) 0.05	0.01 (0.08:0.10) 0.15	0.27 (0.28:0.00) 0.28	0.09 (0.10:0.01) 0.11	0.94
BOU	0.20 (0.23:0.03) 0.27	0.33 (0.49:0.13) 0.63	0.07 (0.09:0.02) 0.11	0.34 (0.42:0.07) 0.50	0.03 (0.04:0.01) 0.06	0.11 (0.13:0.02) 0.16	0.30 (0.31:0.02) 0.33	0.07 (0.08:0.01) 0.09	0.93
CFQ	0.28 (0.30:0.02) 0.32	0.28 (0.34:0.06) 0.45	0.08 (0.10:0.01) 0.11	-	-	0.08 (0.14:0.04) 0.17	0.30 (0.33:0.02) 0.35	0.08 (0.09:0.01) 0.10	0.92
ORN	0.28	0.35	0.14	-	-	0.04	0.36	0.08	
KOS	0.23 (0.24:0.01) 0.25	0.40 (0.45:0.04) 0.48	0.07 (0.08:0.02) 0.11	0.23 (0.28:0.08) 0.37	0.03 (0.04:0.01) 0.05	0.03 (0.11:0.07) 0.19	0.28 (0.31:0.04) 0.37	0.07 (0.08:0.01) 0.09	0.84
CHA	0.21 (0.22:0.01) 0.24	0.36 (0.42:0.06) 0.49	0.10 (0.11:0.01) 0.13	0.24 (0.27:0.02) 0.28	0.03 (0.05:0.01) 0.06	0.12 (0.15:0.02) 0.18	0.27 (0.30:0.02) 0.32	0.08 (0.09:0.01) 0.11	0.99
SAL	0.20 (0.21:0.02) 0.22	0.39 (0.43:0.06) 0.47	0.07	-	-	0.11 (0.14:0.04) 0.17	0.27 (0.29:0.04) 0.32	0.06 (0.06:0.01) 0.07	0.96

Tabla I. (Cont.)

los mismos e hipotetizar sobre las relaciones dentro de *Liolaemus*. De allí que el objetivo principal y más próximo con relación a este trabajo haya sido el de buscar y describir caracteres y estudiar la distribución de los mismos en las especies estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a S. Moro y R. Etheridge, quienes mediante sus observaciones y sugerencias ayudaron a mejorar considerablemente este trabajo. A L. Avila, A. Labra, M. Morando, L. Belver y F. Cruz quienes nos facilitaron materiales para preparar. E. Lavilla y G. Scrocchi nos autorizaron a estudiar las colecciones de esqueletos de la Fundación Miguel Lillo. M. Fabrezi (Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta) nos brindó acceso a su laboratorio y el uso de su equipamiento. Este estudio fue sostenido por un subsidio de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 98: 01-04637) del primer autor, y también recibió apoyo de los proyectos dirigidos por R. Laurent (PIP-CONICET) y E. Teisaire (CIUNT-Universidad Nacional de Tucumán). El CRILAR brindó facilidades de laboratorio y equipamiento. Las fotos en lupa y edición de las mismas son de I. Martínez Oliver y J. M. Díaz Gómez.

LITERATURA CITADA

- BEUERMANN, F. M. E. & M. I. VIEIRA. 1980. Sobre la osteología craneana de *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885, *L. lutzae* Mertens, 1938 e *L. multiformis simonsii* Boulenger, 1902 (Lacertilia, Iguanidae). *Iheringia, Sér. Zool.* 56: 95-102.
- 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. 1982. The scleral ossicles of sceloporine iguanids: a reexamination with comments on their phylogenetic significance. *Herpetologica*, 38(2): 302-311.
- 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. 1965. The abdominal skeleton of lizards in the family Iguanidae. *Herpetologica* 21(3): 161-168.
- ETHERIDGE, R. E. 1967. Lizard caudal vertebrae. *Copeia*, 4: 699-721.
- ETHERIDGE, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *Am. Mus. Nov.*, 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*. N°126: 64 pp.
- FROST, D. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropicurus* group of lizards (Iguania: Tropicuridae). *Am. Mus. Nov.*, 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 N° 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. Nov.*, 3343: 1-38.
- 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.
- HELLMICH, W. 1934. Die Eidechsen Chiles, insbesondere die Gattung *Liolaemus*. *Nach den Sammlungen Goetsch-Hellmich. Abh. Bayer. Ak. Wiss.* 24:1-140.
- HELLMICH, W. 1950. Die Eidechsen der Ausbeute Schröder (Gattung *Liolaemus*, Iguan.) (Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles XIII). *Veröff. Zool. Staatsamml., München* 1:129-194.
- HELLMICH, W. 1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution*, 5:359-369.
- HELLMICH, W. 1952. Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. *Invest. Zool. Chil.* 1:7-15.
- HOLLINGSWORTH, B. D. 1998. The systematics of chuckwalla (*Sauromalus*) with a phylogenetic analysis of other iguanid lizards. *Herpetological Monographs*, 12: 38-191.
- KELLER, C. & L. KRAUSE. 1986. The appendicular skeleton of *Liolaemus occipitalis* Boulenger 1885 (Sauria, Iguanidae). *Rev. Brasil. Biol., Rio de Janeiro*, 46(4): 727-740.
- 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*. N°II: 1-228 pp.
- LANG, M. 1989. Phylogenetic and biogeographic patterns of Basiliscine iguanians (Reptilia: Squamata: "Iguanidae"). *Bonner Zoologische Monographien*, 28: 1-172 pp.
- LAURENT, R. F. 1983a. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Bol. Asoc. Herpetol. Arg.* 1:16-18.
- LAURENT, R. F. 1983b. Sinonimia del género *Pelusaurus* Donoso-Barros con *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). *Bol. Asoc. Herpetol. Arg.* 1:9-10.
- 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* Wiegmann (Iguanidae). *Cuad. herpetol.*, 1:1-37.
- LAURENT, R. F. 1992. On some overlooked species of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia, Tropicurinae) from Peru. *Breviora*, 494:1-33.
- LOBO, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropicuridae). *Herpetological Journal*, 11(4).
- 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.
- POE, S. & J. J. WIENS. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. 20-36. En: WIENS, J. J. (ed.), Phylogenetic analysis of morphological data. *Smithsonian Institution Press*.
- 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.
- 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 vica-

- riance and dispersal. *Biol. J. Lin. Soc.*, 69: 75-102.
- SIMÕES-LOPES, P. C. & L. KRAUSE. 1988. Osteología craneana do sínclino de *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885 (Sauria, Iguanidae). *Rev. Bras. Zool.*, 5(4): 491-508.
- THIELE, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9: 275-304.
- UNDERWOOD, G. 1984. Scleral ossicles of lizards: an exercise in character analysis. *Symp. zool. Soc. Lond.* 52: 483-502.
- WASSERSUG, R. J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain. Tech.*, 51: 131-134.
- 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. & D. HILLIS. 2000. Molecules versus morphology in systematics. Conflicts, artifacts, and misconceptions. 1-19. En: WIENS, J. J. (ed.), *Phylogenetic analysis of morphological data*. *Smithsonian Institution Press*.
- YOUNG-DOWNEY, A. R. 1998. Phylogenetic studies on *Liolaemus* (Sauria: Tropiduridae): an interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. *Ph.D. University of Miami, Coral Gables, Florida*. 85 pp.

APÉNDICE I

Los acrónimos utilizados son: MCN (Museo de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Salta) y FML (Fundación Miguel Lillo). Los esqueletos indicados con (S) son preparaciones en seco (son todos FML). Las restantes especies depositadas en FML son diafanizaciones aunque teñidos solamente los huesos.

Liolaemus argentinus. MCN 521-525. Pichi Traful, Dpto. Los Lagos, Prov. de Neuquén, Argentina. 40°29'15"S; 71°35'44" O. 900m. *Liolaemus bibronii*. MCN 490, MCN 491. Ing. Jacobacci, Dpto. 25 de Mayo, Prov. de Río Negro, Argentina. MCN 492. Ing. Jacobacci, Dpto. 25 de Mayo, Prov. de Río Negro, Argentina. MCN 493. Ing. Jacobacci, Dpto. 25 de Mayo, Prov. de Río Negro, Argentina. MCN 494 -495. Entre Arroyo Leones y Cuesta del Chichihuido, Dpto. Malargüe, Prov. de Mendoza, Argentina. MCN 496. Ingeniero Jacobacci, Dto. 25 de Mayo, Prov. de Río Negro, Argentina. *Liolaemus bitaeniatatus*. FML 2442 A. 2442 B, 2442 C. 2442 (194). El Molle, Dpto. Andalgalá, Prov. de Catamarca, Argentina. FML 2443, 2177 (2 ej.), 2440, 2178, 2141, 2439. La Angostura, Dpto. Tafí del Valle, Prov. de

Tucumán, Argentina. *Liolaemus boulengeri*. MCN 497-500. Ingeniero Jacobacci, Dto. 25 de Mayo, Prov. de Río Negro, Argentina. *Liolaemus burgeri*. MCN 501-502. Ruta Provincial 222, 22 km O. de Las Leñas, Valle Hermoso, Prov. de Mendoza, Argentina. 35°08'49"S; 70°11'59"O. 2300m. Dpto. Malargüe, Prov. de Mendoza, Argentina. MCN 510-513. Ruta Provincial N26, 5km. al E. de Caviahue, frente a Lago Caviahue (37°54'03"; 70°59'52"O). 1690 m. Dpto. Ñorquin, Prov. de Neuquén, Argentina. *Liolaemus capillitas*. FML 1229. Mina Capillitas (3000-3600 m). Dpto. Andalgalá, Prov. de Catamarca, Argentina. *Liolaemus chacoensis*. FML 2443 A. MCN 503-505, 599. Sin datos. *Liolaemus chiliensis*. MCN 506. 1 km. E de Curri Huinca, 3 km. E de San Martín de los Andes. 40°10'06"S; 71°20'17" O. 900 m. Dpto. Lago Lacar, Prov. de Neuquén, Argentina. MCN 507. Nacimiento del Río Malleo, Lago Tromen (39°35'46"S; 71°25'82"O), 1000 m, Dpto. Huiliches, Prov. de Neuquén, Argentina. *Liolaemus dorbignyi*. FML 1996. Los Nacimientos, Dpto. Antofagasta de la Sierra, Prov. de Catamarca, Argentina. *Liolaemus grosseorum*. MCN 508-509. Orillas del embalse El Ni-

- huil, Prov. de Mendoza. *Liolaemus kingii*. MCN 565-568. Sin datos. *Liolaemus koslowskyi*. MCN 573-576. 6 km. E de Anillaco (28°47'S; 66°52'W), Dpto. Castro Barros, Prov. de La Rioja, Argentina. *Liolaemus lemniscatus*. MCN 514-517. Ruta Prov. 23, 8 km. N. Pilolil, orillas Río Aluminé. MCN 518. Dpto. Catán Lil, Prov. de Neuquén, Argentina. *Liolaemus magellanicus*. MCN 581-586. Cordón de Los Escarchados, camino entrando por Estancia "La Martina", frente a Laguna "Los Escarchados". 830 m. 50°22.471'S; 71°35.578'O (aproximadamente 2 km al N). Dpto. Lago Argentino, Prov. de Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus neuquensis*. MCN 519-520. Laguna Las Mellizas, frente a pozo geotérmico, 2.5 km. al SE de Termas de Copahue, Dpto. Ñorquin, Prov. de Neuquén, Argentina. *Liolaemus nigroviridis*. MCN 569-572. Farellones, cerca de Santiago, Chile. *Liolaemus orientalis*. FML 2044 (S). Qda. Tonocote, 4000-4100 m (subiendo desde Chaupi Rodeo a Lag. Leandro Chorcán). Dpto. Humahuaca, Prov. de Jujuy, Argentina. *Liolaemus ornatus*. FML 2043. Abra Pampa, Dpto. Cochinoca, Prov. de Jujuy, Argentina. *Liolaemus pseudoanomalus*. MCN 526-527. 6 km. E de Anillaco (28°47'S; 66°52'O), Dpto. Castro Barros, Prov. de La Rioja, Argentina. MCN 529. Mismos datos. MCN 528. 4 km. E de Anillaco (28°47'S; 66°52'O), Dpto. Castro Barros, Prov. de La Rioja, Argentina. MCN 530. 6 km. E de Anillaco (28°47'S; 66°52'O), Dpto. Castro Barros, Prov. de La Rioja, Argentina. *Liolaemus cf quilmes*. FML 1223 A, 1223 B, 1223 (0119), 1223C, 1227. Mina Capillitas (3000-3600 m), Dpto. Andalgalá, Prov. de Catamarca, Argentina. *Liolaemus ramirezae*. FML 2557-Macho (S). Km. 98, Ruta 307, Tafí del Valle a Amaicha, Prov. de Tucumán, Argentina. *Liolaemus salinicola*. FML 2041-Hembra (S), 2042-Macho (S). Medanitos, 1600 m, Dpto. Tinogasta, Prov. de Catamarca, Argentina. *Liolaemus cf silvanae*. MCN 577-580. 78 km. al S de los Antiguos camino a Co. Zeballos. 1500 m. 47° 01.542' S; 71° 48.475' O. Dpto. Lago Buenos Aires, Prov. de Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus tenuis*. MCN 531. 1190 m. Ruta Provincial N°11, 2 km O. de Arroyo Remecó, 39°02'59"S; 71°21'32"O. Dpto. Aluminé, Prov. de Neuquén, Argentina. MCN 532-533 y 518. Ruta Prov. 23, 8 km. N. Pilolil, orillas Río Aluminé. 39°32'29"S; 70°57'21"W, Dpto. Catán Lil, Prov. de Neuquén, Argentina.