

FENOGRAMAS DE ALGUNAS ESPECIES REPRESENTATIVAS DEL GENERO *LIOLAEMUS* Y GENEROS VECINOS (IGUANIDAE, REPTILIA)

por

RAYMOND F. LAURENT*

SUMMARY

Phenograms of some representative species of the genus *Liolaemus* and related genera (Iguanidae, Reptilia).— A preliminary morphometric study of some species of the genus *Liolaemus* and related genera produced four phenograms, which show more or less their systematic interrelations. The most consistent results according to the arrangement obtained by classical methods are produced with the UPGMA method of Sneath and Sokal (1973) (unweighted pair groups method using arithmetic averages) rather than with the WPGMA method (weighted pair groups method using arithmetic averages) and with size involved rather than without it.

The following genera which branched off from or near the base of the phenogram appear to be valid. They are *Ctenoblepharis* Tschudi 1845 which is monotypic, *Phrynosaura* Werner 1907, *Ceiolaemus* Laurent (in press), *Vilcunia* Donoso-Barros y Cei 1971, *Stenocercus modestus* (Schudi 1945) described as a *Liolaemus* which proved to be a senior synonym of *S. modestus* Boulenger. *L. forsteri* Laurent 1982 is also quite isolated, but it seems a highly apomorphic offshoot of the *multiformis* group. *Ortholaemus* Girard 1857 is also a late product of the adaptive radiation of *Liolaemus*, so that its full generic recognition may also be questioned. The Argentinian and North Andean species cluster together, while the Chilean, a few Argentinian and Southern Patagonian forms seem to belong to another lineage.

INTRODUCCION

La construcción de fenogramas en base a datos puramente morfométricos, ensayada con varios grupos de Anfibios (Laurent 1981, y en prensa), fue también utilizada con éxito en las especies argentinas del género *Philodryas* (Laurent 1980). El género *Liolaemus*, que con sus numerosísimas especies constituye el problema más intimidante de la herpetología del Cono Sur de América latina, pareció un grupo ideal para otra prueba de este método. El autor dedicó la mayor parte del año 1979 a acumular medidas pertinentes en los museos europeos donde se encuentran todavía la mayoría de los

tipos ($\pm 62\%$ comparado con $\pm 6\%$ en los Estados Unidos y 32% en América del Sur). Pudo completar esta documentación por préstamos de las instituciones norteamericanas y viajes a las instituciones sudamericanas que poseen material pertinente y que están casi todas en Argentina y Chile.

El examen de la colección de la Fundación Miguel Lillo, en su mayor parte procedente del noroeste argentino, como también de material vivo y fresco coleccionado por mis ayudantes, reveló una diversidad insospechada. Asimismo, colecciones norteamericanas (hasta la fecha del M.C.Z. y del F.M.N.H.) muestran una situación similar en las faunas boliviana y peruana.

Para el conjunto de estas tres regiones 28 nombres aparecen en la literatura y se suplieron 12 de ellos en la sinonimia, en parte por que se tomó demasiado literalmente el sentido del nombre *multiformis* dado por Cope a la segunda (en el orden cronológico) especie

* Profesor titular de la Fundación Miguel Lillo. Investigador Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Director del Programa de Herpetología del CONICET.

conocida de esta región. Salvo *L. alticolor* Barbour que está relacionada con especies chilenas, por ej. *L. lemniscatus*, las otras especies o subespecies pertenecen a un grupo complejo en el cual tres nombres se distinguen por su antigüedad y el uso frecuente que se hizo de ellos, con razón o sin ella, son: *signifer* Duméril y Bibron 1837, *multiformis* Cope 1876 y *ornatus* Koslowsky 1898. Este problema se tratará en otros trabajos ya que nuestro propósito aquí es investigar la estructura taxonómica del género *Liolaemus* y sus relaciones con los géneros vecinos.

AGRADECIMIENTOS

Los colegas que me acogieron cordialmente o me prestaron material merecen todos mi gratitud. Son muy numerosos. He aquí su lista: P. Alberch (M.C.Z., Cambridge), O. Artigas (IZUC, Concepción), E.R. Brygoo (MHN, Paris), E.J. Fittkau (ZSM, Munich), R. Formas (IZUA, Valdivia), J.M. Gallardo (MACN, Buenos Aires), A.G.C. Grandison (BMNH, Londres), U. Gruber (ZSM, Munich), K. Klemmer (SMF, Frankfurt), B. Lanza (MZUF, Florencia), G. Macola (IBM, Mendoza), H. Marx (FMNH, Chicago), H. Nuñez (MNH, Santiago), J. C. Ortiz (UVA, Valparaíso), G. Peters (ZMB, Berlín), T. Uzzell and R. Malnate (ANSP, Philadelphia), P. Vanzolini (MZUSP, São Paulo), A. Veloso (US, Santiago), E. E. Williams (M.C.Z., Cambridge), J. Williams (MLP, La Plata). Quiero agradecer muy especialmente a mi amigo J.M. Cei que me facilitó material de sus descubrimientos más recientes y discutió este trabajo detalladamente y también a mi hijastro C. Halloy que preparó el programa de computación para construir los fenogramas. En fin, debo agradecer a las dibujantes Otilia Brizuela y Analía Dupuy por su valiosa colaboración.

MATERIAL

Ceilaemus marmoratus (Burmeister) Código MAR
ARGENTINA. 1 ♂, 2 ♀♀ (FML 00309), Agua de la Peña, Ischigualasto, Prov. de San Juan. 1 ♀ (FML 00690), 20 km. de Caucete, Prov. de San Juan. 3 ♀♀ (BM 800, 929) Chilecito, Prov. de La Rioja.
Ctenoblepharis adspersus Tschudi. Código ADS
PERU. 1 ♀ (Paratipo, NHMW 18905) Hacienda Acaray, cerca de Huacho. 2 ♂♂ (MCZ 145039-40) Playa al sur de Paracas.
Liolaemus alticolor Barbour. Código ALT
BOLIVIA. 1 ♀ (Topotipo, MCZ 128524), Tihuanaco 4 ♂♂, 2 ♀♀ (MCZ 128529, 149854, 149856-59),

Tarapacachiapa. 2 ♀♀ (MNHP 05/320-21), Chiligasta. 1 ♂ (BM 1902-5-29-19), Chillilaya.
Liolaemus buergeri Werner. Código BUE
CHILE. 3 ♂♂, 5 ♀♀ (ZSM 16/1933, 17/1933-118-119-124-127, 17/1933-100-101-117), Cuesta Vergara. 2 ♂♂ (ZSM 18/1933-100-101-117), Baños de Fierro.
Liolaemus chiliensis (Lesson) [Código CHI
CHILE. 1 ♀ (Tipo, MNHP 2475), 3 ♂♂, 2 ♀♀ (MNHP 6836-38), 2 ♀♀ (BM 1946-8-12-40-41), (SMF 65732), sin localidad precisa. 1 ♂ (BM 1904-10-26-105), Peuco. 1 ♂ (BM 1920-1-20-135), Santiago. 1 ♀ (SMF 61297), Valparaíso.
Liolaemus cyanogaster (Duméril y Bibron) Código CYA
CHILE. 2 ♂♂, 2 ♀♀ (Cotipos, MNHP 2476, 6843-44), sin localidad precisa. 1 ♀ (BM 1907-1-22-1), Temuco. 2 ♂♂, 2 ♀♀ (BM 89-12-16-19-21, 1946-8-5-79), 1 ♂ (ZSM 142/31), Valdivia.
Liolaemus darwini (Bell). Código DAR
ARGENTINA. 1 ♂, 1 ♀ (Cotipos, BM 1946-8-10-21-22), Bahía Blanca. 3 ♂♂, 4 ♀♀ (BM 1902-5-22-84-88), (MNHP 06/39), Cruz del Eje.
Liolaemus elongatus elongatus Koslowsky. Código ELO.
ARGENTINA. 1 ♂, 1 ♀ (Cotipos, MLP 5), prov. de Chubut. 5 ♂♂, 3 ♀♀ (ZSM 148-149/1938), Estancia El Cóndor. 2 ♀♀ (ZSM 84/1938) sin localidad precisa.
Liolaemus fitzingeri fitzingeri (Duméril y Bibron) Código FIT
ARGENTINA. 2 ♂♂ (Lectotipo, MNHP 2504), (Cotipo, MNHP 6862), "Chile" (in errore), 1 ♂ (BM XXII-39-A) "Patagonia", sin localidad precisa, 1 ♂ (SMF 11128), Santa Cruz, 3 ♂♂ (ZSM 71/1927) Bahía del Fondo 4 ♀♀ (ZSM 205/1929), Comodoro Rivadavia.
Liolaemus forsteri Laurent. Código FOR
BOLIVIA. 1 ♂ (ZSM 646/1979), Chacaltaya.
Liolaemus huacahuasicus Laurent. Código HUA
ARGENTINA. 1 ♂ (Holotipo, FML 00535/2), 1 ♀ (Alootipo, FML 00535/3), 4 ♂♂, 4 ♀♀ (Paratipos, FML 00535/1 y 4, 00538/1-3 y 9-11), Lagunas de Huacahuasi, prov. de Tucumán.
Liolaemus kingii (Bell). Código KIN
ARGENTINA. 2 ♂♂, 1 ♀ (Cotipos, BM 1946-8-12-5-7), Puerto Deseado 1 ♀ (BM 1910-12-16-15), 1 ♀ (ZSM 64/1922), 1 ♂, 1 ♀ (ZSM 767/20), "Patagonia".
CHILE. 1 ♂ (MNHP 6862), sin localidad precisa.
Liolaemus kriegii Müller y Hellmich. Código KRI
ARGENTINA. 1 ♀ (Holotipo, ZSM 137/28), Estancia El Cóndor. 1 ♂, 1 ♀ (IBM 639/1-2), Chenquenyicu. 1 ♂, 3 ♀♀ (IBM 675/1-4), 55 km SE de Las Ovejas. 1 ♀ (IBM 682), Laguna del Burro. CHILE. 3 ♂♂ (IZUC 1189, 1192, 1195), Volcán Antuco.
Liolaemus lemniscatus Gravenhorst. Código LEM
CHILE. 1 ♀ (BM 60-923-9), sin localidad precisa. 3 ♀♀ (BM 1920-1-20-141), Santiago. 2 ♂♂, 1 ♀ (MNHP 1973/160), Valparaíso. 1 ♀ (MNHP 1973/183), Viñas del Mar. 3 ♂♂ (MNHP 1973/184-186), Limache.
Liolaemus magellanicus (Hombron y Jacquinot). Código MAG

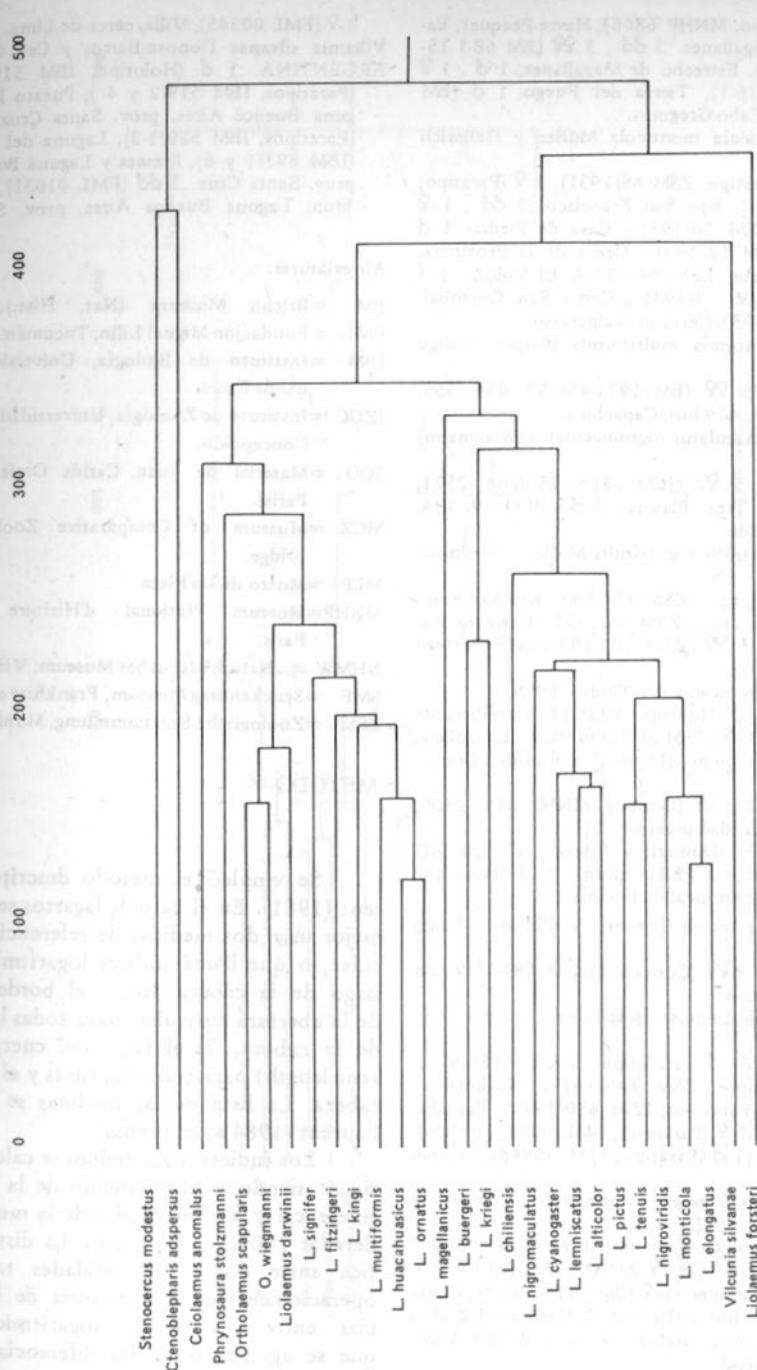


Fig. 1.- Con tamaño UPGMA

CHILE. 1 ♀ (Tipo, MNHP 6866), Havre-Pecquet, Estrecho de Magallanes. 3 ♂♂, 3 ♀♀ (BM 68-1-15-10-11, 15-18), Estrecho de Magallanes, 1 ♂, 1 ♀ (BM 1933-6-16-1), Tierra del Fuego. 1 ♂ (BM 1855-3-1-1), Cabo Gregorio.

Liolaemus monticola monticola Müller y Hellmich
Código MON

CHILE. 1 ♂ (Holotipo, ZSM 48/1931), 1 ♀ (Paratipo, ZSM 49/1931), Río San Francisco. 2 ♂♂, 1 ♀ (Paratipos, ZSM 50/1931), Casa de Piedra. 1 ♂ (Paratipo ZSM 52/1931), Cerro de la Provincia. 2 ♀♀ (Paratipos, ZSM 54/1931), El Volcan. 1 ♂ (Paratipo, ZSM 57/1931), Cerro San Cristóbal. 1 ♀ (SMF 61298), Cerca de Valparaíso.

Liolaemus multififormis multififormis (Cope) Código MUL

PERU. 5 ♂♂, 5 ♀♀ (BM 1971-450-52, 454, 459, 470, 476, 478, 479-80), Capachica.

Liolaemus nigromaculatus nigromaculatus (Wiegmann)
Código NIM

CHILE. 2 ♂♂, 5 ♀♀ (JCO 2563, 2566-68, 2571, 2573, 2578), Tres Playitas. 3 ♂♂ (JCO 19, 194, 2583), Morrillos.

Liolaemus nigroviridis nigroviridis Müller y Hellmich
Código NIV

CHILE. 1 ♂ (Holotipo, ZSM 43/1930), Río San Francisco. 1 ♂ (Paratipo, ZSM 45/1931), Cerro de Ramon. 3 ♂♂, 5 ♀♀ (ZSM 191-192/1947), Potrero Grande.

Liolaemus ornatus Koslowsky. Código ORN

ARGENTINA. 1 ♂ (Holotipo MLP 11) Cordillera de Jujuy. 5 ♂♂, 3 ♀♀ (ZSM 207-209/1929), La Quiaca.

Liolaemus pictus pictus (Duméril y Bibron). Código PIC

CHILE. 5 ♂♂, 5 ♀♀ (Cotipos, MNHP 619, 2500, 6845), sin localidad precisa.

Liolaemus signifer (Duméril y Bibron). Código SIG
BOLIVIA (Oeste) o PERU (Sud). 1 ♂ (Holotipo, MNHP 6860), sin localidad precisa.

Liolaemus tenuis tenuis (Duméril y Bibron). Código TEN

CHILE. 5 ♂♂, 5 ♀♀ (Cotipos, MNHP 6847-50), sin localidad precisa.

Liolaemus (Ortholaemus) scapularis Laurent. Código SCA

ARGENTINA. 1 ♂ (Holotipo, ZSM 648/1979), 2 ♀♀ (Paratipos, ZSM 649/1979), Nacimiento. 1 ♂, 3 ♀♀ (Paratipos, ZSM 650/1979), Famabasto. 4 ♂♂, 1 ♀ (Paratipos, FML 00947, 01126), Santa María. 1 ♂ (Paratipo, FML 00948), Colalao del Valle.

Liolaemus (Ortholaemus) wiegmanni (Duméril y Bibron) Código WIE

URUGUAY. 4 ♀♀ (Cotipos, MNHP 6857-58) "Chile" (in errore). 3 ♂♂, 3 ♀♀ (MNHP 568, BM 1910-9-20-1-3), Montevideo. 1 ♀ (BM 1910-2-16-6), Punta Carrera. 1 ♀ (BM 1910-2-16-7), Carrasco. 1 ♂ (BM 84-2-23-17), sin localidad precisa. 1 ♂ (BM XXII-92 E), Maldonado.

Phrynosaura stolzmanni (Steindachner). Código STO
PERU. 2 ♂♂, 1 ♀ (Cotipos, NHMW 13580/1-3), Altas montañas del Perú, sin localidad precisa.

Stenocercus modestus (Tschudi). Código MOD
PERU. 1 ♀ (MNHP 6834), sin localidad precisa. 1 ♀ (FML 00365), Ciudad de Dios, cerca de Lima.

1 ♀ (FML 00345), Villa, cerca de Lima.

Vilcunia silvanae Donoso-Barros y Cei. Código SIL
ARGENTINA. 1 ♂ (Holotipo, IBM 519/1), 2 ♀♀ (Paratipos, IBM 519/2 y 4), Puesto Lebrun, Laguna Buenos Aires, prov. Santa Cruz. 1 ♂, 1 ♀ (Paratipos, IBM 520/1-2), Laguna del Sello. 2 ♀♀ (IBM 893/1 y 6), Meseta y Laguna Buenos Aires, prov. Santa Cruz. 3 ♂♂ (FML 01031), Puesto Lebrun, Laguna Buenos Aires, prov. Santa Cruz.

Abreviaturas:

BM = British Museum (Nat. Hist.), Londres.

FML = Fundación Miguel Lillo, Tucumán.

IBM = Instituto de Biología, Universidad Nacional de Cuyo.

IZUC = Instituto de Zoología, Universidad de Concepción.

JCO = Material de Juan Carlos Ortíz (visto en París).

MCZ = Museum of Comparative Zoology, Cambridge.

MLP = Museo de La Plata.

MNHP = Museum National d'Histoire Naturelle, París.

NHWW = Naturhistorisches Museum, Viena.

SMF = Senckenberg Museum, Frankfurt a/M.

ZSM = Zoologische Staatssammlung, Munich.

METODO

Se empleó el método descrito en Laurent (1981). En el caso de lagartos se consideró mejor usar dos medidas de referencia para calcular lo que llamé índices logarítmicos: 1) el largo de la cabeza (desde el borde posterior de la abertura auricular) para todas las medidas de la cabeza, 2) el largo del cuerpo (snout-vent length) para todas las otras y el largo de la cabeza. La lista de las medidas se detalló en Laurent (1984 a, en prensa).

Los índices logarítmicos se calculan como sigue: siendo y el promedio de la medida de referencia y $\bar{x}$ el promedio de la medida considerada: $100 (\log \bar{y} - \log \bar{x})$. La distancia fenética entre dos UTO (unidades taxonómicas operacionales) es la sumatoria de las diferencias entre sus índices logarítmicos. Según que se agregue o no las diferencias entre los logaritmos del tamaño, se consigue diferentes matrices de distancias fenéticas. En cada caso se usó dos de los métodos descritos por Sneath y Sokal (1973): el método UPGMA y el método WPGMA. Así se contruyeron cuatro fenó-

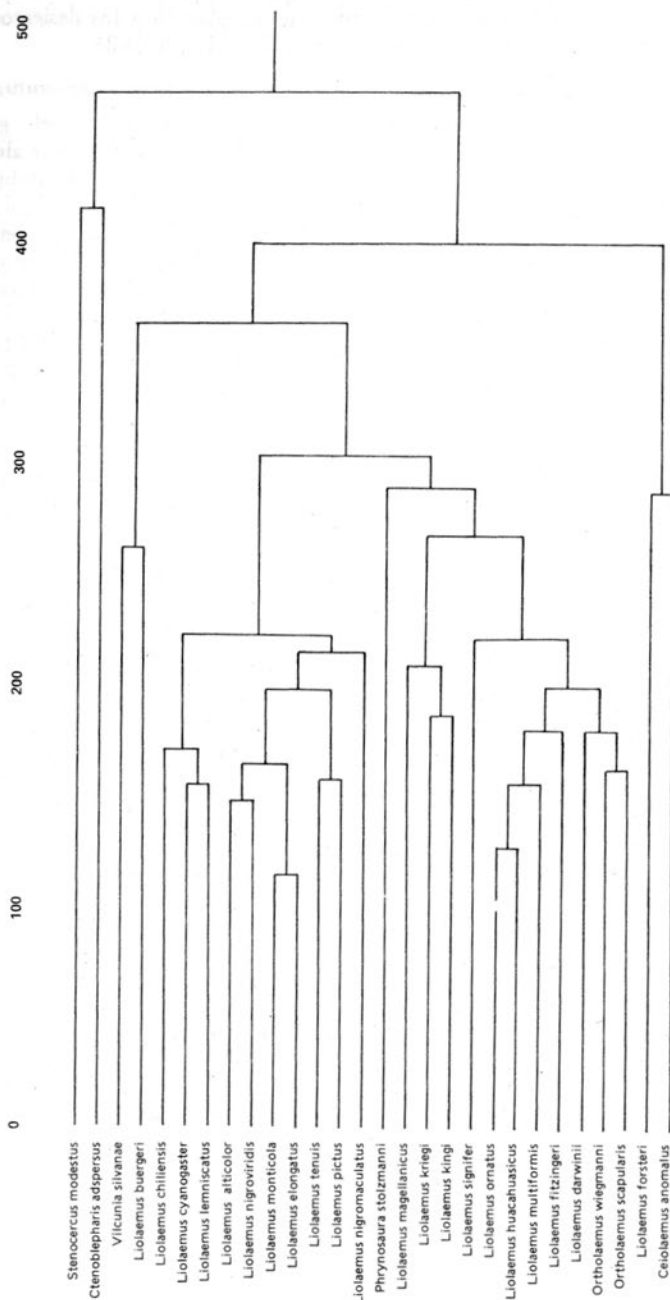


Fig. 2.- Sin tamaño UPGMA

gramas entre los cuales el que usa el tamaño y el método UPGMA parece el más satisfactorio (ver matriz al fin del trabajo).

Stenocercus modestus (Tschudi)

Este lagarto se distingue a primera vista de todas las especies de *Liolaemus* por su cola muy larga, la estructura de la región anal y la forma del hocico, especialmente la región cantal idénticas a lo que se observa en el género *Stenocercus*. Por lo tanto, no fue gran sorpresa cuando Etheridge en visita a la Fundación Miguel Lillo reconoció en nuestros especímenes, como en las fotografías del tipo y del ejemplar del Museo de París, *Stenocercus moestus* Boulenger que de ahí se vuelve un sinónimo posterior de *Liolaemus* (*Sauridis*) *modestus* Tschudi. La distancia morfométrica de todos los otros taxa considerados aquí es muy grande como se podría preveer.

Ctenoblepharis adpersus Tschudi

Hemos concluido en otro trabajo (Laurent 1984, en prensa) que el género *Ctenoblepharis* es monotípico. Parece todavía más alejado morfométricamente de *Liolaemus* y los géneros afines. Aquí también, las especies chilenas de *Liolaemus* son morfométricamente menos distantes que las otras, pero eso no tiene probablemente mucha significación porque en la morfología general, no hay la menor semejanza entre ellas y *Ctenoblepharis*. Tampoco es similar a otros géneros salvo *Phrynosaura* y *Ceiolaemus*. Por lo tanto este género parece provenir de una dicotomía bastante antigua.

Phrynosaura stolzmanni (Steindachner)*

Esta especie se aleja mucho menos del conjunto estudiado que las dos precedentes; el grupo más cercano está constituido por las especies argentinas de *Liolaemus* (grupo *signifer-kingi*). Como en el caso de *Ctenoblepharis* no se puede confiar demasiado en la comparación entre distancias morfométricas grandes. Últimamente se confundían los géneros *Phrynosaura* y *Ctenoblepharis* y si bien es cierto que deben ser separados, hay pocas dudas de

que estén relacionados como también lo sugiere su adaptación a los desiertos costeros del Perú y del norte de Chile.

Ceiolaemus marmoratus (Burmeister)

Aparentemente el género *Ceiolaemus* no está ni más ni menos alejado de *Liolaemus* que *Phrynosaura*. Fue también confundido con *Ctenoblepharis*. Sin embargo, sus distancias morfométricas mínimas son las del grupo argentino de *Liolaemus* y el grupo *Ortholaemus*. En efecto, *C. marmoratus* y *C. anomalus* Koslowsky son especies argentinas. Sin embargo, *Liolaemus insolitus* Pefaur y *Cei* del sur del Perú, parece pertenecer al mismo género. Se puede suponer por lo tanto que *Ceiolaemus* representa otra rama especializada pero antigua y más bien derivada del tronco argentino como lo sugiere también el hecho que su distancia morfométrica máxima sea la de *Ctenoblepharis*.

Vilcunia silvanae Donoso-Barroso y Cei

A primera vista, esta especie parece relacionada con *Liolaemus magellanicus* y *L. lineomaculatus*, pero está morfométricamente tan alejada de todas las formas del grupo (salvo *L. buergeri*) que se puede igualmente suponer una derivación antigua o una evolución acelerada de alguna población pequeña y aislada de un *Liolaemus* patagónico. Que sus antepasados pertenezcan al grupo argentino es atestiguado por su alejamiento extremo de *Ctenoblepharis*.

Los *Liolaemus* argentinos

Este grupo de *Liolaemus* tiene en común el hecho de hallarse particularmente alejado de *Ctenoblepharis*. Como la mayoría de sus especies son orientales, puede llamarse "grupo argentino": *buergeri*, *fitzingeri*, *huacahuasicus*, *kingi*, *kriegi*, *magellanicus*, *multiformis*, *ornatus*, *signifer*. Los géneros *Vilcunia* y más hipotéticamente *Ceiolaemus* están vinculados con ellas.

Liolaemus magellanicus (Hombron y Jacquinot)

Esta especie fueguina se encuentra en el grupo argentino en dos fenogramas, y en el grupo chileno en otros dos. En estas latitudes, no hay más barreras eficientes entre Argentina y Chile y se puede efectivamente esperar formas arcaicas todavía muy cercanas a la cepa común de los dos linajes. Sugiere al mismo tiempo el

* No hemos elegido *P. reichei* Werner por tener menos ejemplares. Hay más ejemplares aún de *P. audituvelatus* (Núñez y Yañez) pero también la dejamos de lado por no haber estado descrita cuando se escribió este trabajo.

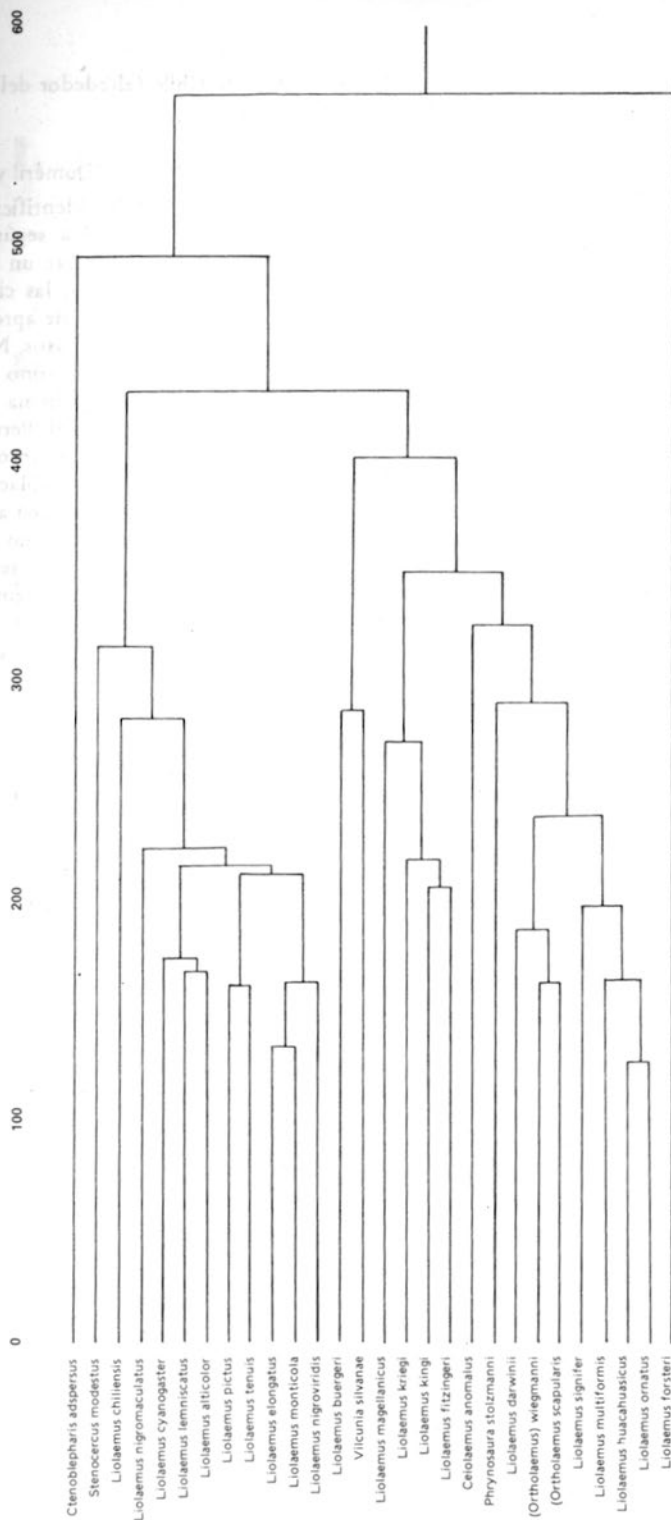


Fig. 3. - Con tamaño WPGMA

origen meridional de todo el grupo, pero está más relacionado con las especies argentinas que con las chilenas, particularmente con *kingi*.

Liolaemus buergeri Werner

L. buergeri está asociado con *Vilcunia silvanae* en tres fenogramas, con *L. kriegi* en el otro. En dos parece una forma primitiva del grupo chileno, en uno está del lado argentino y en el último (UPGMA, sin tamaño) se destaca antes de la bifurcación argentino-chilena. Todo esto sugiere una posición sistemática cerca del tronco común, como la de *L. magellanicus*, de acuerdo con su distribución que abarca montañas argentinas y chilenas. Su distancia morfométrica mínima es de 191 con *L. elongatus*, una especie del grupo chileno, aunque argentina; pero la máxima es de 529, con *Ctenoblepharis*. El promedio de sus distancias morfométricas con el grupo argentino es mayor que con el grupo chileno lo que sugiere que no está bien ubicado aquí. En efecto, su verdadero parentesco con el grupo chileno se estableció en Laurent (1983).

Liolaemus kriegi Müller y Hellmich

Otra especie ambigua que se encuentra en el grupo argentino o en el grupo chileno según los fenogramas. Como la de *L. buergeri*, su distribución está a horcajadas sobre la frontera, pero por sus distancias morfométricas está mucho más cerca del grupo argentino (208-295) que del grupo chileno (228-373). La especie más vecina es *L. kingi* (208). Sin embargo, una investigación ulterior indicó su pertenencia al grupo chileno (Laurent 1983).

Liolaemus kingii (Bell)

Especie que figura en el grupo argentino (distancia morfométrica 165-331, 165 en *huacahuasicus*) en tres fenogramas y en el grupo chileno en el menos seguro (distancia morfométrica 214-399). Aunque ya más claramente en el grupo oriental, su distribución abarca regiones de los dos países.

Liolaemus fitzingeri fitzingeri
(Duméril y Bibron)

Especie típica del grupo argentino en el cual se encuentra en los cuatro fenogramas. La distancia morfométrica mínima (185) es con *L. ornatus*. En los fenogramas se ubica cerca de *L. kingii*, de *L. multiformis* o en un caso, de *L. signifer*. Como las precedentes invadió

parcialmente Chile (alrededor del Lago Buenos Aires).

Liolaemus signifer (Duméril y Bibron)

Ya que todas las identificaciones como *L. signifer* son sospechosas según mi parecer, los cálculos se basaron sobre un solo ejemplar, el holotipo. Por lo tanto, las cifras indicadas no tienen el mismo grado de aproximación a la realidad que en los otros casos. No obstante, la pertenencia al grupo argentino es obvia. La distancia morfométrica mínima (170) es con *L. multiformis*. Hay en el Perú, en Bolivia, en el norte de Chile y en el noroeste argentino un número apreciable de poblaciones distintas unas de otras y que pertenecen a este subgrupo *signifer-multiformis*. Su estudio está en curso y no se puede asegurar ya, si se trata de especies, de subespecies o de fragmentos de "clines". Pero hay casos comprobados de simpatría, por ejemplo entre *L. ornatus* y *L. dobignyi*.

Liolaemus multiformis (Cope)

Salvo prueba en contrario, considero esta especie (o subespecie) restringida a la cuenca del Lago Titicaca. Su nombre llevó a los herpetólogos a sobrestimar su variabilidad y su distribución. Su presencia en Argentina, por ejemplo, es muy inverosímil, salvo quizás bajo la forma de subespecies o con menos probabilidad, de ramificaciones clinales. Según las distancias morfométricas, es aun más vecina de *L. huacahuasicus* (146) que de *L. signifer*.

Liolaemus huacahuasicus Laurent

Esta especie aislada arriba de 3500 m, en las Cumbres Calchaquies y los Nevados del Aconquija, se parece más morfométricamente (distancia 122!) a *L. ornatus* que a *L. multiformis*, a pesar del carácter muy evidente de la placa de escamas agrandadas que *L. ornatus* comparte con *L. fitzingeri* y que falta en *L. huacahuasicus* y en *L. multiformis*. Eso sugiere que este carácter sinapomórfico podría aparecer paralelamente en poblaciones distintas y por lo tanto no tener una importancia filogenética mayor.

Liolaemus ornatus Koslowsky

En todos los fenogramas, *L. ornatus* y *L. huacahuasicus* están estrechamente vincula-

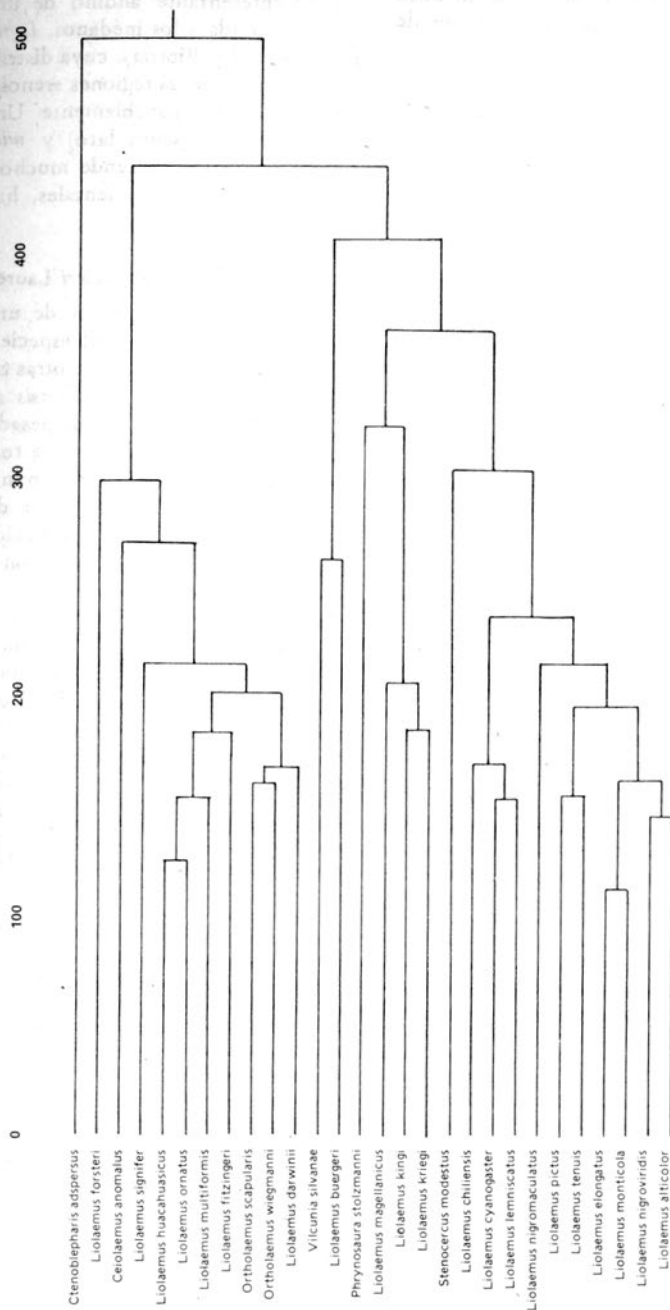


Fig. 4. — Sin tamaño WPGMA

dos, lo que soluciona fácilmente el problema de su ubicación sistemática. Como ya se lo notó (Laurent 1984 a, en prensa) la extensión de su distribución desde la provincia de Catamarca hasta el Perú es muy probablemente equivocada y por consiguiente también la sinonimia de *L. pulcher*. También errado es el mantenimiento de *L. mocquardi* y *L. pantherinus* respectivamente la hembra y el joven de *L. pulcher* y cuya suerte debe necesariamente seguir la de este último.

Liolaemus darwinii (Bell)

La posición sistemática de esta especie argentina que desborda un poquito sobre Chile en el sur, es muy inesperada. Su distancia morfométrica mayor no es más con *Ctenoblepharis adpersus* como en las once especies precedentes, sino con *Vilcunia silvanae* como en las dos siguientes. Además, aunque no muy lejos de *L. huacahuasicus* (191) y *L. ornatus* (197) sus afinidades mayores son con *L. wiegmanni* (158) y *L. scapularis* (188). Pero he aquí que estos últimos pertenecen al subgénero *Ortholaemus* caracterizado por su doble fila de escamas entre la subocular y las labiales y su mental en contacto con seis escamas posteriores en lugar de cuatro. *L. darwinii* no tiene estos caracteres lo que técnicamente no permite su inclusión en *Ortholaemus* pero es aparentemente un miembro del linaje, todavía primitivo, lo que confirma su distribución argentino-chilena. Ya hemos notado (Laurent 1984, en prensa) otra forma que tiene relaciones similares: *L. cuyan* Cei; parece una buena especie aunque relacionada con *L. fitzingeri* y tiene un carácter de *Ortholaemus*, mental en contacto con seis escamas), a parte de una morfometría parecida. La validez de un género *Ortholaemus* ya parecía dudosa por causa de *L. cuyan*. Dos especies de tal ambigüedad la comprometen más todavía.

Liolaemus (Ortholaemus) wiegmanni (Duméril y Bibron)

El subgénero *Ortholaemus* es obviamente un vástago del grupo argentino ya aludido. El pariente más cercano de *L. wiegmanni* dentro de las especies comparadas en este trabajo es *L. scapularis*, pero tiene más afinidades todavía con *L. cranwelli* (Donoso-Barros), posiblemente una subespecie boliviana.

Liolaemus (Ortholaemus) scapularis Laurent

Representante andino de una super especie adaptada a los médanos, *L. multimaculatus* (Duméril y Bibron), cuya distribución abarca la mayoría de las regiones arenosas de Argentina, Brasil y probablemente Uruguay. Con *multimaculatus* (sensu lato) y *wiegmanni*, el género *Liolaemus* extiende mucho su distribución en las llanuras orientales, hasta la costa atlántica.

Liolaemus forsteri Laurent

Aunque dispongamos de un solo ejemplar, es muy claro que esta especie es excepcional a más de un título. Hay otras tan largas, como *L. nitidus* o *L. zaparallensis sieversi*, pero probablemente ninguna tan pesada. Morfométricamente es muy diferente de todas, especialmente del grupo chileno, a tal punto que se aleja del resto en la base o cerca de la base de todos los fenogramas. Tal situación invita a la creación de un género nuevo. Sin embargo, no parece acertado hacerlo porque su distancia morfométrica mínima es con *L. multiformis*, su vecino geográfico, que es una especie muy evolucionada del género y no una forma primitiva de afinidades mixtas chilenas y argentinas como hay varias en el sur. Parece haber derivado de una pequeña población aislada en alta montaña (4700 m) de *L. multiformis*, por deriva genética y posiblemente selección intensa hacia su acortamiento de las extremidades de acuerdo con la regla de Allen.

Los *Liolaemus* chilenos

Como hay un grupo argentino de *Liolaemus* hay un grupo de especies chilenas que son particularmente alejadas de *L. forsteri*. Mientras que *L. forsteri* es una especie particularmente maciza, las especies chilenas son esbeltas. Sus especies entre las examinadas aquí son: *alticolor*, *chiliensis*, *cyanogaster*, *elongatus*, *lemniscatus*, *monticola*, *nigromaculatus*, *nigroviridis*, *pictus*, *tenuis*. La estructura del grupo varía poco según los fenogramas.

Liolaemus chiliensis (Lesson)

Especie tipo del género *Liolaemus* y una de las más características del grupo chileno, aunque la más aislada si se considera el tamaño. Las especies más cercanas son *L. cyanogaster* (194) y *L. lemniscatus* (226).

MATRIZ D (K.L) DE DISTANCIAS FENÉTICAS (CON MEDIDAS DE REFERENCIA)

OT.U.S.	CHI	WIE	DAR	ALT	LEM	MAG	TEN	ELO	FIT	ORN	MUL	NIM	KIN	ADS	STO
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	27	28
CHI	1	0.00													
WIE	2	362.20	0.00												
DAR	3	371.40	178.40	0.00											
ALT	4	257.90	202.10	233.50	0.00										
LEM	5	226.30	274.70	247.70	163.60	0.00									
MAG	6	323.80	323.20	338.20	271.30	300.70	0.00								
TEN	7	293.50	306.50	287.90	231.20	218.80	418.10	0.00							
ELO	8	293.90	288.70	293.10	229.00	271.20	349.50	208.20	0.00						
FIT	9	359.50	266.50	234.50	340.60	376.00	335.70	330.00	272.00	0.00					
ORN	10	381.20	218.00	197.20	289.10	351.30	309.00	350.50	234.10	184.90	0.00				
MUL	11	399.00	255.40	242.20	325.30	358.90	307.20	331.70	277.50	205.70	315.60	0.00			
NIM	12	310.60	244.60	226.40	204.70	232.10	337.40	228.10	246.10	331.10	301.00	299.90	0.00		
KIN	13	312.70	253.50	231.50	254.40	285.40	206.70	320.80	251.60	202.40	202.50	218.60	294.50	0.00	
MOD	14	281.80	310.20	321.40	214.50	251.10	381.80	155.50	206.50	363.70	362.20	351.80	406.70	344.20	
CYA	15	309.00	362.00	384.60	337.10	364.10	476.40	376.10	373.90	389.70	391.80	429.80	297.80	418.90	
FOR	16	194.10	292.50	319.10	172.40	166.60	347.30	203.60	265.40	404.40	416.10	213.90	326.80	174.70	
HUA	17	596.80	392.00	434.40	538.10	576.50	524.00	533.30	451.70	388.30	364.60	292.80	503.20	418.90	
SIG	18	359.30	191.30	191.10	263.20	301.20	253.70	282.40	224.60	194.60	121.70	146.30	248.30	165.40	
BUE	19	423.10	271.70	226.10	343.80	356.40	331.10	330.20	297.60	237.00	241.30	170.10	304.90	231.60	
KRI	20	367.50	387.30	421.70	327.00	370.00	406.50	318.00	191.20	331.00	326.10	361.30	339.50	331.20	
MON	21	310.50	350.90	318.40	352.60	264.70	337.60	227.60	220.20	246.30	271.10	372.50	208.20	333.50	
NIV	22	300.80	258.80	287.00	176.50	247.30	330.80	204.90	321.50	251.20	312.40	234.80	267.70	155.80	
SCA	23	229.50	276.70	293.50	204.00	284.90	162.60	288.80	257.10	195.10	316.50	213.50	212.80	311.30	
MAR	24	443.50	158.30	188.10	289.20	359.60	354.50	355.60	313.20	273.80	273.80	256.90	278.40	365.90	
ADS	25	475.20	338.40	328.60	422.10	411.70	399.40	390.70	375.70	308.30	296.60	268.40	335.40	310.50	
SIL	26	452.60	412.80	388.90	405.50	364.20	434.50	357.90	458.90	414.80	442.80	406.00	359.70	410.80	
STO	27	536.70	402.30	413.50	518.00	578.10	392.20	446.80	463.40	471.70	499.10	374.50	470.20	364.30	
	28	442.20	278.60	267.40	309.50	355.70	350.50	347.90	363.90	300.80	310.00	289.00	267.10	375.00	

MOD	15	0.00																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
-----	----	------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Liolaemus nigromaculatus (Wiegmann)

Especie bastante aislada también, más de *L. chiliensis* (311) que de las otras y menos de *alticolor* (205). Juan Carlos Ortiz (1981) consagró una tesis doctoral muy profundizada al grupo *nigromaculatus* que abarca 8 especies y dos subespecies, pero no considera las relaciones del grupo con otras especies.

Liolaemus cyanogaster cyanogaster
(Duméril y Bibron)

En los cuatro fenogramas, esta especie está relacionada con *L. lemniscatus*, lo que corresponde a una distancia morfométrica mínima (167). Como es muy delgada está muy lejos de *L. forsteri* (628).

Liolaemus lemniscatus Gravenhorst

Cuando se tiene en cuenta el tamaño, el minúsculo *L. lemniscatus* se encuentra aún más cerca del igualmente pequeño *L. alticolor* (164) que de *L. cyanogaster* (167), pero sus afinidades reales son probablemente más con el último, como lo sugieren sus respectivas distribuciones geográficas vicariantes y casi contiguas.

Liolaemus alticolor Barbour

Cuando no se tiene en cuenta el tamaño, *L. alticolor* no parece relacionado con *L. lemniscatus*, sino con *L. nigroviridis* (140). Es una de las especies orientales del grupo chileno.

Liolaemus nigroviridis nigroviridis
Müller y Hellmich

Según el uso o el desuso del tamaño en las computaciones, *L. nigroviridis* parece más relacionado con *L. monticola* o con *L. alticolor*. Geográficamente este último está muy lejos pero *L. monticola* es simpátrida.

Liolaemus monticola monticola
Müller y Hellmich

Las relaciones morfométricas indican sin dejar lugar a la menor duda que *L. elongatus* es la especie más afín (distancia morfométrica recíprocamente mínima 107, con el tamaño; 129 sin el tamaño).

Liolaemus elongatus elongatus Koslowsky

Sus afinidades estrechas con *L. monticola* sugieren que este último es un vicariante transandino. *L. elongatus* y *L. alticolor* son dos especies de las del grupo chileno que viven al este de la barrera andina.

Liolaemus pictus pictus (Duméril y Bibron)

L. pictus y *L. tenuis* están estrechamente vinculados como lo indica la distancia morfométrica recíprocamente mínima: 156 con el tamaño, 150 sin el tamaño. La especie más emparentada con esta pareja es *L. monticola*.

Liolaemus tenuis tenuis (Duméril y Bibron)
Ver *L. pictus*.

DISCUSION

Los resultados de esta investigación preliminar de la estructura taxonómica de *Liolaemus* y los géneros vecinos hacen suponer que algunos géneros se separaron de la cepa común antes de la radiación del género principal. Es el caso aparente de *Ctenoblepharis* y *Phrynosaura* y el caso probable de *Ceilaemus* y *Vilcunia*.

Dentro del género *Liolaemus* se puede distinguir dos ramas: una rama occidental o chilena y una rama oriental o argentina. Aunque haya especies de la rama occidental en Argentina y especies de la rama oriental en Chile, los dos linajes son muy distintos por sus caracteres morfológicos en el norte. En el sur hay formas intermediarias como *L. magellanicus*, *L. kingii*, *L. kriegi* y *L. buergeri*, lo que sugiere un origen patagónico, sino fueguino, para *Liolaemus*, al contrario de la opinión de Donoso-Barros (1966) admitida por Formas (1979) pero no por Duellman (1979). Las dos ramas se diferenciaron de ambos lados de los Andes a medida que se elevan, alternando extensiones territoriales y contracciones con fragmentación y diferenciación según las fluctuaciones glaciales e interglaciales.

Aunque la rama occidental se diversificó mucho, no hubo especializaciones espectaculares que la hayan hecho pasar los límites normales del género. Pasó de otro modo por la rama oriental, con el subgénero *Ortholaemus* adaptado a ambientes áridos y arenosos, que extendió la distribución del género lejos hacia el norte y el noreste y con *L. forsteri* adaptado a una región presumiblemente muy fría de alta montaña con acortamiento muy marcado de las extremidades. Como se trata de especializaciones terminales, su reconocimiento haría parafilético al género *Liolaemus*. Además *Ortholaemus* parece todavía bien vinculado con especies tales como *L. darwini* y *L. cayanus*.

CONCLUSIONES

Los resultados de este experimento de taxonomía numérica basado sobre morfometría, confirman las relaciones lejanas de *Stenocercus* y *Ctenoblepharis* con *Liolaemus*. Casi tan aislado como los anteriores aparece *Liolaemus forsteri*, especie aberrante pero de origen aparentemente reciente. Se destacan después sucesivamente los géneros *Vilcunia*, *Ceiolaemus* y *Phrynosaura*, aunque un estudio multivariado (Laurent 1984 a, en prensa) ubica más bien a este último, cerca de *Ctenoblepharis*. La existencia de un grupo argentino y de un grupo chileno en el género *Liolaemus*, bien establecida por otra investigación multivariada hecha después pero ya publicada (Laurent 1983), aparece también aquí, con el subgénero *Ortholaemus* enraizado en el grupo argentino como ya se lo había notado (Laurent 1984 a, en prensa).

BIBLIOGRAFIA

- CEI, J.M., 1979. A reassessment of the genus *Ctenoblepharis* (Reptilia, Sauria, Iguanidae) with a description of a new subspecies of *Liolaemus multimaculatus* from Western Argentina. J. Herp., 13 (3): 297-302.
- DONOSO-BARROS, R., 1966. Reptiles de Chile. Ed. Univ. Chile, Santiago, 458 pp. + III-CXLVI.
- DONOSO-BARROS, R. y J.M.CEI., 1971. New Lizards from the Volcanic Patagonian Plateau of Argentina. J. Herp., 5 (3-4): 89-95.
- DUELLMAN, W.E., 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. En DUELLMAN, W.E. The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monogr. Mus. nat. Hist., Univ. Kansas, 7: 371 - 459.
- FORMAS, J.R., 1979. La herpetofauna de los bosques templados de Sudamérica. Op. cit.: 341-369.
- LAURENT, R.F., 1980. Congruencia entre la sistemática tradicional y fenogramas basados en morfometría. Acta zool. lilloana, 36 (1): 77-80.
- 1981. Phénogrammes d'Anoures basés sur la Morphométrie. Monitore zool. ital., N.S. 15: 1-22.
- 1982. Description de trois espèces nouvelles du genre *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). Spixiana, 5 (2): 139-147.
- 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegman (Iguanidae). Boln. Asoc. herp. argent., 1 (3): 16-18.
- 1984. On some Iguanid genera related to or previously confused with *Liolaemus*. J. Herp. (en prensa).
- 1984 a. Descripciones de nuevos Iguanidae del género *Liolaemus*. Acta zool. lilloana (en prensa).
- 1984 b. Un fenograma de los Amphignathodontinae basado en la morfometría. Acta zool. lilloana 38 (1) (en prensa).
- ORTIZ, J. C., 1981. Revision taxonomique et biologique des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata-Iguanidae). Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles présentée à l'Université. Paris VII: 1 - XII, 1 - 438.
- PETERS, J.A. y R. DONOSO-BARROS., 1970. Catalogue of Neotropical Lizards. U.S.Nat. Bull. 297: I - VIII, 1 - 213.
- SNEATH, P.H.A. y R.R.SOKAL., 1973. Numerical Taxonomy. W.H. Freeman and Co., San Francisco. 573 pp.