



SINGULARES HALLAZGOS EVOLUTIVOS Y TAXONÓMICOS EN GÉNEROS DE IGUÁNIDOS RELEVANTES DE LA HERPETOFAUNA ANDINA Y DE ZONAS LÍMITROFES

*SINGULAR EVOLUTIONARY AND TAXONOMIC FINDINGS IN REMARKABLE
IGUANIAN GENERA FROM ANDEAN AND NEIGHBORING ZONES HERPETOFAUNA*

JOSÉ MIGUEL CEI¹ Y F. VIDELA²

¹ Facultad de Ciencias Agrarias, UNC. Alte. Brown 500, 5507, Chacras de Coria, Mendoza

² Unidad Ecología Animal, IADIZA. CC. 507, 5500, Mendoza. E-mail: fvidela@lab.cricyt.edu.ar

RESÚMEN

Este artículo presenta y discute el complicado caso de las relaciones taxonómicas entre *Phymaturus* sp. de Uspallata, Mendoza ($2n= 30$ cromosomas), considerado *P. flagellifer* hasta ahora, y *P. palluma* = *P. flagellifer* de Valle del Maule, centro-sur de Chile ($2n= 36$ cromosomas), teniendo en mente sus relaciones con *Centruraflagellifer* Bell 1843 de la región cordillerana entre Uspallata y Santiago. Presenta comentarios acerca del estado evolutivo y los cariotipos de los dos grupos de *Phymaturus* ("flagellifer" al norte, "patagonicus" al sur). Analiza asimismo las relaciones filéticas entre *Liolaemus* carentes de poros cloacales, correspondientes al grupo "neuquensis" de Malargüe, Mendoza y zonas limítrofes de Argentina y Chile, y las formas afines del grupo "elongatus", destacando el sustancial aporte que podría brindar una adecuada información cariológica.

Palabras clave: *Phymaturus*, *Liolaemus*, cariotipo, grupos específicos, especiación

SUMMARY

This article reports and discuss the intriguing case of taxonomic relationships between Phymaturus sp. from Uspallata, Mendoza (2n= 30 chromosomes), still considered P. flagellifer, and P. palluma = P. flagellifer from Maule Valley, southern of Chile (2n= 36 chromosomes), having in mind their relationships with Centrura flagellifer Bell 1843 from the Cordilleran region from Uspallata to Santiago. The evolutionary position and karyotypes of both Phymaturus groups (the Northern "flagellifer", the Southern "patagonicus"), are commented. The phyletic relationships are analysed among Liolaemus lacking cloacal pores, corresponding to the "neuquensis" group from Malargüe, Mendoza and neighboring areas of Argentina and Chile, and the

related forms of the "elongatus" group. An adequate caryological information could bring a substantial contribution.

Key words: *Phymaturus, Liolaemus, kariotype, specific group, speciation*

INTRODUCCIÓN

Este trabajo tiene por objetivo discutir la información disponible para una integración entre estudios morfológicos y microscópicos o submicroscópicos de las estructuras funcionales, propias de la individualidad genética de cada organismo. Esta integración puede alcanzar resultados que, a primera vista, pasan desapercibidos en una simple clasificación.

Se han elegido elementos representativos de la herpetofauna de Mendoza, la que presenta especiales adaptaciones a zonas áridas y semiáridas, abarcando allí un notable porcentaje de la biodiversidad. La rica familia *Liolaemidae* (Lacertidae, Iguania) se halla presente, con numerosas especies, en muchos ambientes mendocinos Altoandinos y del Monte (Ceí, 1986). Dentro de esta familia se encuentra el género *Phymaturus*, ecológica y morfológicamente muy significativo, dado que se trata de un lagarto saxícola, herbívoro y vivíparo. Su estudio sistemático ha ofrecido interesantes modelos de evolución regional, a nivel fenético y a nivel cromosómico, con complejos problemas nomenclaturales de antiguo origen y todavía no resueltos.

Otro género de interés dentro de la mencionada familia, *Liolaemus*, presenta abundantes especies, muy diversificadas

y adaptativas, lo que ha permitido sugestivas observaciones acerca de la presencia-ausencia de caracteres grupales, como por ejemplo los poros cloacales. La función fisiológica del mencionado carácter, no bien conocida todavía, sería de tipo feromónico. Las relaciones filéticas de las formas con carencia de órganos feromónicos con otros grupos afines han sido evidenciadas y discutidas con diferentes enfoques metodológicos, que derivaron en resultados convergentes.

MATERIAL Y MÉTODO

Se efectúa un análisis comparativo de la información cuali-cuantitativa contenida en la bibliografía consignada, de acuerdo con el análisis de las series de individuos de las especies citadas, y de información complementaria proveniente de observaciones sistematizadas efectuadas a campo y en las colecciones del Instituto de Biología Animal (Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza), Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (Mendoza), Museo de la Plata (Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires) y Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael (Mendoza).

RESULTADOS

Inconfundibles por su aspecto rechoncho y escamas erizadas, sus hábitos herbívoros y su preferencia por hábitats rocosos de basaltos hendidos, los mansos lagartos del género *Phymaturus* han sido objeto de un creciente interés y estudio. Una única especie es citada en el "Catálogo" de Peters & Donoso Barros (1970), mientras que actualmente hay once especies (cinco

andino-pampeanas y seis patagónicas) algunas de las cuales aún son escasamente conocidas en cuanto a su distribución, y podrían quedar aún nuevas especies por identificar.

El género *Phymaturus* fue establecido con caracteres somáticos válidos por Gravenhorst (1837), en base a especímenes andinos de Chile. Desde un comienzo se presentaron graves inconvenientes taxonómicos, debido a diversas inexactitudes de autores precedentes con respecto a una antigua especie, denominada *Lacerta palluma* en 1782 por el jesuita chileno Ignacio Molina. Se trata del gran saurio conocido hoy como *Callopiestes*, exclusivo de Chile, que era llamado “palúm” por los aborígenes. Daudin (1802) atribuyó equívocamente una “cola espinosa” a *Lacerta palluma*, a pesar de que este tipo de cola no figura en la objetiva descripción de Molina referida a este gran lagarto, del cual lamentablemente no pudo dejar un Tipo. Al no disponer del tipo de *L. palluma*, se sucedieron equivocadas disquisiciones de diversos estudiosos, que influyeron desdichadamente en Gravenhorst. Engañado por la evidente cola espinosa de los pocos especímenes recolectados por colonos alemanes en la Cordillera, Gravenhorst elevó la forma consignada como “*palluma*” por Molina a la posición de “especie típica”, sin duda convencido de presentar así al robusto teiido de más de 60 cm de largo, y no a un lagarto iguanídeo de mediana talla, que escasamente supera 10 cm entre hocico y cloaca.

A pesar de su origen tan defectuoso, la escasa bibliografía que menciona a *Phymaturus palluma* (Molina, 1782) cir-

culó mundialmente por más de dos siglos. Hace unas décadas, luego de atenta revisión histórica, se intentó rectificar el *lapsus* taxonómico-nomenclatural, devolviendo a *palluma* su fisonomía de teiido, como *Callopiestes*. Por otro lado, se recurrió al sinónimo *Centrura flagellifer* Bell 1843, procedente de Chile y recolectado por Darwin, a los efectos de presentar la nueva y más racional combinación *Phymaturus flagellifer* (Bell, 1843), la que todavía figura en numerosas publicaciones herpetológicas recientes (Ceí & Lescure, 1985; Lescure & Ceí, 1991). Estos cambios provocaron, sin embargo, largas y tediosas polémicas aún en curso (Frost & Etheridge, 1989; Etheridge & Espinoza 2000; Veloso, Nuñez & Ceí, 2000; Ceí y Videla, en prensa a).

Varias especies andinas, así como de relieves pampeanos relacionados con la Cordillera, se han ido descubriendo paulatinamente: en 1980 *Phymaturus mallimaccii* Ceí en la Sierra de Famatina, La Rioja; en 1983 *P. punae* Ceí, Etheridge & Videla en la Altiplanicie de San Guillermo, San Juan; en 1985 *P. antofagastensis* Pereyra, en Antofagasta de la Sierra, Catamarca y *Phymaturus* sp. Ceí & Videla (en prensa a) en los alrededores del Volcán Peteroa, Mendoza. Contemporáneamente, otros aislados taxa del género se describieron en varios macizos, prevalentemente volcánicos, de la amplia región patagónica. Tales formas sureñas se considerarían diferenciadas, evolutivamente, de las especies norteñas andinas. Según los criterios sustentados por Etheridge (1995), entre los caracteres más evidentes figurarían en ellas verticilos caudales más reducidos. En este grupo “*patagonicus*” se ubican el antiguo *P.*

patagonicus Koslowsky 1896 (tratado en el pasado como sinónimo de *P. palluma*), de gran difusión en Chubut; el *P. somuncurensis* Cei y Castro 1973 de la meseta basáltica de Somuncurá, Río Negro; el *P. zapalensis* Cei y Castro 1973 de las planicies volcánicas de Neuquén; el *P. indistinctus* Cei y Castro 1973 de la Sierra de San Bernardo, Chubut; el *P. payuniaie* Cei y Castro 1973 del distrito basáltico del Payún, Mendoza; el *P. nevadoi* Cei y Roig 1975 del Macizo del Nevado, Mendoza. Sobre la base de la información disponible en cuanto a habitats, dieta y comportamiento de tales lagartos, puede afirmarse que no se alejarían demasiado de lo que se conoce acerca de las formas afines del norte, o grupo “*flagellifer*” (grupo “*palluma*” en la terminología de Etheridge, 1995).

Desde hace ya algunas décadas, a las clásicas mediciones morfológicas, métricas o merísticas, se añadieron investigaciones micro y submicroscópicas, útiles para revelar detalles estructurales inaccesibles a menores aumentos, o para reconocer el cariotipo de cada especie. El estudio del cariotipo en diferentes taxa de un género, por lo tanto, sigue constituyendo un elemento diagnóstico de fundamental importancia taxonómica, a pesar de la incesante expansión de los modernos y sofisticados análisis de secuencias moleculares de ADN o ARN, con valor discriminante en temas de filogenia y sistemática evolutiva.

Las acertadas investigaciones cariológicas de los últimos años pusieron en evidencia un complicado e inesperado problema taxonómico y nomenclatural en el género *Phymaturus*. Lambrot y

Navarro Suarez desarrollaron, en 1984, el primer trabajo citogenético sobre este taxón, considerado clásico y estable desde más de un siglo. Dichos autores establecieron el número cromosómico, cariograma y determinación de sexo para *Phymaturus palluma* de la región del Planchón, Valle del Maule, Chile. El número cromosómico ($2n= 36$ (18M + 18m) para las hembras, y $2n= 35$ (18M + 17m) para los machos) y los ideogramas de esta población chilena, pronto en su nueva combinación *Phymaturus flagellifer* (Bell, 1843), presentaron luego un llamativo contraste con el cariotipo de otra población cisandina, dada como perteneciente a la misma especie. En efecto, Pereyra (1991) comprobó que los lagartos identificados como *flagellifer* de la Altiplanicie de Uspallata, Mendoza, exhibían todos un cariotipo con $2n= 30$ (14M + 16m) en las hembras, y $2n= 29$ (14M + 15m) en los machos. Dicho autor proporcionó información citogenética comparativa para otras especies del género: *Phymaturus antofagastensis* con $2n= 28$ (12M + 16m) en las hembras, y $2n= 27$ (12M + 15m) en los machos; *P. mallimaccii* con $2n= 28$ (12M + 16m) en las hembras, y $2n= 27$ (12M + 15m) en los machos, que presentaron entre sí significativas diferencias en sus ideogramas. Por otro lado, confirmó los datos de Lambrot y Navarro Suarez, añadiendo además el cariotipo de una especie del grupo “*patagonicus*”, *Phymaturus payuniaie*, cuya fórmula fue $2n= 42$ (24M + 18m) para las hembras, $2n= 41$ (24M + 17m) para los machos. Observaciones de Morando *et al.* (2000) convalidaron los datos aquí citados para la forma del sur de Chile, la forma de Uspallata y *Phymaturus mallimaccii*. Pero

lo que más resaltaron fue el hallazgo de la forma cromosómica de otro miembro del grupo “*patagonicus*”, *Phymaturus indistinctus*, también con $2n=42$ (24M + 28m). Esto parece sustentar la distinción evolutiva entre ambas ramas de estos iguanídeos liolaeminos, norteña y sureña, que provendrían en forma verosímil de ascendientes ancestrales comunes.

Serios interrogantes, taxonómicos y evolutivos, surgen de la patente discordancia cariotípica entre las poblaciones de Uspallata, Mendoza y las del centro-sur de Chile, hasta el momento unificadas bajo el taxón específico *flagellifer* (o *palluma*, para los que insisten en nomenclaturas conservativas). En Pereyra (1991), donde se consignan las pruebas cariológicas, la forma $2n=30$ de Uspallata lleva la denominación de *Phymaturus* sp. (Fig.1), la que aparece por ende en publicaciones contemporáneas chilenas (Veloso *et al.*, 1991); mientras que se mantiene el taxón *flagellifer* para las poblaciones transandinas $2n=36$ estudiadas por Lambrot & Navarro Suarez (1984). Pereyra (1992) aplicó a la nueva forma de Uspallata el nombre de *Phymaturus adrianae*, el que reviste únicamente el valor de un *nomen nudum*, no habiéndose procedido hasta el presente a una descripción formal y designación relativa del *Typus* correspondiente.

Las consecuencias nomenclaturales de la situación que plantea esta serie de datos y consideraciones, enredan la posición taxonómica relativa de varios grupos de poblaciones involucradas, procedentes de una generalizada y nunca discutida entidad sistemática, a la vez en las dos combinaciones disputadas *Phymaturus*

palluma y *P. flagellifer*. Sin embargo, mientras *palluma* fue una denominación introducida por errores históricos, sistemáticamente y geográficamente inconsistente, *Centrura flagellifer* Bell 1843 resulta establecida sobre material típico único, bien reconocido, conservado en el British Museum (Fig. 2). El mismo fue rotulado como procedente de Chile, aunque había sido recolectado por Charles Darwin al término de su itinerario argentino de 1835, durante su viaje de regreso desde Uspallata, Mendoza a Santiago. No se conoce exactamente el lugar de recolección de Darwin, pero si éste estuviera en Argentina, debería coincidir naturalmente con la distribución del *Phymaturus* sp. con $2n=30$ cromosomas, lo que obligaría a designar como otro taxon distinto al *Phymaturus flagellifer* con $2n=36$ cromosomas del centro-sur de Chile.

Pasando a otro género iguanídeo dominante, *Liolaemus*, con no menos de 160 especies prevalentemente andinas desde Ecuador a Tierra del Fuego, se impone una aclaración inicial con respecto a su actual clasificación cladística tentativa, elaborada por Etheridge (1995). En la secuencia de los mayores *clades* de la lista, sustentados por positivas justificaciones osteológicas, figura un gran grupo cladístico denominado grupo “*chiliensis*”, del que se presentan 78 taxa en orden alfabético. Ese orden dificulta el reconocimiento visual y la separación de grupos evolutivos menores, donde estructuras adaptativas comunes (no convergencias) y otras consideraciones ecológicas, etológicas, etc., permitirían establecer unidades evolutivas o “grupos secundarios”, comparables con otros grupos del *clade* “*chiliensis*” más o menos

afines, o de eventuales abolenos pretéritos en común.

El llamativo carácter “ausencia de poros preclocales”, por ejemplo, nuclea varias especies en las que asimismo se asocian otros caracteres somáticos propios: coloración dorso-ventral, lepidosis, etc. Los taxa que presentan estos rasgos se distribuyen en un área continua, que abarca el departamento de Malargüe en Mendoza, Neuquén y zonas limítrofes de Chile. Dichos taxa son: *Liolaemus neuquensis* Müller y Hellmich 1939; *L. coeruleus* Cei y Ortiz Zapata 1983; *L. cristiani* Nuñez *et al.* 1991; *L. thermanum* Videla y Cei 1996; *Liolaemus* sp. Cei & Videla en prensa b. Se trata de un grupo homogéneo con una probable historia filética común, cuyo estudio cariotípico, infelizmente no realizado todavía, podría aportar elementos de juicio substanciales. Errores y confusiones circulan aún hoy en la literatura de referencia, debido lamentablemente a una errónea identificación del taxón *L. thermanum* (Espinoza, Lobo & Cruz, 2000). Dicha equivocación llevó a incluirlo en un grupo afín, el grupo “*elongatus*”, que presenta una evidente tendencia a la reducción extrema de los poros preclocales.

DISCUSIÓN

Faltando notoriamente una ubicación cierta del taxon *flagellifer* de Bell, y quedando en pie fuertes dudas sobre la coincidencia de los lagartos por él examinados con los lagartos *Phymaturus* sp. de Uspallata, se impone una indispensable búsqueda de nuevas muestras aproximadamente a lo largo del itinerario de Darwin,

desde los límites de Argentina a las laderas occidentales andinas a la misma latitud. Un estudio cariológico de dichas muestras permitiría investigar su eventual identidad taxonómica con *Phymaturus* sp. de Uspallata, confirmando en ese caso el auténtico taxón cis-transandino de Bell. La alternativa de una neta separación cariotípica con la forma de Uspallata aseguraría el *status* específico de aquella, aún *Phymaturus* sp. Si, asimismo, las diferencias cromosómicas fueran también significativas con respecto a las poblaciones analizadas por Lamborot & Navarro Suarez (1984), se haría evidente y necesario designar un propio *status* específico para estos *Phymaturus* del sur de Chile.

Este análisis pretende destacar la importancia de los cotejos cariológicos para individualizar y dirimir estados latentes de especiación, o reforzar diferencias morfológicas interespecíficas en taxa comúnmente reconocidos. Este tema es debatido y documentado con mayor profundidad en Cei & Videla (en prensa a), trabajo donde se presenta una nueva especie del género *Phymaturus* del departamento de Malargüe, sur de Mendoza. De igual manera, un análisis cariotípico podría representar un valioso aporte para dilucidar la problemática planteada con respecto a los grupos “*elongatus*” y “*neuquensis*” del género *Liolaemus*. Una puesta al día sobre estos grupos, discutida en forma más amplia y detallada, se presenta en Cei & Videla (en prensa b), con motivo de la descripción una nueva especie de *Liolaemus* carente de poros preclocales.



Figura 1. Ejemplar adulto hembra de *Phymaturus* sp. de Paramillos de Uspallata (Mendoza), 3000 m de altitud

Figure 1. Adult female specimen of *Phymaturus* sp. from Paramillos de Uspallata (Mendoza), at 3000 m a.s.l.



Figura 2. Dibujo de la descripción original de *Centrura flagellifer* Bell 1843, ejemplar hembra. En Bell (1843)

Figure 2. Drawing of the original description of *Centrura flagellifer* Bell 1843, a female specimen. In Bell (1843)

BIBLIOGRAFÍA

- BELL, T., 1843. Reptiles. In: Darwin, C. (ed.) Zoology of the voyage of H.M.S. Beagle under the command of Capt. Fitzroy R.N. during the years 1832 to 1836. Vol. 5. Smith, Elder & Co., London. 55pp.
- CEI, J.M., 1986. Reptiles del centro, centro-este y sur de Argentina. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, Italia. Monografie 4, 527 pp.
- CEI, J.M. & J. LESCURE, 1985. Identité de *Lacerta palluma* Molina, 1782, et re-validation de *Centruroides flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia, Sauria). Bulletin Muséum National d' Histoire Naturelle (Paris) Series 7(4), section A, 2: 451-459.
- CEI, J.M. & F. VIDELA, in press a. A new *Phymaturus* species from Volcanic Cordilleran Mountains of the South-Western Mendoza province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Reptilia). Boll. Mus. Regionale Scienze Naturali, Torino.
- CEI, J.M. & F. VIDELA, in press b. A new species of *Liolaemus* lacking precloacal pores in males from the Andean south-eastern mountains of Mendoza Province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). Boll. Mus. Regionale Scienze Naturali, Torino.
- DAUDIN, F.M., 1802. Histoire naturelle des Reptiles. Dufaurt ed., Paris 3: 452 pp.
- ESPINOZA, R.E., F. LOBO & F.B. CRUZ, 2000. *Liolaemus heliodermis*, a new lizard from northwestern Argentina with remarks on the content of the *elongatus* group (Iguania: Liolaemidae). Herpetologica 59: 89-105.
- ETHERIDGE, R., 1995. Redescription of *Ctenoblepharis adpersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia, Squamata, Tropiduridae). American Museum Novitates, 3142: 34 pp.
- ETHERIDGE, R. & ESPINOZA, R.E., 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. Smithsonian Herpetological Information Service, 126. 64 pp.
- FROST, D.R. & R. ETHERIDGE, 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 81: 1-65.
- GRAVENHORST, J.L.C., 1837. Beiträge zur genauern Kenntniss einiger Eidechsgattungen. Nova Acta Academiae Caesarea Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum, 18(2): 712-784.
- LAMBOROT, M. & M. NAVARRO SUAREZ, 1984. Karyotypes and sex determination in *Phymaturus palluma* Molina (Iguanidae). Herpetologica 40(3): 258-264.
- LESCURE, J. & J.M. CEI, 1991. L'espèce-type du genre *Phymaturus* Gravenhorst 1837 (Reptilia, Sauria). Boll. Mus. Regionale Scienze Naturali, Torino 9(1): 173-175.
- MOLINA, J.I., 1782. Saggio sulla storia naturale del Chili. Impr. Tommaso D'Aquino. Bologna, 306 pp.
- MORANDO, M., A.C. GUERREIRO y L.J. AVILA, 2000. *Phymaturus mallimacii* y *Phymaturus indistinctus* (Squamata: Liolaeminae): cariotipo, determinación sexual y región organizadora del nucleolo. XV Reunión Com. Herpet. de AHA. Bariloche, Argentina. Resúmenes: 53.

- PEREYRA, E.A., 1991. Sistemática y relaciones evolutivas de las especies de *Phymaturus* Gravenhorst 1837 (Sauria, Liolaeminae). Thesis Master Degree in Biological Sciences, Universidad de Chile, Santiago. 141 pp.
- PEREYRA, E.A., 1992. Nuevo Tropiduridae del Centro- Oeste de la Argentina *P.adrianae* n. Sp. (Sauria-Liolaminae). Resúmenes II Congres. Arg. Herpet. La Plata: 61.
- PETERS, J.A. & R. DONOSO BARROS, 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians. Bull. US Nat. Mus. 297: 293 pp.
- VELOSO, A., P. ESPEJO, J. NAVARRO, P. ITURRA y A.M. LENNON, 1991. Nuevos cariotipos de lagartijas chilenas y argentinas: una interpretación biogeográfica. Arch. Biol. Med. Exper. 24: R, 128.
- VELOSO, A., H. NUÑEZ & J.M. CEI, 2000. Fixation and description of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782 (currently)- (Squamata: Teiidae). Boll. Mus. Regionale Scienze Naturali, Torino 17(1): 257-268.
- VELOSO, A., H. NUÑEZ & J.M. CEI, in press. Comments on Case 3225 and requested conservation of the legally designed neotype for *Callopiastes palluma* (Molina, 1782).

Recibido: 11/2002

Aceptado: 12/2002

