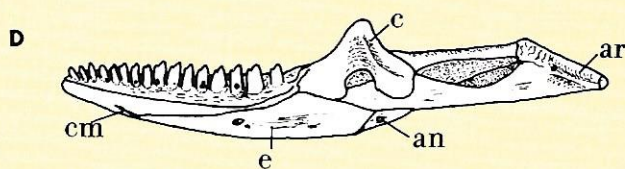
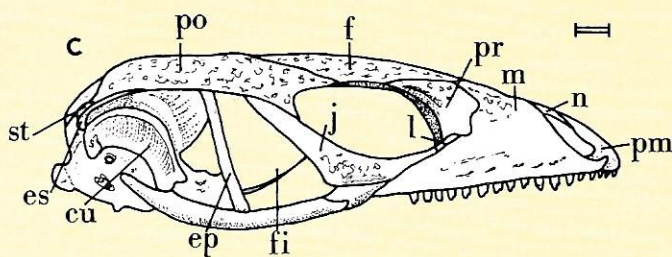


Revista Española de Herpetología



Asociación Herpetológica Española
Volumen 12 (1998)
Barcelona
1998

Revista Española de Herpetología



Asociación Herpetológica Española

**Volumen 12 (1998)
BARCELONA
1998**

REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGÍA

En cumplimiento del artículo 24.1 de la vigente Ley de Prensa e Imprenta se hace constar que la Junta Directiva de la Asociación Herpetológica Española está integrada por:

Presidente: Vicente Roca Velasco

Vicepresidente: Valentín Pérez Mellado

Secretario General: Juan Manuel Pleguezuelos Gómez

Vicesecretario: José Antonio Mateo

Tesorera: Elisa Martínez González

Vocales: Enrique Ayllón López, Juan Antonio Camiñas, Mariano Cuadrado, Ignacio de la Riva de la Viña, Enrique Font Bisier, Pedro Galán Regalado, Miguel Lizana Avia, Luis Felipe López Jurado, Rafael Márquez Martínez de Orense.

Editor: Albert Montori Faura

Departament de Biologia Animal (Vertebrats). Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Coeditor: Gustavo A. Llorente Cabrera

Departament de Biologia Animal (Vertebrats). Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

ASOCIACIÓN HERPETOLÓGICA ESPAÑOLA

Apartado de Correos 317
35080 Las Palmas de Gran Canaria

Barcelona, diciembre 1998

ISSN 0213 - 6686

Depósito Legal S.633 - 1988

Impresión: ARTES GRAFICAS AUXILIARES DEL LIBRO; S.L. Viladomat, 152. 08015 Barcelona.

La **Revista Española de Herpetología** agradece la valiosa colaboración en la evaluación de trabajos para este volumen a los siguientes revisores:

BARAHONA, F. (Reino Unido); BARBADILLO, L. J. (España); BÖHME, W. (Alemania); CARBONELL, E. (España); CARRETERO, M.A. (España); CASINOS, A. (España); CORTI, C. (Italia); FERRER, J.M. (España); HERRERO, P. (España); LLUCH, J. (España); LLORENTE, G.A. (España); MARTÍNEZ DE CASTILLA, A. (Bélgica); MAYOL, J. (España); MONTORI, A. (España); OLMO, E. (Italia); PÉREZ-MELLADO, V. (España); PLEGUEZUELOS, J.M. (España); ROCA, V. (España); SALVADOR, A. (España); SANCHIZ, B. (España); SANZ, J.L. (España).



REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGIA

ÍNDICE

Volumen 12

LIONS, M.L. & ÁLVAREZ, B.B.: Desarrollo del esqueleto de <i>Tropidurus etheridgei</i> (Iguania: Tropiduridae)	7
MARTORI, R.; VIGNOLO, P. & CARDINALE, L.: Relaciones térmicas en una población de <i>Liolaemus wiegmannii</i> (Iguania: Tropiduridae)	19
HOYOS, J.M.: A reappraisal of the phylogeny of lizards of the family Gymnophthalmidae (Sauria, Scincomorpha):	27
TROIANO, J.C.; GOULD, E.; MALINSKAS, G.; VIDAL, J.C.; SCAGLIONE, M.C.; GOULD, J.; DINÁPOLI, H.; SCAGLIONE, L.M. & DE ROODT, A.: Valores de bioquímica sanguínea de <i>Bothrops alternatus</i> (Ophidia: Crotalidae) en cautividad	45
ORÓS, J.; TUCKER, S.; PETHER, J.; BERGADA, J. & RODRÍGUEZ, F.: Hipoplasia renal y gota visceral en un ejemplar juvenil de falsa coral de Sinaloa (<i>Lampropeltis triangulum sinaloae</i>).	49
ABDALA, V.: Análisis cladístico de las especies del género <i>Homonota</i> (Gekkonidae)	55
AIASSA, D.; GORLA, L.; AVILA, L. & MARTORI, R.: Cariotipo de <i>Liolaemus saxatilis</i> (Squamata: Tropiduridae): Definición y comparación con otros taxones del grupo <i>Chiliensis</i>	63
BARAHONA, F.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & MATEO, J.A.: Estudio anatómico del esqueleto en el género <i>Gallotia</i> (Squamata: Lacertidae)	69
ROCA, V.; GARCÍA, G.; CARBONELL, E.; SÁNCHEZ-ACEDO, C. & DEL CACHO, E.: Parasites and conservation of <i>Alytes muletensis</i> (Sanchiz et Adrover, 1977) (Anura: Discoglossidae)	91
MATEO, J.A.; GENIEZ, P.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & BONS, J.: Chorological analysis and morphological variations of Saurians of the genus <i>Uromastix</i> (Reptilia: Agamidae) in western Sahara. Description of two new taxa	97
LÓPEZ-JURADO, L.F.; MATEO, J.A. & GARCÍA-MÁRQUEZ, M.: La tortuga fósil de la isla de Sal (Archipiélago de Cabo Verde)	111
Resúmenes de tesis	115
Recensiones bibliográficas	119
Editorial	123
Normas de publicación de la Revista Española de Herpetología	125
Instructions to authors for publication in the Revista Española de Herpetología	126

REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGIA

CONTENTS

Volume 12

LIONS, M.L. & ÁLVAREZ, B.B.: Development of the skeleton of <i>Tropidurus etheridgei</i> (Iguania: Tropiduridae)	7
MARTORI, R.; VIGNOLO, P. & CARDINALE, L.: Thermic relationships in a <i>Liolaemus wiegmanni</i> population (Iguania: Tropiduridae)	19
HOYOS, J.M.: A reappraisal of the phylogeny of lizards of the family Gymnophthalmidae (Sauria, Scincomorpha):	27
TROIANO, J.C.; GOULD, E.; MALINSKAS, G.; VIDAL, J.C.; SCAGLIONE, M.C.; GOULD, J.; DINÁPOLI, H.; SCAGLIONE, L.M. & DE ROODT, A.: Blood biochemical values from <i>Bothrops alternatus</i> (Ophidia: Crotalidae) in captive condition	45
ORÓS, J.; TUCKER, S.; PETHER, J.; BERGADA, J. & RODRÍGUEZ, F.: Renal hypoplasia and visceral gout in a juvenile Sinaloan Milk Snake (<i>Lampropeltis triangulum sinaloae</i>).	49
ABDALA, V.: Cladistic relationships of the <i>Homonota</i> species (Gekkonidae)	55
AIASSA, D.; GORLA, L.; AVILA, L. & MARTORI, R.: Karyotype of <i>Liolaemus saxatilis</i> (Squamata: Tropiduridae) and comparison with others taxons of the <i>Chiliensis</i> group	63
BARAHONA, F.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & MATEO, J.A.: Anatomical study of the skeleton in the genus <i>Gallotia</i> (Squamata: Lacertidae)	69
ROCA, V.; GARCÍA, G; CARBONELL, E.; SÁNCHEZ-ACEDO, C. & DEL CACHO, E.: Parasites and conservation of <i>Alytes muletensis</i> (Sanchiz et Adrover, 1977) (Anura: Discoglossidae)	91
MATEO, J.A.; GENIEZ, P.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & BONS, J.: Chorological analysis and morphological variations of Saurians of the ghenus <i>Uromastyx</i> (Reptilia: Agamidae) in western Sahara. Description of two new taxa	97
LÓPEZ-JURADO, L.F.; MATEO, J.A. & GARCÍA-MÁRQUEZ, M.: The fossil tortoise from Sal island (Cabo Verde archipelago)	111
Thesis Abstracts	115
Book reviews	119
Editorial	123
Normas de publicación de la Revista Española de Herpetología	125
Instructions to authors for publication in the Revista Española de Herpetología	126

Desarrollo del esqueleto de *Tropidurus etheridgei* (Iguania: Tropiduridae)

MARIA LUISA LIONS¹ & BLANCA BEATRIZ ÁLVAREZ²

¹Becaria, SEGcYT- UNNE- Cátedra de Anatomía Comparada,

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura,

Universidad Nacional del Nordeste. 9 de julio 1449, Corrientes (3400) Argentina.

²Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. 9 de julio 1449, Corrientes (3400) Argentina.

Resumen: Se realizó la descripción del condrocáneo y de las secuencias de osificación en el esqueleto craneal y poscranial de *Tropidurus etheridgei* y los resultados obtenidos fueron comparados con los de *Liolaemus scapularis* (Lobo et al. 1995) y *Liolaemus quilmes* (Abdala, et al. 1996). Las observaciones se basaron en 12 embriones, un juvenil y un ejemplar adulto. Algunas de las diferencias más significativas que se pueden indicar son: ausencia de la *taenia marginalis* sobre la fenestra epióptica; osificación temprana del epiptergoide, basioccipital y supraoccipital; aparición en el último estadio de los huesos postfrontal, postorbital, lacrimal y nasal; osificación asincrónica de las cinturas y sincrónica del estilopodio y zeugopodio; aparición temprana del precursor cartilaginoso del pisiforme (Estadio 33).

Palabras clave: Reptilia, Iguania, Tropiduridae, desarrollo, esqueleto.

Abstract: Development of the skeleton of *Tropidurus etheridgei* (Iguania: Tropiduridae).- The cranial and poscranial skeleton development of *Tropidurus etheridgei* (Iguania: Tropiduridae) are described. Results are compared with *Liolaemus scapularis* (Lobo et al. 1995) and *Liolaemus quilmes* (Abdala et al., 1996). The observation are based on twelve embryos, one juvenile and one adult. Among the most significant differences are: loss of *taenia marginalis* on epioptic fenestra; early ossification of epiptergoids, supraoccipital and basioccipital; later origin in the last stage of postfrontals, postorbitals, lacrimals and nasals; ossification asynchronic of both girdles and synchronic of stylopodial and zeugopodial elements in both forelimbs and hindlimbs; early origin of cartilage precursors of pisiform (Stage 33).

Key words: Reptilia, Iguania, Tropiduridae, development, skeleton.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre el desarrollo del cráneo de saurios tienen su comienzo en la segunda mitad del siglo diecinueve a partir de los trabajos de LEYDING (1872) y PARKER (1880a) referidos al desarrollo del condrocáneo de especies europeas, tales como *Lacerta agilis* y *Anguis fragilis*, *Lacerta viridis* y *Zootoca vivipara*. A principios del siglo veinte, GAUPP (1900 y 1906) realiza una de las más importantes y completas contribuciones sobre el cráneo cartilaginoso de *Lacerta agilis*, introduciendo conceptos modernos. Posteriormente, los trabajos de SEWERTZOFF (1900), ZIMMERMANN (1913), RICE (1920), HAFFERL (1921) y PEARSON (1921) brindan datos importantes sobre el desarrollo del condrocáneo de algunas especies de geconidos, escíncidos y ánguinos. DE BEER (1930) describe detalladamente el desarrollo del condrocáneo de *Lacerta agilis* y en 1937, hace una síntesis de los trabajos previos sobre la ontogenia del condrocáneo de lacértidos en general.

BROEK (1932, 1941a y b), HAAS (1935, 1936), RAMASWAMI (1946), PRATT (1948),

BELLAIRS (1949a y b, 1950), RAO & RAMASWAMI (1952) y EYAL-GILADI (1964), dan a conocer una serie de trabajos relativos al mismo tema en varios grupos de saurios.

Los estudios sobre el desarrollo del condrocáneo en especies africanas, principalmente en escíncidos y geconidos, aparecen en la segunda mitad de este siglo, a través de los trabajos de EL TOUBI & KAMAL (1959a y b; 1961a, b y c), KAMAL (1960; 1961a, b y c; 1964a y b; 1965a, b, c, d, e, f y g; 1966a y b; 1969a y b) KAMAL & ABDEEN (1972). En la misma fecha, VISSER (1972) realiza una buena descripción de la ontogenia del condrocáneo de *Microsauria pumila* (Chamaleontidae).

BELLAIRS & KAMAL (1981) en una excelente obra de síntesis, resumen gran parte de la literatura existente hasta esa fecha sobre el desarrollo del cráneo de reptiles, y hacen notar, entre otras cosas, que la ontogenia del osteocráneo ha sido menos estudiada que la del condrocáneo.

Más recientemente RIEPPEL (1992a, b y c; 1993a; 1994) da a conocer aspectos relativos al desarrollo postembrionario y patrones de osificación del esqueleto en representantes de diversas familias de saurios europeos.

Los primeros aportes sobre los procesos de desarrollo ontogénico en saurios sudamericanos se deben a LEMUS (1967), LEMUS & DUVACHELLE (1966) y LEMUS *et al.* (1981), quienes proporcionan tablas de desarrollo para especies chilenas vivíparas y ovovivíparas del género *Liolaemus* (Tropiduridae), basadas fundamentalmente en caracteres de morfología externa.

En la misma familia, LOBO *et al.* (1995) llevaron a cabo un estudio detallado del condrocráneo y de las secuencias de osificación del esqueleto craneal y postcraneal de *Liolaemus scapularis* y, ABDALA *et al.* (1996) dan a conocer interesantes datos sobre los patrones de osificación de *L. quilmes*, ambos representantes tropidurinos de la herpetofauna del noroeste argentino.

En este trabajo se analiza la estructura del condrocráneo y secuencias de osificación del esqueleto craneal y postcraneal de otro taxón de la familia Tropiduridae, *Tropidurus etheridgei*, especie ovípara, de hábitos arborícolas y saxátil, que habita en áreas del dominio chaqueño en Argentina, Paraguay y Bolivia, llegando hasta localidades del Pantanal y Cerrado, en Mato Grosso y Minas Gerais (Brasil) (CEI, 1993).

El estudio de las secuencias de desarrollo del esqueleto ha demostrado ser un punto importante en la biología del desarrollo, ya que proporciona valiosa información para la determinación de patrones evolutivos que caracterizan a los distintos grupos de vertebrados en sus diferentes regiones del esqueleto.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se colectaron, en el mes de diciembre de 1995, dos hembras grávidas de *Tropidurus etheridgei* en las localidades de Taco Pozo (Provincia del Chaco) y Estancia Taboada (Provincia de Santiago del Estero), Argentina. Estos ejemplares fueron debidamente acondicionados en el laboratorio en terrarios especiales.

El número de huevos puesto por cada hembra fue de 7, los cuales fueron incubados a temperatura ambiente y a humedad constante, en recipientes de telgopor con viruta de madera humedecida, previamente esterilizada con permanganato de potasio.

Los embriones se fueron fijando en formol al 10% tamponado, cada siete días a partir de los quince días de la puesta. El estudio de los

mismos se llevó a cabo en estadios comparables a los 32, 34 y 35 de la tabla de desarrollo de LEMUS (1967).

Se trabajó con una muestra de 12 embriones, que fueron teñidos diferencialmente con azul de alcian para cartílagos y rojo de alizarina para huesos, y posteriormente transparentados, siguiendo la técnica propuesta por WASSERSUG (1976).

Para la descripción se separaron a los embriones del estadio 34 en 34A y 34B siguiendo a LOBO *et al.* (en prensa), debido a que embriones con la misma morfología externa, pero con una semana de diferencia de edad, presentan modificaciones relevantes en la secuencia del desarrollo del esqueleto.

El material estudiado, se encuentra depositado en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC), (números 1513, 1514, 5016 al 5027).

RESULTADOS

Condrocráneo:

En el estadio 32, las trabéculas se juntan por el extremo anterior para formar una placa trabecular (*trabecula communis*) y se separan posteriormente uniéndose a la placa basal y delimitando, junto con una fina barra cartilaginosa (*crista sellaris*), la fenestra pituitaria. No hay diferenciación de las fenestras interorbitales, ni ópticas. En la placa basal se pueden distinguir varios forámenes de contorno circular, uno ubicado anteriormente que corresponde al nervio facial (VII) y otros tres muy cerca del arco occipital pertenecientes al nervio hipogloso (XII). El complejo pterigoc cuadrado está bien diferenciado, representado por el proceso ascendente del pterigoides y el cuadrado; el primero completamente suspendido sin relación con la placa basal. El cartílago de Meckel está fuertemente condricificado.

En el estadio 33 el condrocráneo está mucho más desarrollado: la placa trabecular se proyecta anteriormente en un rudimento cartilaginoso que formará la cápsula nasal y, posteriormente se continúa con el septo interorbital. Hay un comienzo de diferenciación de la fenestra interorbital, *taenia marginalis*, *medialis* y pila metóptica y de las fisuras metópticas que establecen el límite entre las cápsulas óticas y placa basal.

En el estadio 34A la cápsula nasal ya está diferenciada. Los cartílagos paranasales y parietales aparecen como formaciones laminares débilmente condricificadas. El cartíla-

go parietectal establece relación, posterodorsalmente, con el plano suprasedal por medio de las comisuras esenoetmoidales, las cuales se encuentran claramente definidas en este estadio.

En el estadio que llamamos 34 B (Figura 1) el condrocraqueo se presenta más desarrollado. Las cápsulas nasales están diferenciadas. Las fenestras interorbital, óptica y epiópticas están bien definidas como tales; ésta última de mayor tamaño que las anteriores y con su margen dorsal abierto por la interrupción a nivel anterior de la *taenia marginalis*. Las fenestras proópticas y metópticas forman un solo conjunto debido a que la pila antótica se halla interrumpida en su zona media, conservándose en forma de un corto proceso localizado por detrás del proceso basipterigoideo. Las cápsulas óticas de forma oblonga se unen a nivel de la línea mediodorsal para formar el techo sinótico.

En el estadio 35 no existen variaciones apreciables con relación a los estadios precedentes.

Osteocráneo:

El detalle de lo que sucede con cada uno de los huesos es el siguiente:

Premaxilar: aparece en el estadio 34B como dos osificaciones triangulares muy pequeñas, por debajo del piso de la cápsula nasal. En el estadio 35 se juntan en la línea media, formando una sola pieza con un proceso dorsal y posterior. Se pueden observar tres dientes. En el juvenil, el premaxilar establece contacto con los huesos maxilar, nasal y palatino.

Maxilar: está presente en el estadio 34 A. Se encuentra ubicado ventrolateralmente a la cápsula nasal y a la órbita. Tiene aspecto laminar y lagunar. En los siguientes estadios (34B y 35) continúa muy lagunar, pero mucho más osificado, estableciendo contacto mediante un proceso, con los huesos palatinos y, posteriormente, con los ectopterigoideos. En posición posteriomedial se superpone al yugal. En el último estadio se observan entre 7 y 9 dientes por maxilar.

Yugal: aparece en el 34A como una fina barra osificada en forma de media luna, por debajo de las órbitas, enviando un proceso anterior que se une al maxilar. En los posteriores estadios establece relación con los demás huesos de la zona.

Prevómer: aparece como dos osificaciones pequeñas, laminares, de forma triangular, en el

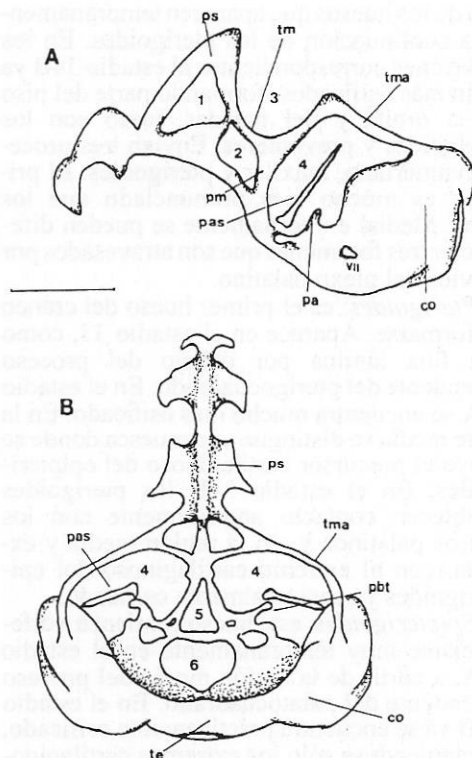


Figura 1.- Condrocraqueo de *Tropidurus etheridgei* (estadio 34B, UNNEC-05024). - A: Vista lateral. - B: Vista dorsal. Escala a 1.4 mm. Abreviatura: co: cápsula ótica; pa: pila antótica; pas: proceso ascendente del pterigocuadrado; pbt: proceso basipterigoideo; pm: pila metóptica; ps: plano suprasedal; te: techo sinótico; tm: *taenia medialis*; tma: *taenia marginalis*; 1: fenestra interorbital; 2: fenestra óptica; 3: fenestra epióptica; 4: fenestra proóptica y metóptica; 5: fenestra hipofisiaria; 6: fenestra basicraneal; VII: nervio facial.

Figure 1.- Chondrocranium of *Tropidurus etheridgei* (stage 34B, UNNEC- 05024). - A: Lateral view. - B: Dorsal view. Scale bar: 1.4 mm. Abbreviations: Co: otic capsule; pa: pila antótica; pas: ascending process of pterigoquadrate; pbt: basipterygoid process; pm: pila metoptica; ps: planum suprasedale; te: tectum; tm: *tenia medialis*; tma: *taenia marginalis*; 1: fenestra interorbital; 2: fenestra optica; 3: fenestra epioptica; 4: fenestra prooptica and metoptica; 5: fenestra pituitaria; 6: basicranial fenestra.

estadio 34B, por debajo del piso de la cápsula nasal con un fino proceso orientado posteriormente. En el estadio 35 se hace mucho más compacto, se fusionan en la línea media y establece contacto con los palatinos.

Palatinos: presentes en el estadio 34A como una osificación tenuemente marcada; es

uno de los huesos que aparecen tempranamente, a continuación de los pterigoides. En los embriones correspondientes al estadio 34B ya están más osificados, formando parte del piso de la órbita y del paladar, junto con los pterigoides y prevómeres. Envían tres procesos: vomeriano, maxilar y pterigoides. El primero es mucho más pronunciado que los otros. Medial e internamente se pueden diferenciar tres forámenes que son atravesados por nervios del plexo palatino.

Pterigoides: es el primer hueso del cráneo en formarse. Aparece en el estadio 33, como una fina lámina por debajo del proceso ascendente del pterigoc cuadrado. En el estadio 34A se encuentra mucho más osificado. En la parte media se distingue una muesca donde se apoya el precursor cartilaginoso del epipterigoides. En el estadio 34B los pterigoides establecen contacto anteriormente con los huesos palatinos y, en la región media y externa, con el extremo cartilaginoso del epipterigoides ya casi totalmente osificado.

Epipterigoides: este hueso comienza a diferenciarse muy tempranamente en el estadio 34A, a partir de la región media del proceso ascendente del palatoc cuadrado. En el estadio 34B ya se encuentra prácticamente osificado, manteniéndose sólo los extremos cartilaginosos.

Frontal: aparece en el estadio 34B, como dos barras delgadas y alargadas, bordeando las órbitas dorsalmente. Anteriormente contactan con los huesos prefrontales y posteriormente se encuentran muy separados de los parietales. En el estadio 35 ocupan una mayor extensión y se hacen mucho más compactos.

Nasal, lacrimal, postorbital y postfrontal: son huesos pequeños que aparecen en el último estadio (35). En el recién nacido adquieren mayor tamaño y establecen contacto con otros huesos de la región.

Prefrontal: aparece posterior y lateralmente a las cápsulas nasales en el estadio 34A. En el siguiente estadio adquiere mayor desarrollo e intensifica su osificación. Establece contacto con el frontal en su extremo posterior y permanece separado del maxilar.

Escamoso: presente por encima del cuadrado en el estadio 34A como una fina barra alargada, con su extremo posterior dilatado. En estadios posteriores establece contacto con los huesos que lo rodean.

Supratemporal: aparece en el estadio 34A con forma de coma. En el estadio 34B se

apoya sobre el cuadrado, dorsalmente muy cerca del parietal y escamoso. En el estadio 35 establece contacto con estos últimos.

Parietal: hueso de forma alargada. Se puede observar en el estadio 34A ubicado en la región posterior y dorsolateral del cráneo. En estadios siguientes, va estableciendo contacto con los huesos que lo rodean y se extiende medialmente, dejando gran parte o casi todo el techo de la bóveda craneal abierta, condición ésta que se mantiene hasta en el ejemplar juvenil.

Basiesfenoides: empieza su osificación sobre la parte posterior de las trabéculas, *crista sellaris* y tenuemente sobre el proceso basipterigoides en el estadio 34B. Esta osificación va avanzando, en estadios siguientes, haciéndose cada vez más pronunciada en el interior de la fenestra pituitaria, proceso basipterigoideo y, posteriormente, sobre la parte anterior de la fenestra basicraneal. Se puede observar un foramen que corresponde al ingreso de la rama cerebral de la carótida interna a la cavidad craneana.

Proótico: su osificación comienza en el estadio 34B en la parte anterior de las cápsulas óticas. En estadios posteriores la osificación se acentúa mucho más. En el juvenil se puede apreciar que se encuentra separado de los huesos vecinos por una banda cartilaginosa.

Basioccipital: comienza a osificarse tenuemente en la placa basal en el estadio 34A, a nivel de la fenestra basicraneal. Esta osificación va cubriendo la placa, para luego unirse al basiesfenoides. En el juvenil estos elementos óseos están separados por una banda de cartílago.

Exoccipital: presente en el estadio 34B, como dos osificaciones laterales que rodean el *foramen magnum*, y se extienden en dirección dorsal. Se pueden observar tres forámenes que corresponden a la salida del nervio XII y vena yugular.

Supraoccipital: se lo puede observar en el estadio 34B levemente osificado. En el estadio siguiente está mucho más osificado y se observa una sutura media dorsal.

Orbitoesfenoides: pequeño, aparece en el juvenil, como una osificación de la pila metóptica.

Aparato columelar: de forma triangular, durante todo el desarrollo y hasta en el juvenil permanece cartilaginoso.

Cuadrado: totalmente cartilaginoso en los primeros estadios; comienza a osificarse en el

estadio 34B en su parte media. Se ubica en forma oblicua en relación al plano horizontal. En el estadio siguiente se osifica aún más, conservando sus extremos cartilagosos hasta en el juvenil.

Mandíbula inferior: En el estadio 34A se pueden apreciar las primeras osificaciones, pero la mayoría de los huesos ya están presentes. El dentario es el hueso más largo y ocupa casi la mitad de la mandíbula, conservándose todavía el cartilago de Meckel en su parte media posterior; portador de dientes en su borde dorsomedial. El coronoides de forma triangular, articula anteriormente con el dentario y, posteriormente, con el suprangular. El esplenial es de forma alargada y de aspecto laminar. El angular está ausente y el articular aparece en el estadio 34B.

En la figura 2 se representa en vista ventral y lateral el osteocráneo en el estadio 34B.

Esqueleto postcraneal:

Cintura pectoral: en el estadio 32 aparece como formaciones laminares tenuemente condricificadas.

En el estadio 33 continúa completamente cartilaginosa. La fenestra coracoidea está cerrada por el epicoracoides. La supraescápula y la escápula se fusionan formando una sola placa. Las clavículas aparecen como finas barras.

En el estadio 34A continúa totalmente cartilaginosa. Las fenestras aumentan de tamaño, las clavículas se tocan en la línea media ventral y aparece un esbozo del proceso postero-lateral de la interclavícula.

En el estadio 34B se observan los primeros centros de osificación: en la región media de la escápula y en el coracoides, entre las fenestras anterior y posterior y el foramen supra-coracoideo. Las clavículas se presentan fuertemente osificadas.

Extremidades anteriores (Figura 3): En el estadio 32 las extremidades son totalmente cartilagosas. En el carpo se pueden distinguir 7 elementos muy separados entre sí: la serie proximal con el radial y el ulnar, la serie central con el carpal central y los distales con el II-III-IV y V carpales. Las falanges terminales aún no diferenciadas como tales, sólo se pueden observar como condensaciones de cartílagos.

En el estadio 33 aparecen los primeros centros de osificación en la diáfisis del húmero, radio y ulna. El carpo en este estadio presenta un elemento más, el pisiforme, muy

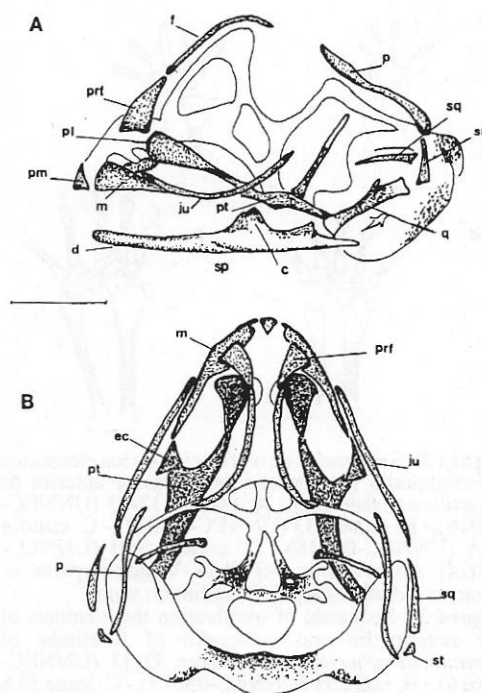


Figura 2.- Osteocráneo de *Tropidurus etheridgei* (estadio 34B, UNNEC- 05024).- A: Vista lateral.- B: Vista dorsal. Escala a 1.4 mm. Abreviaturas: c: coronoides; d: dentario; ec: ectopterygoides; f: frontal; ju: jugal; m: maxilar; p: parietal; pl: palatino; pm: premaxilar; prf: prefrontal; pt: pterigoides; q: cuadrado; sq: escamoso; st: supratemporal.

Figure 2.- Osteocranium of *Tropidurus etheridgei* (stage 34B, UNNEC- 05024).- A: Lateral view. B: Dorsal view. Scale bar: 1.4 mm. Abbreviations: c: coronoid; d: dentary; ec: ectopterygoid; f: frontal; ju: jugal; m: maxilla; p: parietal; pl: palatine; pm: premaxilla; prf: prefrontal; pt: pterygoid; q: quadrate; sq: squamosal; st: supratemporal.

cerca del extremo distal de la ulna. El radial, ulnar y IV carpal distal, están mucho más desarrollados. Las diáfisis de los elementos estilopodiales y zeugopodiales se encuentran osificadas en un 50% en el estadio 34A. Los carpales más cerca unos de otros. El carpal distal I está ausente, por lo que el metacarpal I se acerca al radial y al carpal II. Aparecen centros de osificación en las diáfisis de los metacarpales.

En el estadio 34B el carpo continúa cartilaginoso. Los huesos largos están casi completamente osificados permaneciendo cartilagosos solamente los extremos. Las falanges ya se encuentran osificadas en sus diáfisis.

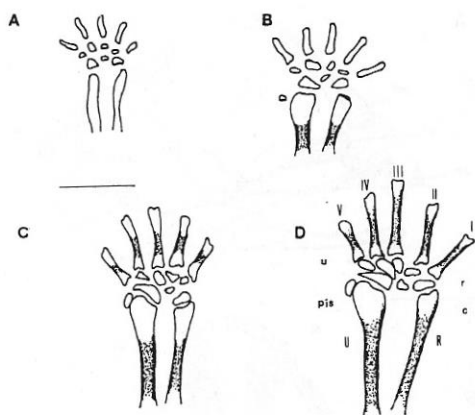


Figura 3.- Secuencias de osificación de los elementos del zeugopodio y autopodio del miembro anterior de *Tropidurus etheridgei*.- A: estadio 32-33 (UNNEC-05016).- B: estadio 33 (UNNEC-05017).- C: estadio 34A (UNNEC-05018).- D: estadio 34B (UNNEC-05024). Abreviaturas: I-II-III-IV-V metacarpales; u: ulnar; r: radial; c: carpal; R: radio; U: ulna.

Figure 3.- Sequence of ossification the elements of the zeugopodio and autopodio of forelimbs of *Tropidurus etheridgei*.- A: stage 32-33 (UNNEC-05016).- B: stage 33 (UNNEC-05017).- C: stage 34A (UNNEC-05018).- D: stage 34B (UNNEC-05024). Scale bar 2 mm. Abbreviations: I-II-III-IV-V metacarpal; u: ulnare; r: radiale; c: carpals; R: radius; U: ulna.

En el estadio 35 las falanges completan su osificación y, el resto, se conserva en las mismas condiciones que en el estadio anterior. Fórmula falángica: 2-3-4-5-3.

Cintura pélvica: en el estadio 32 se encuentra totalmente cartilaginosa. Los precursores cartilaginosos del ilion, isquion y pubis están muy separados entre sí.

En un estadio siguiente se puede ver que los precursores se juntan para formar dos hemicinturas cartilaginosas ampliamente separadas en la línea media ventral. La fosa glenoidea ya se encuentra delimitada. El foramen obturador, de gran tamaño, ocupa gran parte del pubis.

En el estadio 34 B aparecen los primeros centros de osificación en el ilion y el isquion.

En el estadio 35 la cintura está completamente osificada.

Extremidades posteriores (Figura 4): en el estadio 32 se encuentran totalmente cartilaginosas. En el tarso se pueden distinguir el astrágalo y el calcáneo separados, así como,

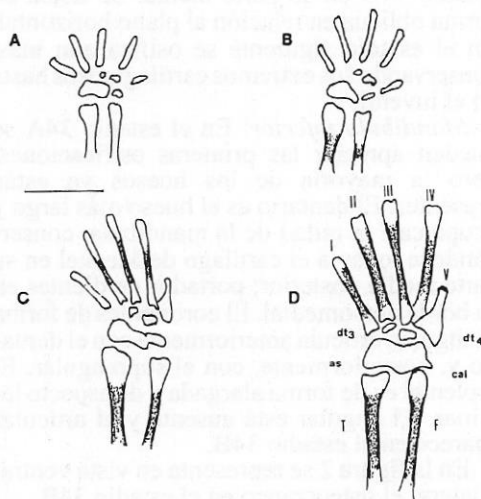


Figura 4.- Secuencia de osificación de los elementos del zeugopodio y autopodio del miembro posterior de *Tropidurus etheridgei*. A: estadio 32-33 (UNNEC-05016). B: estadio 33 (UNNEC-05017). C: estadio 34A (UNNEC-05018). D: estadio 34B (UNNEC-05024). Escala: 2mm. Abreviaturas: I-II-III-IV-V metatarsales; as: astrágalo; cal: calcáneo; dt3: tercer tarsal distal; dt4: cuarto tarsal distal; T: tibia; F: fibula.

elementos distales, el III tarsal apenas diferenciado y el IV tarsal.

En el estadio 33 las diáfisis de los elementos estilopodiales y zeugopodiales comienzan a osificarse. Calcáneo y astrágalo tienden a acercarse. Los tarsales están más desarrollados que en el estadio anterior y se encuentran ubicados debajo de sus correspondientes metatarsales. El V metatarsal es muy pequeño en relación con los demás.

La osificación se intensifica en el estadio 34A. En el tarso, el calcáneo y el astrágalo se fusionan para formar un solo elemento. En los metatarsales II-III y IV se puede observar una suave osificación en la región de las diáfisis.

En el estadio 34B, el fémur, la tibia y la fibula se encuentran osificadas en más de un 90%. Los metatarsales están todos osificados, a excepción del V metatarsal. Fórmula falán-

gica: 2-3-4-5-4. En el último estadio aparece en el astrágalo-calcáneo un centro de osificación.

Columna vertebral (Figuras 5, 6 y 7): está compuesta por un número variable de vértebras, reconociéndose 8 cervicales, 5 torácicas, 11 postorácicas, 2 sacras y 36 caudales.

En el estadio 32 la columna vertebral es totalmente cartilaginosa con sus arcos neurales abiertos dorsalmente. En las vértebras cervicales y torácicas las pre y postzigapófisis ya están diferenciadas, insinuándose en las postorácicas. En la región caudal las primeras 25 vértebras se encuentran totalmente conformadas, mientras que de las restantes sólo se distinguen los cuerpos vertebrales.

En el estadio 33 la columna vertebral continúa totalmente cartilaginosa. El atlas está abierto dorsalmente. Las cervicales presentan arcos neurales que tienden a unirse en la línea media dorsal, mientras que las restantes se mantienen en las mismas condiciones que en el estadio anterior. Las pre y postzigapófisis están mucho más desarrolladas y en las vértebras caudales se pueden reconocer los primeros arcos hemales como delgadas barras totalmente libres, sin relación alguna con los cuerpos vertebrales.

En el estadio 34A el atlas continúa abierto dorsalmente; de las restante vértebras sólo en el axis los arcos neurales están fusionados, los demás se tocan sin llegar a unirse. Aparecen los primeros centros de osificación en los cuerpos vertebrales y arcos neurales. Se observa un gradiente progresivo de osificación en dirección anteroposterior y ventrodorsal.

En el estadio 34B el atlas continúa abierto en forma de U, las restantes vértebras están todas cerradas dorsalmente. Los cuerpos vertebrales, arcos neurales y procesos transversos se encuentran osificados casi en su totalidad.

En el estadio 35 quedan solamente cartilagosos los extremos distales de las espinas neurales, las articulaciones entre las pre y postzigapófisis, los extremos de los procesos transversos de las sacras y una pequeña porción entre los arcos neurales y cuerpos vertebrales.

Esternón: en los primeros estadios (32 y 33) el esternón aparece dividido en dos mitades muy pequeñas, de aspecto laminar y forma triangular, independientes entre sí, a cada una de las cuales se le unen 2 costillas.

En el estadio 34A el esternón continúa separado en dos mitades, pero mucho más desarrollado. Aumenta su longitud y se le suma

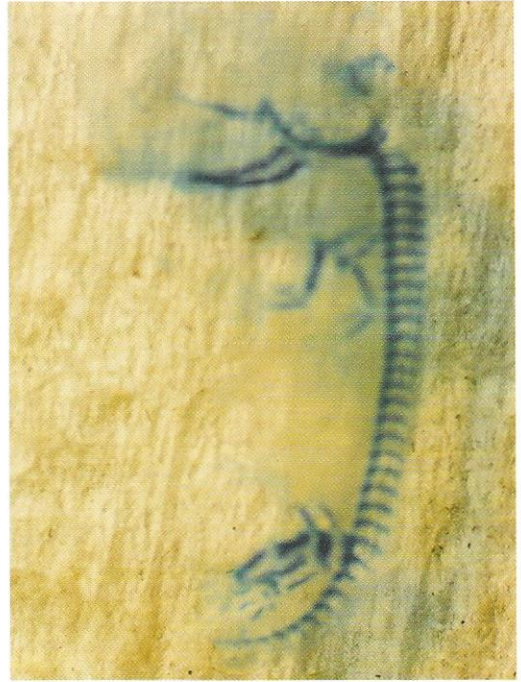


Figura 5.- Embrión en el estadio 32-33. (UNNEC-05016).

Figure 5.- Embryo in the state 32-33. (UNNEC-05016).

una tercera costilla.

En el estadio 34B las dos mitades se fusionan anteriormente en la línea media y se adiciona una cuarta costilla.

En el último estadio se han fusionado totalmente las mitades y se une una quinta costilla falsa. En la línea media posterior de la placa esternal se puede observar una fontanela de contorno redondeado.

Costillas (Figuras 5, 6 y 7): en los primeros estadios las costillas son completamente cartilagosas y no articulan con las vértebras. Las costillas cervicales presentan las siguientes longitudes relativas: $4^a < 5^a < 6^a < 7^a < 8^a$. De las 5 costillas torácicas sólo las dos primeras están unidas al esternón. Las costillas postorácicas disminuyen de tamaño hacia atrás, siendo la última muy pequeña.

En el estadio 34A las costillas permanecen cartilagosas y ya articulan con las vértebras.

En el 34B aparecen las primeras osificaciones en la región media de las costillas a partir de la 7ª cervical hasta la 8ª postorácica.

En el último estadio todas las costillas aparecen osificadas, manteniéndose solamente los

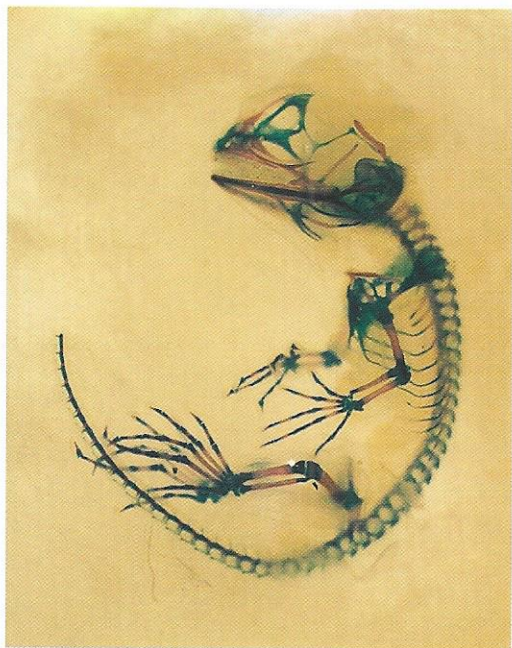


Figura 6.- Embrión en el estadio 34A (UN-NEC-05024).

Figure 6.- Embryo in the stage 34A (UNNEC-05024).

extremos cartilagosos.

DISCUSIÓN

Los resultados provenientes del análisis de las estructuras del condrocáneo y secuencias de osificación del esqueleto craneal y post-craneal de *Tropidurus etheridgei*, se compararon con los obtenidos en los estudios realizados en taxa de la misma familia, con el propósito de contribuir a la determinación de probables patrones evolutivos para la misma. Las secuencias de aparición de las estructuras del condrocáneo fueron comparados con *Liolaemus scapularis* (LOBO *et al.*, 1995), mientras que las secuencias de osificaciones del cráneo y postcráneo con la misma especie y además con *Liolaemus quilmes* (ABDALA *et al.*, 1996), (LOBO *et al.*, 1995).

En el primer caso se llegó a las siguientes conclusiones:

En *Tropidurus etheridgei* la porción anterior de la *taenia marginalis* está siempre ausente en todos los estadios, permaneciendo por lo tanto, abierta la fenestra epióptica, mientras que en *Liolaemus scapularis*, este cartílago se

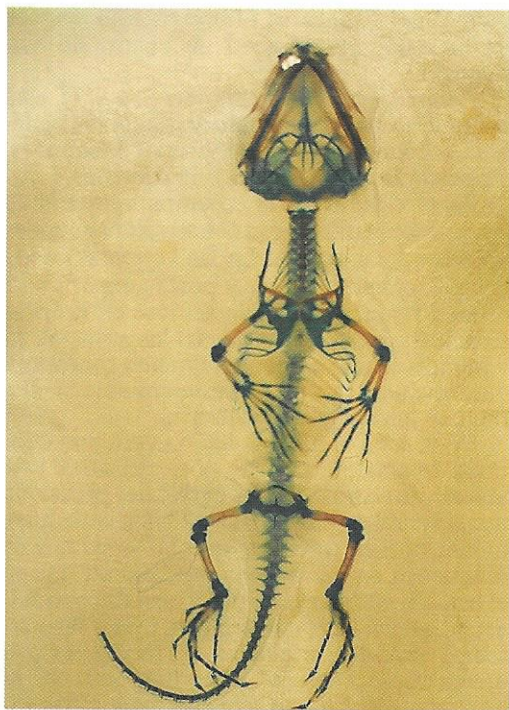


Figura 7.- Embrión en el estadio 34B (UN-NEC-05025).

Figure 7.- Embryo in the stage 34B (UNNEC-05025).

desarrolla parcial o totalmente sobre la fenestra epióptica en algunos especímenes y en otros está ausente.

En *Tropidurus etheridgei* la fenestra pro-óptica y metóptica no están diferenciadas como tales, debido a que la pila antótica se encuentra interrumpida en la porción anterior y media, estando presente solamente la porción posterior en forma de una pequeña apófisis. En *L. scapularis* ambas fenestras sí se encuentran diferenciadas debido a que la pila antótica se halla interrumpida sólo en la región anterior, conservándose el resto como un proceso por detrás del basiapterigoides.

El septo internasal, las comisuras esenoetmoides y el techo sinótico están bien delimitados y desarrollados, tanto en *Tropidurus etheridgei* como en *Liolaemus scapularis*.

Patrones de osificación: las principales diferencias que se dan en la secuencia de osificación entre *Tropidurus etheridgei*, y las dos especies de *Liolaemus* (*L. scapularis* y *L. quilmes*) se detallan en la tabla 1.

Tabla 1: Diferencias de patrones de osificación en *Tropidurus etheridgei*, *Liolaemus scapularis* y *L. quilmes*.**Table 1:** Differences of ossification pattern in *Tropidurus etheridgei*, *Liolaemus scapularis* y *L. quilmes*.

	Est. 32	Est.33	Est.34 A	Est.34 B	Est. 35	RN
Premaxilar						
Epiptirigoides						
Nasal,Lacrim. Postorb.,Posfr.						
Supraoccip.						
Basioccip.						
Orbitoesfen.						
Articular						
Radio,ulna metacarp.						
Pubis						
Femur,tibia y fibula						
Metacarp. I al IV						
Costillas						
Cuerpo vertebral						
Clavicula						

Tabla 2: Porcentajes de huesos osificados en diferentes estadios en *Tropidurus etheridgei*, *Liolaemus scapularis* y *Liolaemus quilmes*. C: esqueleto craneal; P: esqueleto postcraneal

Table 2: Percentage of bones ossified in different stages of development in *Tropidurus etheridgei*, *Liolaemus scapularis* y *Liolaemus quilmes*. C: skeleton cranial; P: skeleton postcranial.

Estadio	33	34	35	Juvenil
<i>T. etheridgei</i>	C=10 P=41	C=77 P=88	C=92 P=90	C=100 P=95
<i>L. scapularis</i>	C=59 P=17	C=96 P=71	C=100 P=82	C=100 P=96
<i>L. quilmes</i>	C=10 P=37	C=65 P=66	C=100 P=87	C=100 P=96

En la tabla 2 se pueden observar los porcentajes de osificaciones que se dan en cada uno de los estadios en las tres especies comparadas.

En *T. etheridgei* y *L. quilmes*, aparecen simultáneamente los primeros elementos óseos del cráneo, pterigoides y palatinos, con las clavículas y centros de osificación en todos los elementos del estilopodio y zeugopodio (húmero, fémur, cúbito, radio, tibia y fibula) del esqueleto postcraneal. En *L. scapularis* el primer elemento óseo del cráneo que aparece es el pterigoides, juntamente con centros de osificación postcraneal solamente en el húmero.

La cintura escapular, en las tres especies, se osifica en forma sincrónica.

Los elementos de la cintura pélvica en *T. etheridgei* se osifican asincrónicamente, primero lo hacen el ilion y el isquion, luego el pubis; mientras que en ambas especies de *Liolaemus* la osificación es sincrónica.

En las tres especies, si bien los primeros centros de osificación en la columna vertebral aparecen en diferentes estadios, este proceso presenta siempre un gradiente progresivo en dirección anteroposterior y ventrodorsal, que comienza en los cuerpos vertebrales y se continúa en los arcos y apófisis neurales (Tabla 1).

Agradecimientos

A la Lic. Gladys Torales por habernos facilitado el uso de la Lupa Binocular Olympus Modelo SZH10 (Zoom Stereo), con cámara clara modelo SHZ-DA adaptable a la lupa anterior-mente citada, y al Dr. Fernando Lobo por la lectura crítica del manuscrito.

REFERENCIAS

- ABDALA, F.; F. LOBO & G. SCROCCHI (1996): Patterns of ossification in the skeleton of *Liolaemus quilmes* (Iguania: Tropiduridae) *Amphibia-Reptilia*, 17: 1-9.
- BELLAIRS, A. D'A. (1949a): The anterior brain-case and interorbital septum of Sauropsida, with a consideration of the origin of snakes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41, 482-512.
- BELLAIRS, A. D'A. (1949b): Observations on the snout of *Varanus*, and a comparison with that of other lizards and snakes. *J. Anat.*, 83, 116-146.
- BELLAIRS, A. D'A. (1950): Observations on the cranial anatomy of *Aniella*, and a comparison with that of other burrowing lizards. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 119, 887-904.
- BELLAIRS, A. D'A. & A.M. KAMAL (1981): The chondrocranium and development of the skull in recent reptiles. 1-263 pp. In: C. Gans (ed.), *Biology of Reptilia*. Vol. 11. Academic Press. London & New York.
- BROEK, G.T. (1932): Some development stages in the skulls of the geckos, *Lygodactylus capensis* and *Pachydactylus maculosa*, and their bearing on certain important problems in lacertilian cranio-logy. *S. Afr. J. Sci.*, 29, 508-532.
- BROEK, G.T. (1941a): The skull of *Acontias meleagris*, with a study of the affinities between lizards and snakes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41, 71-88.
- BROEK, G.T. (1941b): The skull of the chamaleon, *Lophosaura ventralis* (Gray); some development stages. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 110: 219-241. [*Lophosaura* = *Brady-podium*]
- CEI, J.M. (1993): Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, Mograp. XIV: 1-949.
- DE BEER, G.R. (1930): The early development of the chondrocranium of the lizard. *Q. J. microsc. Sci.*, 73, 707-739.
- DE BEER, G.R. (1937): *The development of the vertebrate skull*. "The Clarendon Press, Oxford. [The 1971 reprint is virtually unchanged apart from the addition of some references.]
- EL TOUBI, M.R. & KAMAL, A.M. (1959a): The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. I The development of the chondrocranium *F. Morph.*, 104, 269-306.

- EL TOUBI, M.R. & KAMAL, A.M. (1959b): The development of the skull of *Chalcides ocellatus*. II The fully formed chondrocranium and the osteocranium of a late embryo. *J. Morph.*, 104, 269-306.
- EL TOUBI, M.R. & KAMAL, A.M. (1961a): The development of skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. I The development of the chondrocranium. *J. Morph.*, 108, 63-94.
- EL TOUBI, M.R. & KAMAL, A.M. (1961b): The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. II The fully formed chondrocranium. *J. Morph.*, 108: 165-192.
- EL TOUBI, M.R. & KAMAL, A.M. (1961c): The development of the skull of *Ptyodactylus hasselquistii*. III The osteocranium of a late embryo. *J. Morph.*, 108: 193-202.
- EYAL-GILADI, H. (1964): The development of the chondrocranium of *Agama stellio*. *Acta Zool. Stockh.*, 45, 139-165.
- GAUPP, E. (1900): Das chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. *Anat. Hefte*, 15, 433-595.
- GAUPP, E. (1906): Die Entwicklung des Kopfskelettes, pp. 573-873, in: O. Hertwig, (ed.) *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Vol. 3. G. Fischer, Jena.
- HAFFERL, A. (1921): Das knorpelige Neurocranium des gecko (*Platydictylus annularis*). *Z. Anat. Entm. Gesch.*, 62, 433-518.
- HASS, G. (1935): Zum Bau des Primordialcranium und des Kopfskelettes von *Ablepharus pannonicus*. *Acta zool. Stockh.*, 16, 409-429.
- HASS, G. (1936): Über das Kopfskelett von *Chalcides guentheri* (*Seps monodactylus*). *Acta zool. Stockh.*, 17, 55-74.
- KAMAL, A.M. (1960): The chondrocranium of *Tropicolotes tripalitanus*. *Acta Zool. Jb. Abt. Anat.*, 57(4) 535-714.
- KAMAL, A.M. (1961a): The chondrocranium of *Hemidactylus turcica*. *Anat. Anz.*, 109: 89-108.
- KAMAL, A.M. (1961b): The common characters of the gekkonid chondrocranium. *Anat. Anz.*, 109: 109-143.
- KAMAL, A.M. (1961c): The phylogenetic position of the Gekkonidae in the light of the development study of the skull. *Anat. Anz.*, 109: 114-116.
- KAMAL, A.M. (1964a): Notes on the chondrocranium of the gecko, *Tropidocolotes steudneri*. *Bull. zool. Soc. Egypt.*, 19: 73-83.
- KAMAL, A.M. (1964b): Notes on the relation between the dorsal and ventral components of the mandibular arch in early embryos of Squamata. *Bull. zool. Soc. Egypt.*, 19: 84-86.
- KAMAL, A.M. (1965a): The cranial osteology of adult *Chalcides ocellatus*. *Anat. Anz.*, 117: 338-370.
- KAMAL, A.M. (1965b): The chondrocranium of the gecko *Stenoactylus sthenodactylus*. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 18: 13-20.
- KAMAL, A.M. (1965c): The fully formed chondrocranium of *Eumeces schneideri*. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 19: 13-20.
- KAMAL, A.M. (1965d): Observation on the chondrocranium of *Tarentola mauritanica*. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 19: 1-9.
- KAMAL, A.M. (1965e): The relation between the auditory capsule and basal plate, and the commissures between the in Squamata. *Zool. Anz.*, 175: 281-285.
- KAMAL, A.M. (1965f): The mode of formation of the fenestrae basicranialis. X and ovalis in Squamata. *Zool. Anz.*, 175: 285-288.
- KAMAL, A.M. (1965g): The origin of the interorbital septum of Lacertilia. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 18: 70-72.
- KAMAL, A.M. (1966a): The single origin of the parachondral plate in squamata. *Zool. Anz.*, 176: 3-5.
- KAMAL, A.M. (1966b): The esphenoid bone in Lacertilia. *Anat. Anz.*, 118: 82-86.
- KAMAL, A.M. (1969a): The development and morphology of the chondrocranium of *Chalcides* species. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 22: 37-48.
- KAMAL, A.M. (1969b): On the trabeculae cranii and trabecula communis in early embryos of Squamata. *Proc. Egypt. Acad. Sci.*, 22: 49-51.
- KAMAL, A.M. & A.M. ABDEEN (1972): The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, *Acanthodactylus boskiana*. *J. Morph.*, 137: 289-334.
- LEMUS, D.A. (1967): Contribución al estudio de la embriología de reptiles chilenos II. Tabla de desarrollo de la lagartija vivípara *Liolaemus gravenhorsti* (Reptilia: Squamata: Iguanidae) *Biologica*, 40: 39-61.
- LEMUS, D.A. & R. DUVAUCHELLE (1966): Desarrollo intrauterino de *Liolaemus tenuis*. *Biológica*, 40: 39-61.
- LEMUS, D.A.; J. ILLANES; M. FUENZALIDA; Y. PAZ DE LA VEGA & M. GARCIA (1981): Comparative Analysis of the development of the lizard, *Liolaemus tenuis tenuis*. II A

- series of normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology*, 169: 337-349.
- LEYDING, (1872): *Die in deutschland lebenden Arten der Saurier*. H. Laupp, Tübingen.
- LOBO, F.; F. ABDALA & G. SCROCCHI (1995): Desarrollo del esqueleto de *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropiduridae) *Boll. Mus. reg. Sci. Torino*, 13: 77-104.
- PARKER, W.K. (1880a): On the structure and development of the skull in the lacertilia. Part I. On the skull of the common lizards (*Lacerta agilis*, *L. viridis*, and *Zootoca vivipara*) *Phil. Trans. R. Soc.*, 170: 595-640.
- PRATT, C.W. (1948): The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 118: 171-201.
- PEARSON, H.S. (1921): The skull and some related structures of a late embryo of *Lygosoma*. *J. Anat.*, 56: 20-43.
- RAMASWAMI, L.S. (1946): The chondrocranium of *Calotes versicolor* (Daud.) with a description of the osteocranium of a just-hatched young. *Q. H. microsc. Sci.*, 87: 237-297.
- RICE, E.L. (1920): The development of the skull in the skink, *Eumeces quinquelineatus*. *L.J. Morph.*, 34: 119-216.
- ROA, M.K. & L.S. RAMASWAMI (1952): The fully formed chondrocranium of *Mabuya* with an account of the adult osteocranium. *Acta zool. Stockh.*, 33: 209-275.
- RIEPPPEL, O. (1992a): Studies on skeleton formation in Reptiles. I The postembryonic development of the skeleton in *Cyrtodactylus pubisulcus* (Reptila, Gekkonidae) *Journal of Zoology, London*, 227: 87-100.
- RIEPPPEL, O. (1992b): Studies on skeleton formation in Reptiles. III Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana, Zoology New Series*, 68: 1-25.
- RIEPPPEL, O. (1992c): The skeleton of a juvenile (Varanoidea). *Amphibia-Reptilia*, 13: 27-34.
- RIEPPPEL, O. (1993): Studies on skeleton formation in Reptiles. II *Chamaeleo hoehnelli* (Squamata: Chamaeleoninae), with comments on the homology of carpal and tarsal bones. *Herpetologica*, 49(1): 66-78.
- RIEPPPEL, O. (1994): Studies on skeleton formation in reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua* Eichwald (Reptilia, Squamata) *J. Herpetol.*, 28: 145-153.
- SEWERTZOFF, A.N. (1900): Zur Entwicklungsgeschichte von *Ascalabotes fascicularis*. *Anat. Anz.*, 18: 33-40.
- VISSER, J.G. (1972): Ontogeny of the chondrocranium of the chamaleon, *Microsaura pumila pumila* (Daudin) [*Microsaura*=*Bradypodion*] *Ann. Univ. Stellenbosch*, 47(A): 1-68.
- WASSERSUG, R.J. (1976): A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain. Tech.*, 51: 131-134.
- ZIMMERMANN, S. (1913): Das condrocranium von *Anguis fragilis*. *Anat. Anz.*, 44: 594-606.

Recibido: 01/04/97

Aceptado: 03/10/97

Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus wiegmanni* (Iguania: Tropiduridae)

RICARDO MARTORI, PABLO VIGNOLO & LISANDRO CARDINALE.

Universidad Nacional de Río Cuarto.
5800, Río Cuarto. Argentina

Resumen: El recurso térmico, es uno de los principales limitantes de la actividad de los animales exotérmicos, la preferencia por determinados rangos térmicos y los recursos para adecuar la temperatura corporal es un aspecto importante de la biología de estos organismos. En este estudio se realizaron muestras durante un año con un total de 660 observaciones de tres variables, la temperatura corporal, tomada inmediatamente después de captura, la temperatura del aire y temperatura del suelo. Se analizaron a nivel estacional, encontrando diferencias en las relaciones termorregulatorias estacionales y diarias pero no se halló diferencias significativas entre el comportamiento de los sexos. De estos resultados se observa que *L. wiegmanni* no es conforme con respecto a la temperatura exterior, termorregulando en un rango de temperaturas, diferentes de la oferta exterior, que según las condiciones del día y del período del año puede ser independientes de la oferta térmica o correlacionarse con la temperatura del suelo, o con la del aire.

Palabras clave: Sauria, *Liolaemus*, neotropical, clima templado, termorregulación.

Abstract: Thermic relationships in a *Liolaemus wiegmanni* population (Iguania: Tropiduridae).- Temperature is one of the main constraints for the activity of ectothermic animals, the selection for certain temperature ranges and the strategy for controlling the body temperature is an important aspect of the biology of these organisms. This study was carried out during one year and 660 records for three variables were obtained, body temperature recorded immediately after capture, and ground and air temperature. These were analysed throughout the year and different thermoregulatory responses were found in different days and seasons, but no difference was found between sexes. From our results we infer that *L. wiegmanni* is not passive respect to the environmental temperatures, and regulates its body temperature within a range different from the air and ground temperatures. Depending on the environmental conditions of the day and the period of the year can be quite independent from the environmental conditions or correlate with the air or ground temperatures.

Key words: Sauria, *Liolaemus*, neotropical, temperate, thermoregulation.

INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos claves de la biología de lagartos, es el modo por el cual pueden alcanzar y mantener la temperatura corporal relativamente constante, con alto grado de precisión en muchos casos, en contraste con otras especies ectotérmicas (AVERY, 1978).

La actividad termorreguladora en saurios es un proceso complejo que involucra la interacción de muchas variables diferentes, y se manifiesta por mecanismos fisiológicos y comportamentales (MIDDENDORF & SIMON, 1988).

El desplazamiento entre microhábitats de diferente oferta térmica, es probablemente el tipo más importante de comportamiento termorregulatorio en lagartos de climas templados; otros mecanismos comportamentales incluyen el cambio de posturas corporales y orientación al sol para el control del calentamiento y enfriamiento (AVERY, 1978; KINGSBURY, 1994).

Los estudios en termorregulación son muy escasos en lagartos de la familia Tropiduridae, en parte debido a las dificultades y al esfuerzo que representa el trabajo de campo. No obstante se han realizado algunas contribuciones

para los géneros *Tropidurus* (MARTORI & AUN, 1994; RAND & RAND, 1966). *Liolaemus*, (MARQUET *et al.*, 1989, FUENTES & JACSIC, 1979, LABRA 1996). Además de otros géneros neotropicales como *Homonota*, (AUN & MARTORI, 1994), *Prisidactylus*, (LABRA 1995), *Teius* (ACOSTA & MARTORI, 1990).

Nuestro interés en este proyecto fue prestar atención a las relaciones térmicas durante un año de actividad, tema que no ha sido muy tratado, puesto que en la mayoría de los estudios se tiende a agrupar las observaciones y presentar solamente los valores medios, perdiendo información relevante sobre las estrategias termorreguladoras.

Los objetivos específicos a desarrollar en este trabajo son: 1) Examinar si existe comportamiento termorregulador. 2) Determinar si actividad termorreguladora presenta variación estacional.

MATERIAL Y MÉTODOS

Liolaemus wiegmanni es un lagarto de pequeño tamaño (LCC 52 - 55 mm), de amplia distribución territorial, que habita diversos ambientes. Se lo puede encontrar en meda-

nales, montes de caldenes y Algarrobos, laderas áridas pedregosas con vegetación serrana y otros ambientes próximos a selvas subtropicales (CEI, 1993).

Su distribución es muy extensa, desde el sur de Brasil, Uruguay y, en Argentina, desde Corrientes, Entre Ríos, Buenos Aires hasta el sur de Bahía Blanca, La Pampa, San Luis, Córdoba, Catamarca (Dpto. Andalgalá), Mendoza Tucumán (Dpto. Trancas), Salta (Dpto. Candelaria) y Jujuy (Sierra Santa Bárbara) (CEI, 1993).

El período de actividad diaria es variable según la época del año, en períodos cálidos es bimodal, disminuyendo la actividad al medio día. En los períodos templados es unimodal comenzando la actividad cuando la temperatura del sustrato alcanza los 20 °C hacia las 10 horas, manteniéndose activos hasta las últimas horas de la tarde. La actividad continúa durante todo el año. En el invierno, cuando la temperatura lo permite, se los observa asoleándose en cercanías de las cuevas por cortos períodos de tiempo.

La actividad trófica se lleva a cabo recorriendo los bordes de la cobertura vegetal y los espacios abiertos donde consumen fundamentalmente hormigas durante las horas templadas del día. Los lagartos no ingresan en la vegetación densa porque esta les dificulta el desplazamiento y sólo la usan para ocultarse momentáneamente, prefiriendo los espacios abiertos para escapar velozmente.

Los volúmenes testiculares alcanzan su máxima expresión en agosto y en septiembre se produce la cópula. La ovoposición se realiza en diciembre y enero, generalmente producen una puesta por año de tres a ocho huevos, pero en algunos años hay una segunda puesta, el ciclo de los cuerpos grasos es inverso a la actividad reproductiva. (MARTORI & AUN 1997).

Los huevos eclosionan en enero, presentando los recién nacidos un tamaño de 22 mm de LCC y, alcanzan su madurez sexual en agosto cuando miden 42 mm de LCC. El recambio poblacional anual es del 95%. (MARTORI *et al.*, 1998).

El área de estudio se ubica a cinco Km. de la localidad de Laguna Oscura (33° 50' S - 64° 50' W), Dpto. Río Cuarto, Córdoba, Argentina. Esta es una región medanosa, de suelos sumamente frágiles, dedicados a la explotación agrícola ganadera.

La elevación del terreno es de 600 metros s.n.m. y el registro de precipitaciones varía

entre 600 y 900 mm al año. La distribución de las mismas tiene una marcada tendencia estacional, principalmente en los meses de primavera-verano, y cuando estas se producen comienza la actividad biológica. En los años que las lluvias se retrasan, la primavera es muy desfavorable, porque el aumento de la temperatura y de los vientos deterioran severamente el ambiente. En cambio, hacia el fin de la temporada, el otoño es mucho más estable y favorable a la actividad de la herpetofauna. El invierno es seco y frío, con numerosas heladas de abril a octubre. Durante todo el año corren fuertes vientos. (VÁZQUEZ *et al.*, 1979).

Las poblaciones de *Liolaemus* son fluctuantes, aumentando entre los períodos de laboreo agrícola, cuando después de la cosecha se introduce ganado vacuno. En este período los insectos, (escarabajos) y pequeños mamíferos (roedores y edentados) construyen las madrigueras que son utilizadas por los lagartos como refugio. La mayor parte de las actividades se realizan en las cercanías de estas cuevas. (MARTORI *et al.*, 1998)

El muestreo se realizó de abril de 1994 a febrero de 1995. La captura se hizo a mano o con la ayuda de una horqueta. Sólomente fueron capturados los lagartos activos, que estuvieran asoleando o desplazándose. No se repitieron datos del mismo ejemplar dentro de cada fecha de muestreo.

Para cada individuo se siguió el siguiente protocolo: se registró la hora, el sexo y la temperatura cloacal (TC), que se tomó inmediatamente después de la captura, mediante el empleo de un termómetro de bulbo fino de lectura rápida, marca Miller & Weber (0.1 °C). Sólomente se registraron temperaturas de lagartos adultos de más de 45 mm de LCC a causa del tamaño del bulbo del termómetro. La temperatura del aire (TA) se midió a un cm del sustrato y la temperatura del suelo (TS) se obtuvo apoyando el bulbo del termómetro sobre el suelo, en el lugar donde se avistó al lagarto. Para evitar la radiación solar directa y la acción del viento, se empleó una campana plástica que protegía al termómetro. En los casos en que la captura se demorara mucho tiempo, o que el lagarto se desplazara a grandes distancias antes de ser capturado, se desecharon los datos térmicos por considerar que la temperatura podría haber variado por un exceso de actividad.

Para evaluar la variación estacional de la relación de cada una de las variables ambientales (TS, TA) con la temperatura corporal

(TC), se agruparon las muestras obtenidas por meses, luego se graficaron los estadísticos de dispersión y se ajustaron a una línea por mínimos cuadrados. Luego se analizaron mediante el índice de correlación de Pearson, y análisis de covarianza (ANCOVA), utilizándose el test *a posteriori* de Scheffé para detectar diferencias entre los meses.

La temperatura corporal media, la media del aire y la del sustrato fueron calculadas como la media de la suma de todas las observaciones.

Se definieron dos estaciones, el invierno, que corresponde al período de heladas (de mediados de abril a octubre) y el verano (de noviembre a marzo), período en que se producen las precipitaciones (VÁZQUEZ *et al.*, 1979). La definición de estos dos períodos no es exacta porque los eventos que las definen, las heladas y precipitaciones dependen de la interacción de dos centros de presión antagónicos que producen un clima altamente impredecible, que afecta a la cobertura vegetal y la oferta térmica. Se estimó la estrategia termorreguladora y el grado de actividad de la misma mediante la pendiente de la regresión de TC con cada una de las variables ambientales (HUEY & SLATKIN, 1979). De las muestras obtenidas del período considerado, se seleccionaron cuatro, representativas de las estaciones. Se subdividió cada muestra según el sexo de los ejemplares, para estimar su efecto en la regulación de la temperatura corporal y el comportamiento estacional entre las tres variables térmicas. Para este objetivo, se usó el análisis de covarianza, utilizando la temperatura del aire como covariable y se ajustaron las observaciones a una línea de mínimos cuadrados.

RESULTADOS

Se obtuvieron 660 datos de las tres variables térmicas para el período considerado. La TCM (temperatura corporal media) fue de 33.7 °C, (sd 1.43, rango: 22-41.5 °C), mientras que la TAM (temperatura media del aire) fue de 28.2 °C (sd 2.71, rango: 20-40 °C). La TSM (temperatura media del sustrato) registrada en el sitio de captura fue de 31 °C, (sd 3.46, rango: 17-50 °C).

La temperatura corporal media para cada fecha de muestreo, fluctuó entre 32 y 36.2 °C. Las desviaciones se mantuvieron pequeñas y constantes, ($\pm 2^\circ\text{C}$). Se estimó la varianza de la temperatura corporal considerando a los meses

como factores y la temperatura del aire como covariable, por ser éstas más constantes y no dependientes de la textura y cobertura del suelo, obteniendo el siguiente resultado: $F_{(9,660)} = 7.76$ $p < 0.001$. El test *a posteriori* de Scheffé indicó que la temperatura corporal de los meses de mayo, junio y agosto son similares entre sí y significativamente diferentes a las del resto del año.

Las medias para la TA, varían de 24.2 °C a 32 °C, mientras que las varianzas fueron bastante mas dispares. El análisis de la varianza fue: ($F_{(9,660)} = 29.34$; $p < 0.001$). La media de la TC osciló entre 24.7 y 35.9 °C para las distintas muestras, con una varianza de ($F_{(9,660)} = 25.94$; $p < 0.001$). El test *a posteriori* indicó que la temperatura del aire fue significativamente diferente en los meses de junio y noviembre, mientras que la temperatura del suelo fue significativamente diferente en mayo, junio y agosto.

Se debe tener en cuenta que todas estas mediciones fueron realizadas en días de actividad de los lagartos. Ésta no se producía hasta que la temperatura del aire alcanzara aproximadamente los 20 °C.

En la Figura 1 se presentan las observaciones agrupadas mensualmente, donde se puede apreciar que en general los rangos y las desviaciones son mayores para la temperatura del sustrato. La temperatura corporal tiende a superar la del aire.

En la Tabla 1 se resumen los resultados del análisis de correlación de Pearson, para las relaciones de las tres variables térmicas para los meses considerados. Se puede observar una alta correlación entre las tres variables para de diciembre, enero, febrero y abril. Los valores menores de correlación se obtuvieron para los meses de agosto y octubre. En los meses de mayo, septiembre y noviembre se dan valores más altos de correlación entre la temperatura corporal y la del suelo (C/S) y en junio los valores más altos de correlación se dan entre la temperatura corporal y la del aire, (C/A).

En la Figura 2 se representa la relación diaria de las variables ambientales para cuatro muestras que representan situaciones típicas de otoño, invierno, primavera y verano. Se discriminaron los sexos con la finalidad de detectar posibles diferencias comportamentales. Según la línea de ajuste de mínimos cuadrados, la TC se encuentra siempre por encima de las variables ambientales al comienzo de la actividad. El comportamiento

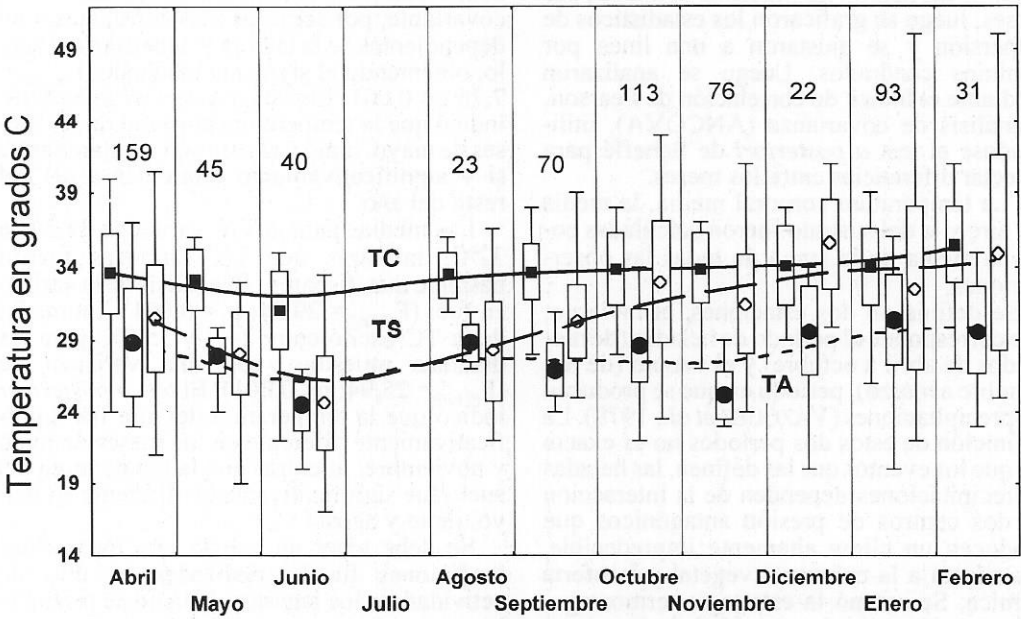


Figura 1.- Temperaturas del suelo, del aire y corporales. El rectángulo representa el desvío, la media esta representada por los símbolos: ◇:TS, ■:TC, ●:TA y la línea vertical el rango. El número que se encuentra sobre cada icono es el tamaño de la muestra. La línea representa un ajuste de las medias a una curva por mínimos cuadrados.

Figure 1.- Ground, air and body temperatures. The box represents the standard deviation, the mean is represented by the symbol for: ◇:TS, ■:TC, ●:TA and the vertical lines the range. The number over each icon represents the sample size. The line represents a fit of least squares for the means.

Tabla 1: Correlación de Pearson para las muestras mensuales, (C/A) cuerpo-aire, (C/S): cuerpo-suelo, (S/A): suelo-aire. (*: p=0,05).

Table 1: Pearson correlation for monthly samples, (C/A): body-air, (C/S): body-ground and (S/A): ground-air. (*: p=0,05).

Mes	IV	V	VI	VIII	IX
TC/TA	0,72*	0,44*	0,61*	0,13	0,24*
TC/TS	0,65*	0,67*	0,45*	-0,24	0,48*
TA/TS	0,63*	0,45*	0,53*	0,25*	0,38*
n	159	45	40	23	70

Mes	X	XI	XII	I	II
TC/TA	0,80*	0,33*	0,49*	0,68*	0,68*
TC/TS	0,26*	0,53*	0,47*	0,62*	0,63*
TA/TS	0,34*	0,22	0,59*	0,70*	0,54*
n	113	76	22	98	30

de las temperaturas del suelo y del aire dependen principalmente de las condiciones particulares del día, como la insolación y la

velocidad del viento, registrándose temperaturas muy diferentes en observaciones realizadas en la misma estación. La actividad en la muestra de otoño comenzó a las 11:20 y concluyó a las 16:02. La actividad de invierno comenzó a las 12:33 y finalizó a las 15:30, la de primavera empezó a las 10:30 y terminó a las 18:10 y la de verano comenzó a las 8:22 y concluyó a 14:30.

El análisis de lo covarianza (ANCOVA) para TC de las cuatro muestras estacionales fue realizada utilizando sexo y estación como factores y la temperatura del aire como covariable. El análisis de sexos arrojó los siguientes resultados: primavera: $F_{(1,55)}=2,17$; $p<0,14$. Verano: $F_{(1,84)}=1,32$; $p<0,25$. Otoño: $F_{(1,48)}=21,2$; $p<0,001$ e invierno: $F_{(1,44)}=6,42$ $p<0,01$. Notándose diferencias solamente en el otoño e invierno.

Al comparar las cuatro muestras tomando como factor la estación y como covariable el aire, el resultado fue: $F_{(3,238)}=5,73$ $p<0,001$. Según el test a posteriori el otoño difiere significativamente de el resto de las estacio-

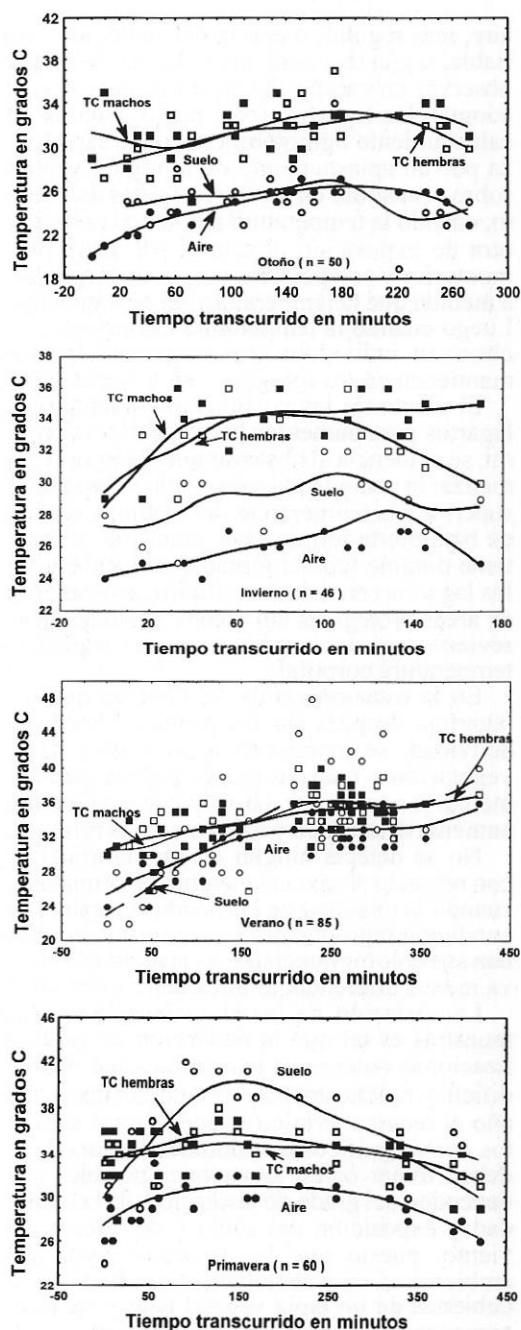


Figura 2.- Situaciones típicas de otoño, invierno, primavera y verano. ○: TS, ●: TA, □: TC hembras; ■: TC machos. La línea representa un ajuste a una curva por mínimos cuadrados.

Figure 2.- Typical situations for fall, winter spring and summer. ○: TS, ●: TA, □: TC females; ■: TC males. The line represents a fit of least squares.

nes.

En cuanto a las relaciones entre las variables ambientales se observa para el otoño e invierno que la temperatura corporal se encuentra por encima de la temperatura ambiental, en cambio en primavera y verano la temperatura corporal se encuentra entre la temperatura del sustrato que la supera y la del aire y en verano todas las pendientes se incrementan.

El análisis de regresión de la TC sobre la TS para las dos estaciones, (Figura 3) muestra que la pendiente es similar 0.48 (verano), 0.50 (invierno), pero en invierno el punto de intersección es menor (26.1) que en verano (27.6). La regresión es significativa en ambos casos, ($n = 337$, $r^2 = 0.23$, $p < 0.0001$) para verano, y ($n = 353$, $r^2 = 0.25$, $p < 0.0001$) para el invierno.

No ocurre lo mismo cuando se analiza la regresión de la TC con respecto a la TA. La pendiente es mucho mayor en verano (0.75) que en invierno (0.33), pero en contraste a lo observado para la relación estacional TC/TS, el punto de intersección es mayor en invierno (27.9) que en verano (26.9). También aquí la regresión es estadísticamente significativa para las dos estaciones, verano ($n = 337$, $R^2 = 0.57$, $p < 0.007$) e invierno ($n = 353$, $R^2 = 0.11$, $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Uno de los aspectos a destacar de los resultados obtenidos, son las diferencias que se observan según si la escala temporal que se utiliza es de medias estacionales o registros diarios. Aunque las temperaturas corporales no difieren mucho dependiendo de la forma de computarlas, los mecanismos termorreguladores involucrados son diferentes según la disponibilidad diaria o estacional de los recursos térmicos.

Cuando se comparan las estaciones, la diferencia de la temperatura corporal entre el verano e invierno (1.9 °C) no sólo es estadísticamente significativa, también posee sentido biológico. Es consecuencia de cambios termorreguladores deliberados para evitar el recalentamiento en la época con exceso de temperatura y en el período de baja disponibilidad del recurso térmico realiza maniobras para incorporar calor.

La estrategia termorreguladora y el grado de actividad de la misma presenta variación estacional. La pendiente de las rectas de regresión estacional de TC/TA y TA/TS, muestran distintas relaciones de la TC con TA y TS. En

verano la pendiente de la regresión TC/TA es más alta que la correspondiente a TC/TS; en invierno sucede lo opuesto. Esto podría interpretarse como un cambio en la estrategia termorreguladora, de modo que *Liolaemus wiegmanni* sería al menos, más heliotermo en verano y más tigmotérmico en invierno, pero se debe tener en cuenta la situación térmica del microhábitat donde las dos temperaturas ambientales se influyen mutuamente. MARQUET *et al.* (1989), afirman que el género *Liolaemus* es heliotermo, por lo cual estiman la actividad termorreguladora utilizando únicamente a la TA como variable ambiental. Los resultados del presente trabajo indican la importancia del calentamiento tigmotérmico, no sólo en su aspecto beneficioso, como proveedor de energía, sino también en su aspecto problemático, cuando el sobrecalentamiento del suelo dificulta o impide la actividad de los saurios.

HUEY & SLATKIN (1979) indica que la termoconformidad completa se representa por una pendiente de regresión igual a 1 y que el punto de intersección, es un indicador de la capacidad de mantener la TC diferente de la oferta térmica ambiental. El grado de actividad termorreguladora de *L. wiegmanni* sería mayor en invierno (0.5) que en verano (0.75). La intersección estaría alrededor de los 27 °C. *Liolaemus wiegmanni* sería más termoconforme que *L. islugensis* (0.48), *L. ornatus* (0.33), *L. alticolor* (0.14) y *L. jamesi* (0.00), quien presenta termorregulación activa.

Este nivel de análisis de los datos agrupados estacionalmente oscurece en cierta forma la interpretación de los fenómenos termorreguladores. En cambio, cuando se analiza la correlación que se observa durante un día de actividad entre las tres variables térmicas, se advierte en la muestra de verano, (figura 2) que se produce un cambio en el comportamiento termorregulador al considerar dos etapas durante el día: una etapa de termorregulación positiva y una etapa de termorregulación negativa. El punto de inflexión estaría dado cuando la TS iguala a la TC; y posteriormente la supera. El caso de primavera es similar, pero las temperaturas corporales se mantienen entre las dos fuentes ambientales, la situación de otoño y el invierno se observa la disminución de la temperatura ambiental y una marcada ganancia de la temperatura corporal.

En general, las relaciones diarias entre las variables térmicas, indican que la temperatura corporal se correlaciona con la temperatura del

aire, más regular, o con la del suelo, más variable, según las condiciones del día. Se puede observar en campo dos posturas básicas que adoptan los lagartos, (obs. pers.). Una, la de calentamiento tigmotérmico, que se caracteriza por un aplastamiento de la región ventral sobre el sustrato en áreas protegidas del viento, cuando la temperatura ambiental es baja, y otra de exposición directa al sol sobre promontorios y con posturas corporales erguidas, a medida que la temperatura del aire aumenta. Luego cuando la temperatura es mayor no se observan individuos expuestos sino que se mantienen en los refugios o en la vegetación.

El efecto de las posturas que adoptan los lagartos para aumentar la temperatura corporal, se evidencia al observar que siempre al comenzar la actividad la temperatura corporal es superior a la temperatura del medio, y en días de baja oferta térmica esta situación se mantiene durante toda la jornada, manteniéndose los lagartos cerca de los refugios, asoleándose en áreas protegidas del viento, la situación se revierte cuando la oferta térmica supera la temperatura corporal.

En la estación cálida, se observa que los lagartos, después de las primeras horas de actividad, se mantienen a la sombra de la vegetación y realizan breves salidas para alimentarse o asolearse, hasta que la temperatura aumenta demasiado y se retiran a los refugios.

No se detecta ningún efecto significativo con respecto al sexo, el ejemplo de primavera, cuando la totalidad de las hembras estaban en condición reproductora y los machos mostraban sus colores nupciales, es cuando se observa menos diferencia térmica entre los sexos.

La variación de las situaciones entre las muestras es tal que la deducción de generalizaciones sobre una base estacional resulta difícil, y prácticamente en cualquier época del año el recurso térmico puede faltar o sobrar, los cuatro gráficos estacionales (Figura 2) se deben tomar como situaciones posibles que dependen del grado de insolación, de la humedad y exposición del suelo y del efecto del viento, puesto que la estructura física del ambiente es muy sencilla constando de áreas cubiertas de un tapiz vegetal bajo y sectores arenosos donde se hallan los refugios.

La información que provee el análisis de las muestras agrupadas mensualmente indica que los meses cálidos son similares, (noviembre, diciembre, enero, febrero, y abril) y presentan las mayores correlaciones entre las tres variables. Los meses de primavera presentan ma-

yor correlación entre la temperatura corporal y la del suelo, indicando una estrategia principalmente tigmotérmica.

La naturaleza de la información bibliográfica limita bastante las posibilidades de comparación con otras especies del género y esta se restringe a la comparación de las medias de las temperaturas corporales. La TC de especies de *Liolaemus* del centro de Chile se encuentra alrededor de 35 °C, valor similar a la temperatura seleccionada (laboratorio), de manera que no habría restricciones térmicas del ambiente físico para la termorregulación (MARQUET *et al.*, 1989).

Estos autores trabajaron con 4 especies de *Liolaemus* de altura en los Andes del norte de Chile: *L. ornatus*, *L. islugensis*, *L. alticolor* y *L. jamesi*; y encontraron que la TCM es cercana a 29° C., pero posteriores estudios en laboratorio revelaron que la temperatura corporal preferida es la misma que la de los demás *Liolaemus* (35 °C). LABRA (1996), obtuvo resultados similares y propone que las especies de *Liolaemus* poseen una fisiología térmica conservada, debido a restricciones filogenéticas. Señala además la potencialidad del ambiente térmico de influir en la TCM. FUENTES & JAKSIC (1979) estudiaron ocho especies de *Liolaemus* en Chile central, registrando TCM de 34.2° C a 35.3° C, con una tendencia de aumento de la temperatura corporal cuando aumentaba la altitud desde el nivel del mar a los 2000 m de altura, nuestros resultados de 33.7° C para una altitud de $\pm$ 650 m es menor que sus registros.

Si se trabajara con una metodología que contemplara además de considerar las temperaturas corporales medias otros parámetros como estrategias y relaciones térmicas se podrían conocer aspectos de la evolución de este género que habita ambientes tan dispares de América austral.

Agradecimientos

Deseamos agradecer a Liliana Aun por la lectura repetida del manuscrito, a Félix Cruz por su ayuda en el análisis estadístico y a los propietarios de la Estancia San Juan, por su cordial hospitalidad durante las campañas. A CONICOR y la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Univ. Nal. de Río Cuarto por haber Subsidiado parcialmente este trabajo.

REFERENCIAS

ACOSTA, J.C. & MARTORI, R.A. (1990): Eco-

- logía de una población de *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) de Río Cuarto. II. Utilización espacio-temporal y relaciones térmicas. *Cuadernos de Herpetología*, (4): 19-24.
- AUN, L. & MARTORI, R.A. (1994): Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuadernos de Herpetología*, (1): 90-97.
- AVERY, R. A. (1978): Lizards- A study in thermoregulation. The Institut of Biology *Studies in Biology* No. 109.
- BLÁZQUEZ, M. C. (1995): Body temperature, activity patterns and movements by gravid and non-gravid females of *Malpolon monspessulanus*. *Journal of Herpetology*, (2): 264-265.
- CEI, J. M. (1993): *Reptiles del noroeste y este de la Argentina*. Monografía XIV. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino. Italia.
- FUENTES, E. R. & JAKSIC, F.M. (1979): Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia* 3: 546-548
- HUEY, R.B. & SLATKIN, M. (1979): Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Rev. Biol.* 51: 363-384.
- KINGSBURY, B. A. (1994): Thermal constraints and eurythermy in the lizard *Elgaria multicarinata*. *Herpetologica*, 50(3): 266-273.
- LABRA, A. (1995): Thermoregulation in *Pristidactylus* lizards (Polycridae): effects of group size. *Journal of Herpetology*, 29(2): 260- 264.
- LABRA, A. (1996): Comparaciones intraespecíficas de la temperatura corporal selecta de lagartos *Liolaemus*: un caso de biología térmica conservativa. *Actas IV Congreso Latinoamericano de Herpetología* p.234, Santiago de Chile.
- MARQUET, P. A., ORTIZ, J. C., BOZINOVIC, F. & JAKSIC, F. M. (1989): Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia*, 81: 16-20.
- MARTORI, R. & AUN, L. (1994): Aspects of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. *Amphibia-Reptilia*, 15: 317-321.
- MARTORI, R. & AUN, L. (1997): Reproductive and fat body cycle of *Liolaemus wiegmanni* in central Argentina. *Journal of Herpetology*, 2: 578-581
- MARTORI, R., CARDINALE, L. & VIGNOLO, P. (1998): Growth in a population of *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropi-

- duridae) in central Argentina *Aphibia-Reptilia*, 19(3): 1-9 (En prensa).
- MIDDENDORF, G. A. & SIMON, C. A. (1988): Thermoregulation in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*: the influences of age, time, and light condition on body temperature and thermoregulatory behaviors. *The Southwestern Naturalist*, 3: 347-356.
- RAND, A. S. & RAND, P. J. (1966): Aspects of the ecology of the iguanid lizard *Tropidurus torquatus* at Belem, Pará. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 151(2): .
- VÁZQUEZ, J.B., MIADELLO, R. & ROQUE, M. (1979): *Geografía física de la provincia de Córdoba*. Editorial Boldt. Argentina.

Recibido: 01/09/97

Aceptado: 02/07/98

A reappraisal of the phylogeny of lizards of the family Gymnophthalmidae (Sauria, Scincomorpha)

JULIO MARIO HOYOS¹

Unidad de Ecología y Sistemática, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Apartado Aéreo 56710, Santafé de Bogotá, Colombia.

¹*Present address: Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, 25, rue Cuvier, Paris 75005, France.*

Abstract: The phylogenetic relationships of 16 species of lizards of the family Gymnophthalmidae were examined. Osteological and myological characters were explored to discover synapomorphies using at first out-group comparison for character polarization, then the Hennig86 software for obtaining fundamental cladograms (but not general cladograms), and finally Nelson's component analysis for systematic. A second analysis employing PAUP software was used and compared to the first results with Hennig86 and Nelson methodology. 15 synapomorphies and four final cladograms were found with the first analysis, and one cladogram with the second one. Only four character states not homoplastic or reversals were obtained, and no evidence regarding gymnophthalmid monophyly was found.

Key words: Sauria, Gymnophthalmidae, phylogeny, cladistics, osteology, myology.

Resumen: Una nueva aproximación a la filogenia de los lagartos de la familia Gymnophthalmidae (Sauria: Scincomorpha).— Se examinaron las relaciones filogenéticas entre 16 especies de lagartos pertenecientes a la familia Gymnophthalmidae. Con el fin de descubrir las sinapomorfias, se exploraron diferentes caracteres miológicos y osteológicos. Se encontraron 15 sinapomorfias y 4 cladogramas definitivos, utilizando para ello el método de comparación con grupo ajeno, el programa Hennig86 para obtener los cladogramas fundamentales (pero no los generales) y finalmente el análisis de componentes propuesto por Nelson. Luego se utilizó el programa PAUP con el cual se obtuvo tan solo un cladograma. Las dos metodologías se compararon. Tan solo se obtuvieron cuatro sinapomorfias, lo que no es evidencia para considerar la familia Gymnophthalmidae como un grupo monofilético.

Palabras clave: Sauria, Gymnophthalmidae, filogenia, cladística, osteología, miología.

INTRODUCTION

Members of the family Gymnophthalmidae are Neotropical lizards distributed in tropical and subtropical areas of the New World, reaching montane altitudinal zones in the Andes of Peru, Ecuador, and Colombia. Extensive concentrations of these species are found among the valleys of the Northern inter-Andean region and of western Amazonian basin, and in the Venezuelan and Guiana Highlands (PRESCH, 1980).

A total of 25 gymnophthalmid genera have been recognized, 17 of which occur in Colombia (AYALA, 1986). Colombian Gymnophthalmidae lizards are distributed in the Cordillera Oriental, Magdalena Valley, Amazon Basin, Sierra Nevada de Santa Marta, Gorgona Island, Darien region, Eastern Llanos, Andean zone, Caribbean zone and the Choco region (AYALA, 1986).

The phylogenetic relationship within the family Gymnophthalmidae have been assessed since not long time ago because of its existence as an independent family separated from the family Teiidae was proposed by PRESCH only in 1983.

BOULENGER (1886-1887) splits the family Teiidae in four groups based upon the nasal scales: Group I: anterior nasal plates not separated by the fronto-nasal; Group II: nasal plates widely separated by one or two fronto-nasals; Group III: nostril pierced between the nasal and the first labial, and Group IV: nasal plates widely separated by a frontonasal and the ear exposed. Species known as macroteiids belong to the first and third Groups, and those ones known as microteiids, to the second and four Groups.

Although the subdivision in macro and microteiids was proposed by RUIBAL (1952) in reviewing Southamerican teiids, the first work in which it was proposed to divide the family Teiidae at some hierarchical and formal level, comes from MACLEAN (1974) who suggested the family Teiidae maybe actually was two families. However, he assigned the subfamilial level (and subfamilial names) to the microteiids and to the macroteiids: Gymnophthalminae and Teiinae respectively.

The idea to split the family Teiidae in two families was given by PRESCH (1983); this author proposed to name Gymnophthalmidae to MacLean's Gymnophthalminae, and Teii-

dae to MacLean's *Teiinae*.

Among the most important revisions about *Gymnophthalmidae* genera and species (but without a phylogenetic analysis, and based basically upon external characters) are those by UZZELL (1966, 1969, 1970), UZZELL & BARRY (1971), DIXON (1973, 1974), OFTEDAL (1974), RUEDA (1985), KIZIRIAN & COLOMA (1991), HARRIS (1994), and ESTES *et al.* (1988), who found 12 synapomorphies diagnosing the family *Gymnophthalmidae*; however they claimed that "... additional study of this taxon is needed" (p. 256).

Consequently, owing to MACLEAN (1974), PRESCH (1980), and ESTES *et al.* (1988) studies are the most important works elaborated for setting up the actual status and diagnosis of the family *Gymnophthalmidae*, the aim of this study is to enlarge these previous researchs in order either to find new synapomorphies, and/or to give new proposals, or to confirm their hypotheses.

MATERIALS AND METHODS

Examined were the neck, throat and head muscles, which were stained according to BOCK & SHEAR (1972), and the skull and axial osteology, which were stained and cleared according to DINGERKUS & ULHER (1977). The nomenclature of bones and muscles is that proposed by OELRICH (1956). Systematic analysis was based on the cladistic methodologies proposed by Hennig (1966). Out-group comparison (WATROUS & WHEELER, 1981) and Nelson's cladistic analysis (NELSON, 1979) were used as the two basic phylogenetic methods. The Hennig86 program (FARRIS, 1988) was used to analyze the data set, then the basic data matrix containing only synapomorphies obtained from sixty characters was developed; fundamental cladograms were obtained in utilizing the out-groups with all zeros.

I used binary characters and the presence of characters (because I considered the absence of these as without phylogenetic information): when one character state is occurring in the out-groups and in the in-group, this state is considered plesiomorphic, and the alternative state is assumed to be apomorphic. If both states occur in out-groups and also the in-group, we cannot polarize them.

In the present study I used two methodologies: the first one is that of NELSON (1979). According to his terminology, each cladogram

obtained after out-group analysis is called a fundamental cladogram, where the components can be identified. Each component is numbered in each cladogram; if in different cladograms the same taxa are found to form a cladistic component, this is given the same number. Then, replicated components (those appearing two or more times among all cladograms) are determined.

NELSON (1979) recognized four categories of components: (1) replicates; (2) components non-combinable with replicates; (3) components combinable with replicates and with each other; (4) components individually combinable with replicates, but not with each other. Only categories (1) and (3) may be combined in a general cladogram.

Therefore, only replicated components and components combinable with replicates and with each other were used to search a single general cladogram containing the unique hypothesis of relationships among these *gymnophthalmid* species. For a better visualization of the topologies, a Venn's diagram for each of the final cladograms was built.

The final cladogram(s) achieved by Nelson methodology (1979) were rearranged by hand from original fundamental cladograms which in turn were obtained from Hennig86 (FARRIS 1988). This procedure was necessary because the fundamental cladograms appeared fully resolved (Figures 16-19) (or almost resolved), but in fact were not. On the fundamental cladograms the same character state is used for producing dichotomies, thus the cladograms obtained have more polytomies than the original ones, and these were discovered after doing a redistribution of characters. This situation is attained since, although Hennig86 accepts polytomies, it demonstrates little attention to zero length branches (LORENZEN, 1992).

The second methodology was employing PAUP 3.1.1. (SWOFFORD, 1993). In this case I used the ACCTRAN optimization and the successive weighting approach, to obtain at last a strict consensus cladogram.

The abbreviations of Museums are following LEVITON *et al.* (1985), except JMH: UV: Universidad del Valle (Cali, Colombia); ICNMNHN: Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural, Universidad Nacional de Colombia (Bogotá, Colombia); IND-R: INDERENA (Bogotá, Colombia); MLS: Museo del Instituto de La Salle (Bogotá, Colombia); CSJ: Colegio de San José (Me-

dellín, Colombia); JMH: Julio Mario Hoyos-Museo de la Universidad Javeriana (Bogotá, Colombia); IV: Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela).

Specimens were categorized as belonging to an in-group or an out-group, as follows:

In-group (16 taxa): *Anadia bitaeniata* (IV 0582, 2427, 4796), *Anadia bogotensis* (ICN 2178, 2987; JMH 174, MLS 824, 849), *Anadia pamplonensis* (MLS 33), *Bachia bicolor* (IND-R 2021; MLS 1139, 1148), *Echinosaura horrida* (CSJ 1054, 1055), *Gymnophthalmus speciosus* (IND-R 3136; IV 4735), *Leposoma rugiceps* (ICN 637; IND-R 1171), *Leposoma southi* (UVC 5168, 8990, 8993), *Neusticurus ecleopus* (IND-R 0631, 2921; IV 0592), *Pholidobolus montium* (ICN 5603, 5609), *Prionodactylus argulus* (CSJ 106, 563; IND-R 0227, 4171), *Prionodactylus vertebralis* (UV 272, 276, 5178, 5181, 8234; ICN 5708, 5719; IND-R 1550, 3950, 3954), *Proctoporus simoterus* (CSJ 1047), *Proctoporus striatus* (ICN 2372, 2373, 2543; IND-R 1500, 2177, 3582; JMH 794), *Ptychoglossus stenolepis* (UV-C 7761), and *Tretioscincus bifasciatus* (ICN 5588; IND-R 1540).

Out-groups (four taxa): *Ameiva ameiva* (Teiidae) (ICN 4668, 4735), *Cnemidophorus lemniscatus* (Teiidae) (ICN 5536, 5538, 5546, 5548, 5551), *Kentropyx striatus* (Teiidae) (IV 3505, 3609) and *Mabuya bistrata* (Scincidae) (ICN 2400, 4322, 4325; MLS 189).

Pholidobolus montium and *A. bitaeniata* have not been reported in Colombia, but their presence is supposed because they have been reported in Ecuador and Venezuela respectively (F. Castro & J.V. Rueda, pers. comm.).

RESULTS

Sixty characters were recognized, but only fifteen brought phylogenetic information as putative synapomorphies (Table 1). In what follows, plesiomorphic (0) and apomorphic (1) character states are presented after out-group analysis:

- I State 0: Mandibulohyoideus I muscle overlaps partially the pterygomandibularis muscle.
State 1: Mandibulohyoideus I muscle overlaps the entire pterygomandibularis muscle (Figure 5).
- II State 0: Mandibulohyoideus muscle I and intermandibularis anterioris muscle are interwaved.
State 1: Mandibulohyoideus muscle I and

intermandibularis anterioris muscle are not interwaved (Figure 6).

- III State 0: Depressor mandibularis muscle arises from the dorsolateral end of parietal bones (supratemporal processes).
State 1: Depressor mandibularis muscle arises from posterior edges of parietal bones, adjacent to the origin of m. spinus dorsii (Figure 1).
- IV State 0: Depressor mandibularis muscle arises laterally to spinus dorsii muscle.
State 1: Depressor mandibularis muscle arises dorsally to spinus dorsii muscle (Figure 2).
- V. State 0: Temporal fascia transparent.
State 1: Temporal fascia pigmented (Figure 7).
- VI. State 0: Omohyoideus muscle arises from the ceratobranchial I juxtaposing to mandibulohyoideus I muscle.
State 1: Omohyoideus muscle arises from ceratobranchial I overlapping to mandibulohyoideus I muscle (Figure 8).
- VII. State 0: Posterior end of premaxillar bone conical and regular.
State 1: Posterior end of premaxillar bone concave and irregular (Figure 9).
- VIII. State 0: Simple posterior end of postfrontal bone.
State 1: Multiple posterior end of postfrontal bone (Figure 10).
- IX. State 0: Squamosal bone articulated into the foramen of the quadrate cephalic condyle.
State 1: Squamosal bone articulated posteriorly to the foramen of the quadrate cephalic condyle (Figure 11).
- X. State 0: Internal and ventral border of maxillar bone right.
State 1: Internal and ventral border of maxillar bone with a subterminal invagination (Figure 3).
- XI. State 0: Distal joint of maxillar bone articulated with the ectopterygoid and jugal bones.
State 1: Distal joint of maxillar bone articulated only with the ectopterygoid bone (Figure 12).
- XII. State 0: Maxillo-palatine joint juxtaposed.
State 1: Maxillo-palatine joint overlapped (Figure 13).
The palatine is dorsally juxtaposed to maxillar, without ever being ventrally. This character is not reported by MACLEAN (1974) and PRESCH (1980).

Table 1: Distribution of characters and character states. Roman numbers correspond to characters (see text). Arabic numbers represent taxa (see below):

Tabla 1: Distribución de caracteres y estados de carácter. Los números romanos corresponden a los caracteres (ver texto). Los números arábigos representan los taxa:

1. *Prionodactylus vertebralis*; 2. *Proctoporus striatus*; 3. *Anadia bogotensis*; 4. *Neusticurus ecleopus*; 5. *Prionodactylus argulus*; 6. *Tretioscincus bifasciatus*; 7. *Leposoma southi*; 8. *L. rugiceps*; 9. *Echinosaura horrida*; 10. *Bachia bicolor*; 11. *Anadia pamplonensis*; 12. *Proctoporus simoterus*; 13. *Ptychoglossus stenolepis*; 14. *Pholidobolus montium*; 15. *Anadia bitaeniata*; 16. *Gymnophthalmus speciosus*; 0: primitive state; 1: derived state; GA: outgroups.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	GA
I	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
II	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
III	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
IV	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
V	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
VI	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0
VII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
VIII	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
IX	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
X	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0
XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
XII	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
XIII	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
XIV	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0
XV	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0

XIII. State 0: First ceratobranchial with lateral angulation more than 90 degrees.

State 1: First ceratobranchial with lateral angulation of 90 degrees (Figure 14).

XIV. State 0: Dentary bone with multiple outer and posterior joint processes.

State 1: Dentary bone with a single outer and posterior joint process (Figure 15).

XV. State 0: Splenial bone arises on the proximal end of dentary bone.

State 1: Splenial bone arises on the distal end of dentary bone, near the alveolar foramen (Figure 4).

The distribution of the character states for these 15 characters among the taxa examined is presented in Table 1.

Nelson methodology and Hennig86 analysis.

44 fundamental cladograms (Length: 32; CI: 0.46; RI: 0.79) more parsimonious were obtained from Hennig86 analysis (in utilising the "ie"-entry), from which nineteen components were obtained (each one being different as a whole) (Table 2) but only ten were repeated to build final cladograms (four final cladograms), those that were consistent and

not contradictories.

No single cladogram (from four final) was given priority because each one was considered as a relationship hypothesis to be falsified.

PAUP analysis

In employing heuristic subprogram of PAUP 3.1 (SWOFFORD, 1993), I obtained the same 44 cladograms a L= 32 and a CI= 0.469. With the successive weighting approach and the ACCTRAN optimization, 20 cladograms were found with a L of 15249 and a CI of 0.628. Based upon these 20 cladograms, a strict consensus tree was obtained (Figure 24).

General comparison of cladograms

As a matter of fact, the hypothesis went from PAUP analysis is almost the same proposed from Nelson methodology and Hennig86 analysis.

In comparing strictly species relationships, we see a strong resemblance between the four general cladograms and the strict consensus tree. However, while in the strict consensus cladogram taxa PV, PS, AB, PL, PM and AN

Table 2: Composition of components: left numbers: components; middle numbers: taxa (referred to the table 1); right numbers: repetition of the component.

Tabla 2: Composición de los componentes: números de la izquierda: componentes; números del medio: taxa (referirse a la tabla 1); números de la derecha: repetición del componente.

Component	Taxa	Replication
1	1-16	20
2	13, 16	44
3	7,8,10	44
4	1,2,3,4,5,9,11,12,14,15	44
5	1,2,3,4,5,11,12,14,15	44
6	1,2,3,5,11,12,14,15	44
7	1,2,3,11,12,14,15	42
8	1,2,3,12,14,15	44
9	2,3,12,14,15	9
10	3,14,15	7
11	3,15	11
12	8,10	22
13	6,13,16	21
14	1,2,12	15
15	1,2,12,14	20
16	1-16	22
17	1,2,12,14,15	13
18	2,12	29
19	2,12,1	23

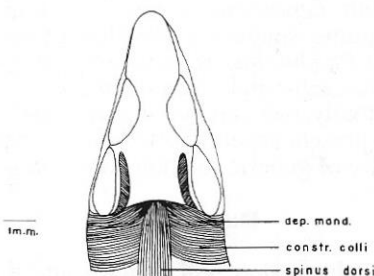


Figure 1.- *Anadia pamplonensis* (MLS-33). Dorsal view of the superficial neck musculature.

Figura 1.- *Anadia pamplonensis* (MLS-33). Vista dorsal de la musculatura superficial del cuello.

form a polytomic monophyletic group, in the four general cladograms their relationships are different but constructing a monophyletic group also defined by the character state IV(1). At the same time, this taxon is always divided in two polytomic groups defined by the character states IV(1) and XIII(1) or V(1) each one.

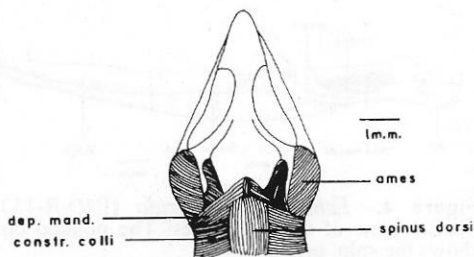


Figure 2.- *Proctoporus striatus* (JMH-794). Dorsal view of the superficial neck musculature.

Figura 2.- *Proctoporus striatus* (JMH-794). Vista dorsal de la musculatura superficial del cuello.

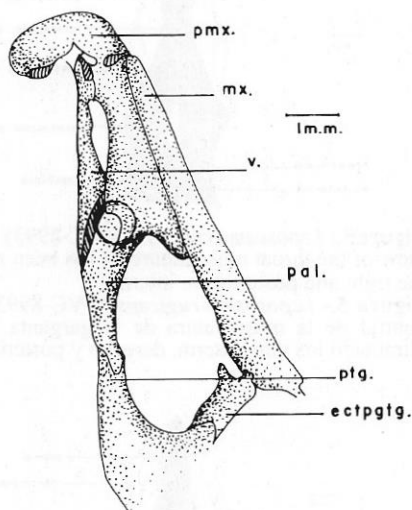


Figure 3.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-C-8234). Ventral view (palatal zone) of the skull bones. The pointed circle shows the subterminal invagination of the maxilla.

Figura 3.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-C-8234). Vista ventral (zona palatal) de los huesos del cráneo. El círculo punteado muestra la invaginación subterminal de la maxila.

In the other part of the cladograms the relationships among AP, PA, NE and EH are the same for both analysis, but those ones among the other taxa change a little. It is worthy to note the relationship between *Leposoma* species and *Bachia bicolor*. In the four general cladograms there is always a sister group relationship between *Leposoma rugiceps* and *Bachia bicolor*, while in the consensus cladogram this relation is within *Leposoma* species.

Concerning the relationship between this

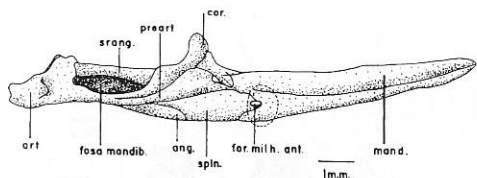


Figure 4.- *Echinosauro horrida* (IND-R-1533). Medial view of the jaw bones. The pointed circle shows the spln. origin.

Figura 4.- *Echinosauro horrida* (IND-R-1533). Vista medial de los huesos de la mandíbula. El círculo punteado muestra el origen del spln.

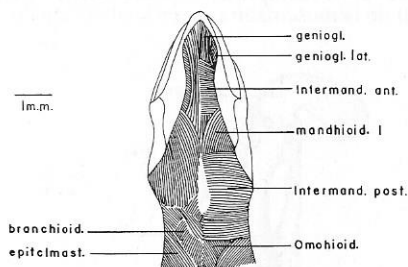


Figure 5.- *Leposoma rugiceps* (UVC-8993). Ventral view of the throat musculature. It has been removed the right and posterior m. interm.

Figura 5.- *Leposoma rugiceps* (UVC-8993). Vista ventral de la musculatura de la garganta. Se han eliminado los mm. interm. derecho y posterior.

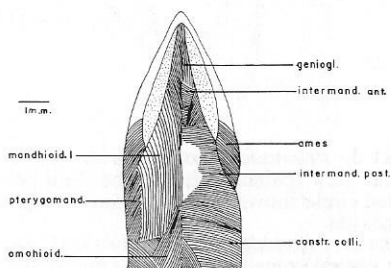


Figure 6.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-272). Ventral view of the throat musculature. It has been removed the left m. mandhioid I.

Figura 6.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-272). Vista ventral de la musculatura de la garganta. Ha sido eliminado el m. mandhioid. I izquierdo.

group with TB, PT and GS, the only difference is that in the general cladograms this six taxa conform a polytomic group, but in the consensus tree each group (LS+LR+BB and TB+TP+GS) form a polytomic clade.

Based in the fact that consensus cladogram is employed to assess ambiguous systematic

relationship and not as a phylogenetic hypothesis, since it is not a character distribution scheme, but indicates common and unshared components (ANDERBERG & TEHLER, 1990), my results and discussion will be based upon the four general cladograms.

Character states III(1), IV(1), X(1) and XV(1) were the only ones no homoplastic in the four general cladograms.

The character state IV(1) is a synapomorphy for the group composed by the genus *Proctoporus*, and the species *Anadia bitaeniata*, *A. bogotensis*, *Pholidobolus montium* and *Prionodactylus vertebralis*. The character state III(1) is a synapomorphy for the group comprising the species cited above more *Anadia pamplonensis* and *Prionodactylus argulus*. The character states X(1) and XV(1) are synapomorphies for species named above and *Neusticurus ecpleopus* and *Echinosauro horrida*.

The four final cladograms (figs. 20 to 23) show that intrageneric synapomorphies were not obtained. These cladograms reveal that are not the relationships among *Anadia*, *Proctoporus*, and *Prionodactylus* species at the first hand clear, and the same is true between *Leposoma* species at the second hand. This last case is different, because in the four cladograms we can find a sister relationship between *L. rugiceps* and *Bachia bicolor*, but not with *Leposoma southi*. The four final cladograms suggest a possible relationship among *Ptychoglossus stenolepis*, *Tretioscincus bifasciatus* and *Gymnophthalmus speciosus*. Finally, we can see that all final cladograms present several polytomies, leaving the majority of generic relationships unresolved.

DISCUSSION

This discussion will at the same time be focused upon both the methodology and the results; this type of analysis will be essential for a better understanding of our results.

Characters

MACLEAN (1974), PRESCH (1980), ESTES *et al.* (1988), and RIEPPEL (1980) discussed some characters and character states also recognized in this study. Here, a comparative approach between their results and those of this work, basically in relation with characters reported here and with some or all of these authors is given.

The character state I(1) is present in the two

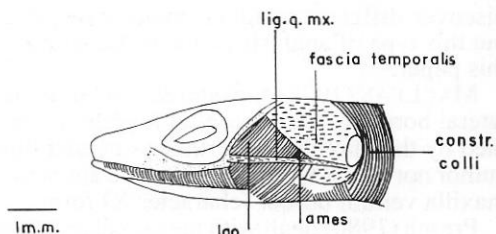


Figure 7.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-C-5181). Lateral view showing the adductor jaw musculature.
Figura 7.- *Leposoma rugiceps* (UVC-8993). Vista lateral mostrando la musculatura aductora de la mandíbula

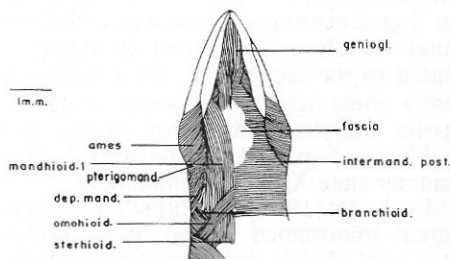


Figure 8.- *Prionodactylus argulus* (CSJ-563). Superficial and deep ventral views of the throat musculature. It has been removed the right m. intermand. post.

Figura 8.- *Prionodactylus argulus* (CSJ-563). Vistas superficial y profunda de la región ventral de la musculatura de la garganta. Ha sido eliminado el m. intermand. post. derecho.

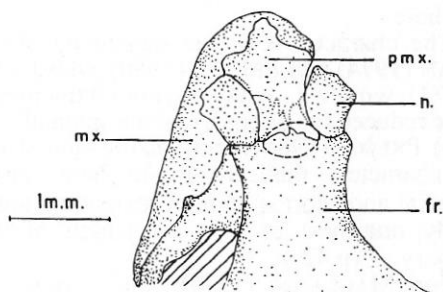


Figure 9.- *Bachia bicolor* (IND-R-2021). Dorsolateral view of skull bones. The pointed circle shows the pmx.

Figura 9.- *Bachia bicolor* (IND-R-2021). Vista dorsolateral de los huesos del cráneo. El círculo punteado muestra el pmx.

species of *Leposoma*, and the state I(0) is present in all other species. Possibly an association exists between this character and the

length of the mandible; however, an analysis of independence/dependence of characters was not tested. Neither MACLEAN (1974) nor PRESCH (1980) used this relation. It is important to remark that PRESCH (1980) applied the criterion of presence-absence for hyoidean musculature.

Character state II(0) is present in the out-group (and the II(I) in the species of the in-group) and in only one species of the in-group (*Neusticurus ecleopus*). The evidence is clear: these states of characters are independent of size or arrangement of the adjacent muscles like mm. mandibulohyoideus I or genioglossus.

It is remarkable to see a relation at the level of the characters III and IV, i.e. between the mandibular and epaxial musculatures as putative synapomorphies; this connection had not been established by MACLEAN (1974) and PRESCH (1980). Furthermore, we can note that the character III is found in the three species of *Anadia*, and the character IV in *Proctoporus* species.

Although RIEPPEL (1980) carried out a work about the trigeminal jaw adductor musculature (including fascias and tendons) in *Tupinambis*, indicating some relationships among Teiidae species, he did not treat the character V (fascia temporal) as a source of apomorphies. This fascia covers partially the m. levator anguli oris (lao), but if that is pigmented, it is necessary to raise it if we can see the other part of this muscle.

Regarding the m. omohyoideus (character VI), MACLEAN (1974:173) gave a brief description: "...these paired muscle are always apposed along the midline...". He identified only one state, probably the character state VI(0).

MACLEAN (1974) did not describe the postfrontal bone (character VIII). PRESCH (1980) related it with the postorbital bone. My results agree with Presch in considering that these two bones are fused in *Ptychoglossus*, but it was found such fusion also in *Cnemidophorus lemniscatus*, *Ameiva ameiva* and *Kentropyx striatus*.

Though MACLEAN (1974) did some reference to the relation between the squamosal and the foramen of the quadrate cephalic condyle (character IX), it was at the morphofunctional level (peg and notch articulation) and not as a character with systematic value. We can find both states of this character and, at the same time, we could

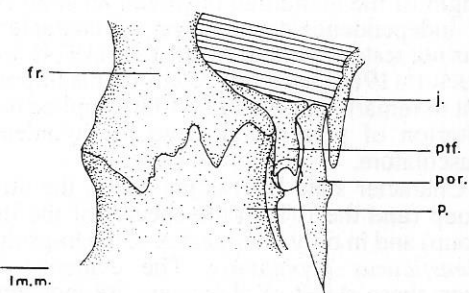


Figure 10.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-C-8234). Posterodorsal view of skull bones. The pointed circle shows multiple process of the ptf. bone.

Figura 10.- *Prionodactylus vertebralis* (UV-C-8234). Vista posterodorsal de los huesos del cráneo. El círculo punteado muestra los procesos múltiples del hueso ptf.

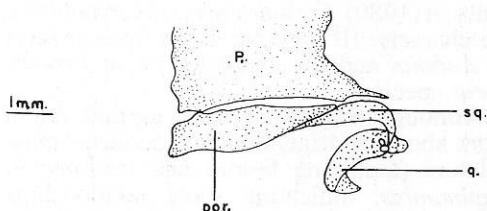


Figure 11.- *Leposoma southi* (UV-C-8993). Detail of the posterodorsal view of skull bones. Pointed circle shows the sq. and q. articulation.

Figura 11.- *Leposoma southi* (UV-C-8993). Detalle de la vista posterodorsal de los huesos del cráneo. El círculo punteado muestra la articulación entre los huesos sq. y q.

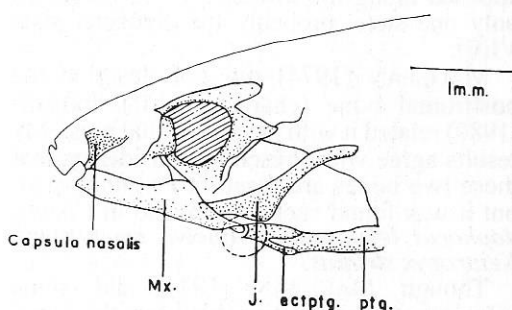


Figure 12.- *Bachia bicolor* (IND-R-2021). Lateral view of the skull bones. The pointed circle shows the mx. and ectptg. articulation.

Figura 12.- *Bachia bicolor* (IND-R-2021). Vista lateral de los huesos del cráneo. El círculo punteado muestra la articulación entre los huesos mx. y ectptg.

discover different quadrate rotation degrees, but this type of analysis is out of the scope of this paper.

MACLEAN (1974) considered that the entire lateral border of the suborbital fenestra is formed by the maxilla. Nevertheless neither this author nor PRESCH (1980) discussed about the maxilla ventral border (character X) form.

Presch (1980) dealt with the maxillary bone in connection with the vomer and palatine bones and their role involved in constraining and removing the fenestra exochoanalis, and the interrelation with the inferior orbital foramen too.

MACLEAN (1974) concluded that the condition "jugal, ectopterygoid and maxilla loosely bound" is almost universal in lizards. He alluded to the fact that "...the ectopterygoid merely abuts against the posterior tip of the maxilla and the ventralmost surface of the jugal bone..." (p.188), i. e. he agreed with the character state XI(0) presented here.

MACLEAN (1974) and PRESCH (1980) gave a great importance to the hyoid skeleton. MACLEAN (1974) did a brief description of the first ceratobranchial that is similar to character state XIII(1), and PRESCH (1980) paid attention to the absence or presence of the second ceratobranchial. Nevertheless, ESTES *et al.* (1988), considered the ceratobranchial lateral angulation as a synapomorphy ("First ceratobranchial with strong lateral angulation" (p. 217)), but they remarked that "...this character should be critically examined" as it was did here.

The character XV was treated by MACLEAN (1974) and PRESCH (1980). MACLEAN (1974) wrote: "...many Gymnophthalminae have reduced the exposure of the splenial" (p. 188). PRESCH (1980) identified the same states of characters that are found here (large splenial and short splenial "...extending anteriorly one-third or less the length of the dentary..." (p.42)).

For MACLEAN (1974), the hyoglossus muscle inserts medially on first ceratobranchial in Gymnophthalminae, but I found here this character state in all examined species. This is the only muscular character state used by MACLEAN (1974) but, based upon his results, this is a plesiomorphy because the derived state is present in his Teiinae taxon (except in *Callopistes*). For PRESCH (1980), characters and character states derived from hyoid musculature are reduced to the presence or absence of the genioglossus and branchio-

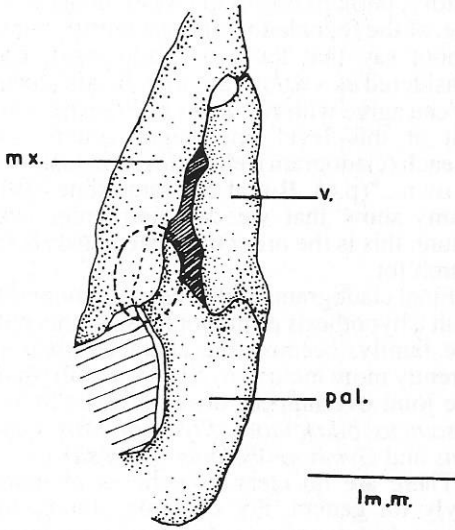


Figure 13.- *Bachia bicolor* (IND-R 2021). Ventral view of skull bones. The pointed circle shows the pal. overlapped to the mx. bone.

Figura 13.- *Bachia bicolor* (IND-R 2021). Vista ventral de los huesos del cráneo. El círculo punteado muestra el hueso pal. superpuesto al mx.

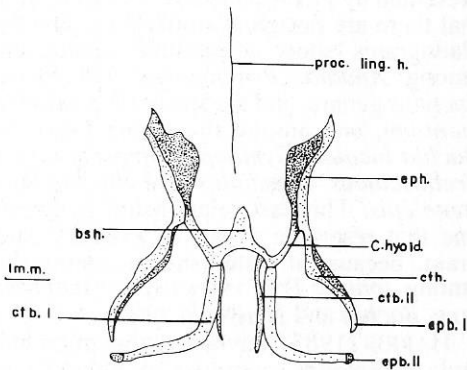


Figure 14.- *Leposoma southi* (UV-C-8993). Hyobranchial skeleton. ctb. I in 90°.

Figura 14.- *Leposoma southi* (UV-C-8993). Esqueleto hiobranquial. El ctb. I con un ángulo de 90°.

hyoideus muscles, for which he took the data from MACLEAN (1974).

For MACLEAN (1974), lacrimal and prefrontal bones are fused in all species of Gymnophthalminae examined. Nevertheless in my study this character was found in some species, and the other one (lacrimal-prefrontal separated) in some others (see Table 1). Yet,

the definition of this character state is ambiguous because PRESCH (1980) called it as "lacrimal bone present or absent", and we can not follow this interpretation owing to the absence of embryological studies in this family to resolve this difficulty. Since character absences are not used here, this character state is not applied in the final analysis.

MACLEAN (1974) identified the frontoparietal articulation as a straight line in Teiinae, and as a irregular line (not straight line) in Gymnophthalminae, and referred to this one as a derived state, these two character states existing in both Teiidae and Gymnophthalmidae were noticed here.

MACLEAN (1974) used the character state "jugal and posfrontal not in contact" as a constituent of his Gymnophthalminae diagnoses, but again here I observed within in- and out-group species. In fact, this character state and the other one ("jugal and posfrontal in contact") are present in all species.

These results and those of PRESCH (1980) coincide in recognizing the fusion of posfrontal and posorbital bones in *PtychoGLOSSUS*. However, this character state was found in all our species of Teiidae, thus is not informative.

There are disagreement between MACLEAN (1974) and PRESCH (1980) observations in relation with the temporal fenestra. Furthermore, there are differences between both of them and my own examination. I agree with them in distinguishing this character state "supratemporal (or temporal) fenestra roofed over" in a few gymnophthamids, but I disagree considering which species (and genera) show this character state. It has been found in two in-group species (*Leposoma southi* and *L. rugiceps*) and one outgroup species (*Mabuya bistrata*); the other one ("supratemporal -or temporal- fenestra open") is found in all other species.

Concerning the first ceratobranchial, ESTES *et al.* (1988) used its angulation in the Gymnophthalmidae diagnosis. This character state is poorly defined by ESTES *et al.* (1988), because they considered it as "first ceratobranchial with strong lateral angulation", without clarifying the word "strong".

The structure called the anterior process of the basihyal (MACLEAN, 1974) or glossohyal element of hyoid apparatus (PRESCH, 1980) can be found detached or tied to the basihyal. For the first author this element is separated of the basihyal, but for the second one there are

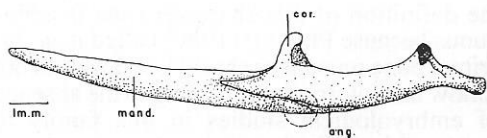


Figure 15.- *Echinosauro horrida* (IND-R-1533). Lateral view of the jaw bones. The pointed circle show the mand. posterior articulation.

Figura 15.- *Echinosauro horrida* (IND-R-1533). Vista lateral de los huesos de la mandíbula. El círculo punteado muestra la articulación mandibular posterior.

species in which the glossohyal is attached to the basihyal. Both states in in- and outgroups were recognised here.

The large splenial bone was identified as a derived state by MACLEAN (1974), but as a primitive state by PRESCH (1980) and in the present work, but Presch recognized this character state only in the genus *Heterodactylus*, while I found another distribution (see table I). However, MacLean used this state for diagnosing Gymnophthalminae i. e., he used primitive characters to divide the family Teiidae in two subfamilies.

Therefore, the diagnoses given by MACLEAN (1974) and PRESCH (1980) for Gymnophthalminae, and by ESTES *et al.* (1988) for the Gymnophthalmidae are very vague, in considering characters that are common to their studies and mine. No one of these authors found a synapomorphy to accept the hypothesis of the monophyly of Gymnophthalminae or Gymnophthalmidae.

Finally, it is important to state that there are not any consideration about characters states VII (1) (Figure 9), XII (1) (Figure 13) and XIV (1) (Figure 15) in the referred literature.

Cladograms

The four final cladograms (figs. 20-23) (derived from those presented in the figures 16-19) bring about the first "shock" with NELSON (1979) point of view; for him, the objective of cladistic synthesis is a single general cladogram, but in utilizing his methodology in this research, step by step, these four cladograms are the best approach to the gymnophthalmid phylogeny, in the sense that these cladograms fulfill the two conditions (relative to categories of components) given by NELSON (1979) to obtain a general cladogram: the existence of replicates, and components combinable with replicates and with each other.

These cladograms altogether can tell part of the history, maybe the gymnophthalmid true

history; perhaps one of the four cladograms is true, or the four cladograms are untrue, but we cannot say that the four cladograms, each considered as a whole, are true. In this context we can agree with NELSON (1979) in the sense that at this level one might assume that "...each (cladogram) tells a different history of its own..." (p.6). But at the same time cladograms show that we can find order upon nature, this is the order the systematist should search for.

Final cladograms show that we cannot establish a hypothesis of monophyly for this putative family, because the character state apparently more inclusive (XII(1): maxillo-palatine joint overlapped) does not exist in *Tretioscincus bifasciatus*, *Ptychoglossus stenolepis* and *Gymnophthalmus speciosus*.

There are no clear hypotheses of monophyly for genera. For example, *Anadia* and *Prionodactylus* species do not set up as monophyletic taxa, while *Proctoporus* species seem to form a monophyletic taxon. The same reasoning can be applied to the genus *Leposoma*, since it constitutes a monophyletic group with *Bachia bicolor*, but not within the genus called *Leposoma sensu stricto*.

In comparing these hypotheses with that presented by PRESCH (1980), we can establish that there are not great similarities. The final cladograms show a possible relationships among *Anadia*, *Proctoporus* and *Prionodactylus* genera, and the species *Pholidobolus montium*, and among the genus *Leposoma*, *Bachia bicolor*, *Gymnophthalmus speciosus*, *Tretioscincus bifasciatus* and *Ptychoglossus stenolepis*. This last relationship is the only one that resemble a part of Presch's cladogram, because it establishes a relationships among *Iphisa*, *Tretioscincus*, *Gymnophthalmus*, *Bachia* and *Heterodactylus*.

HARRIS (1985), advocated that microteiids and macroteiids comprise a monophyletic taxon (Teiidae) because the most part of their species, but those belonging to the genus *Bachia*, have the infralingual plicae on the lower surface of the central shaft of the tongue. However the genus *Bachia* comprises at least 15 species (DIXON, 1973) and we cannot neglect this evidence to take this character as a synapomorphy for the microteiids and macroteiids.

It is not possible to build a classification in grouping these species because it was obtained four different hypotheses and to try to do it could imply a phenetic, and not a phyloge-

netic, decision.

Based upon this methodological approach and the biological interpretation from these four cladograms, we cannot select anyone as the better hypothesis, because we do not have biological elements to do so.

CONCLUSIONS.

The present study disagrees with MACLEAN (1974) and PRESCH (1980) as for characters and characters states that have been used by them in diagnosing the subfamily Gymnophthalminae or the family Gymnophthalmidae.

This work suggests a new reappraisal to gymnophthalmid relationships in contrast to MACLEAN (1974), PRESCH (1980) and ESTES *et al.* (1988) hypotheses. New character states are critically examined, mainly to the level of jaw and neck musculature.

We can conclude that monophyly of Gymnophthalmidae remains without corroboration, in the same manner as have been stated by HARRIS (1985), but we cannot say that the previous hypotheses have been falsified, only that we have added new evidence for revealing the true status of these groups of species, and that we need new data for this.

Acknowledgments

I am grateful to J. V. Rueda (INDERENA, Bogotá, Colombia), Dr. J.D. Lynch (University of Nebraska, Lincoln, U.S.A.), and Dr. F. Castro (Universidad del Valle, Cali, Colombia), for helpful suggestions. To H. Casallas (Universidad de La Salle, Bogotá, Colombia), Dr. F. Castro, Hermano Zamudio (Colegio San José, Medellín, Colombia), Dr. J. Péfaur (Universidad de los Andes de Mérida, Mérida, Venezuela), O. Castaño (Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia) and J. V. Rueda for the loan of specimens under their care. Also to V. Barriel (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), and I. Ineich (Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris) for their commentaries and revision of the English, and especially to Dr. A. Dubois (Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris) for his helpful and his encouragement.

REFERENCES

ANDERBERGH, A. & THEHLER, A. (1990):

- Consensus trees, a necessity in taxonomic practice. *Cladistics*, 6: 399-402.
- AYALA, S. C. (1986): Saurios de Colombia: Lista actualizada, y distribución de los ejemplares colombianos en los museos. *Caldasia*, 15(71-75): 555-575.
- BOCK, W. J. & SHEAR, C. R. (1972): A staining method for gross dissection of vertebrate muscle. *Anat. Anz.*, 130: 222-227.
- BOULENGER, G. A. (1885): *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)*. Vol. II, Second Edition. London, 497 pp.
- DINGERKUS, G. & UHLER, L. D. (1977): Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Tech.*, 52(4): 229-232.
- DIXON, J. R. (1973): Systematic review of the teiid lizard genus *Bachia* with remarks on *Heterodactylus* and *Anotosaura*. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.*, 57: 1-47.
- DIXON, J. R. (1974): Systematic review of the microteiid genus *Iphisa*. *Herpetologica*, 30: 133-139.
- ESTES, R., DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. (1988): Phylogenetic Relationships within Squamata. pp. 119-258. In: ESTES, R. & G. PREGILL (eds.), *Phylogenetic Relationships of Lizard Families. Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford, California.
- FARRIS, J. S. (1988): Hennig86 version 1.5 manual; software and MSDOS program.
- HARRIS, D. M. (1985): Infralingual plicae: support for Boulenger's Teiidae (Sauria). *Copeia*, 3: 560-565.
- HARRIS, D. M. (1994): Review of the teiid lizard genus *Ptychoglossus*. *Herp. Mon.*, 8: 226-275.
- HENNIG, W. (1968): *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Chicago. 263 pp.
- KIZIRIAN, D. A. & COLOMA, L. A. (1991): A new species of *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Ecuador. *Herpetologica*, 47(4): 420-429.
- LEVITON, A. E., GIBBS, R. H., JR., HEAL, E. & DAWSON, C. E. (1985): Standards in herpetology and ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia*, 4: 802-832.
- LORENZEN, S. (1992): PHYLIP, PAUP, and HENNIG86 need improvement. Introduction to the homology index. *Z. zool. Syst.*

- Evolut.-forsch.*, 30: 249-255.
- MACLEAN, W. P. (1974): Feeding and locomotion mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution. *Papéis Avulsos Zool., S. Paulo.*, 27(15): 179-213.
- NELSON, G. (1979): Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on "Adanson's Familles des plantes" (1763-1764). *Syst. Zool.*, 28: 1-21.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. (1993): On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- OELRICH, T. M. (1956): The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Agamidae). *Misc. Publ. Mus. Zool. U. Mich.*, 94: 1-122.
- OFTEDAL, O. T. (1974): A revision of the genus *Anadia* (Sauria, Teiidae). *Arq. Zool. S. Paulo.*, 25 (4): 203-265.
- PRESCH, W. (1980): Evolutionary history of the South American microteiid lizards. (Teiidae, Gymnophthalminae). *Copeia*, 1: 36-56.
- PRESCH, W. (1983): The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zool. J. Linn. Soc.*, 77: 189-197.
- RIEPEL, O. (1980): The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments of the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 69(1): 1-29.
- RUEDA, J. V. (1985): Acerca de las especies colombianas del género *Ptychoglossus* (Sauria, Gymnophthalmidae) con la descripción de una nueva especie. *Lozania* (Bogotá), 51: 1-11.
- RUIBAL, R. (1952): Revisionary studies of some South American Teiidae. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 106 (11): 475-528.
- SWOFFORD, D. L. (1993): PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- UZZELL, T. (1966): Teiid lizards of the genus *Neusticurus* (Reptilia, Sauria). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 132(5): 277-328.
- UZZELL, T. (1970): Teiid lizards of the genus *Proctoporus* from Bolivia and Peru. *Postilla*, 142: 1-39.
- UZZELL, T. (1973): A revision of the genus *Prionodactylus* with a new genus for *P. leucosticus* and notes on the genus *Euspondylus*. *Postilla*, 159: 1-67.
- UZZELL, T. & BARRY, J. C. 1971. *Leposoma percarinatum*, a unisexual lizard related to *L. guianensis* and *L. ioama*, a new species from Pacific Coastal Colombia (Sauria, Teiidae). *Postilla*, 154: 1-39.
- WATROUS, L. & WHEELER, Q. D. (1981): The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30 (1):

Recibido: 01/09/97

Aceptado: 05/05/98

Appendix 1

List of abbreviations. ames: adductor mandibularis externus superficialis; ang.: angular; art.: articular; branchioid.: branchiohyoideus; bsh.: basihyal; c. hyoid.: cornus hyoideus; cor.: coronoides; ctb. I and II: ceratobranchials I and II; cth.: ceratohyal; dep.mand.: depressor mandibularis; ectptg.: ectopterygoides; epb. I and II: epibranchials I and II; eph.:epihyal; epitclmast.: episternocleidomastoideus; for. milh.ant.: foramen milohyoideus anterioris; fossa mandib.: fosa mandibularis; fr.: frontal; geniogl.: genioglossus; geniogl.lat.: genioglossus lateralis; intermand.ant.: intermandibularis anterioris; intermand. post.: intermandibularis posterioris; j.: jugal; lao: levator anguli oris; lig.q.mx.: quadratomaxillar ligament; mandhioid. I,II and III: mandibulohyoideus I, II and III; mand.: mandibular; mx.: maxillar; n.: nasal; omohioid.: omohyoideus; p.: parietal; pal.: palatine; pmx.: premaxillar; por.: postorbital; proc. ling.h.: processus lingualis hyoideus; ptg.: pterygoid; pterygomand.: pterygomandibularis; ptf.: postfrontal; q.: quadrate; spln.: splenial; spinus dorsii; sq.: squamosal; srang.: surangular; sterhioid: sternohyoideus; v.: vomer.

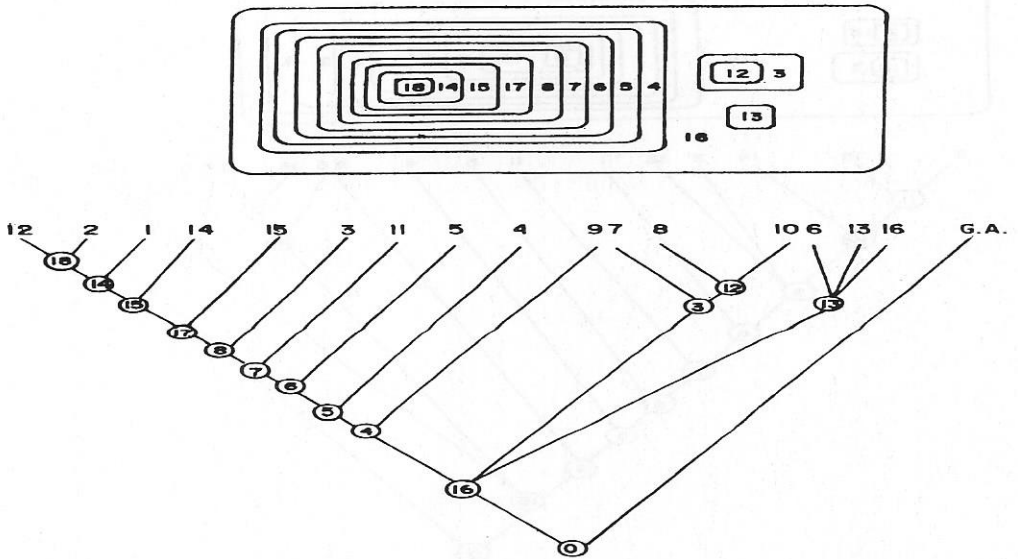


Figure 16.- Final cladogram 1, and Venn's diagram, showing components before the actual distribution of characters. G.A.: outgroups. Numbers of taxa are in table 1, and numbers of components are in table 2.

Figura 16.- Cladograma final 1, y diagrama de Venn, mostrando los componentes antes de la distribución real de los caracteres. G.A.: Grupos Ajenos. Números de los taxa en la tabla 1, y números de los componentes en la tabla 2.

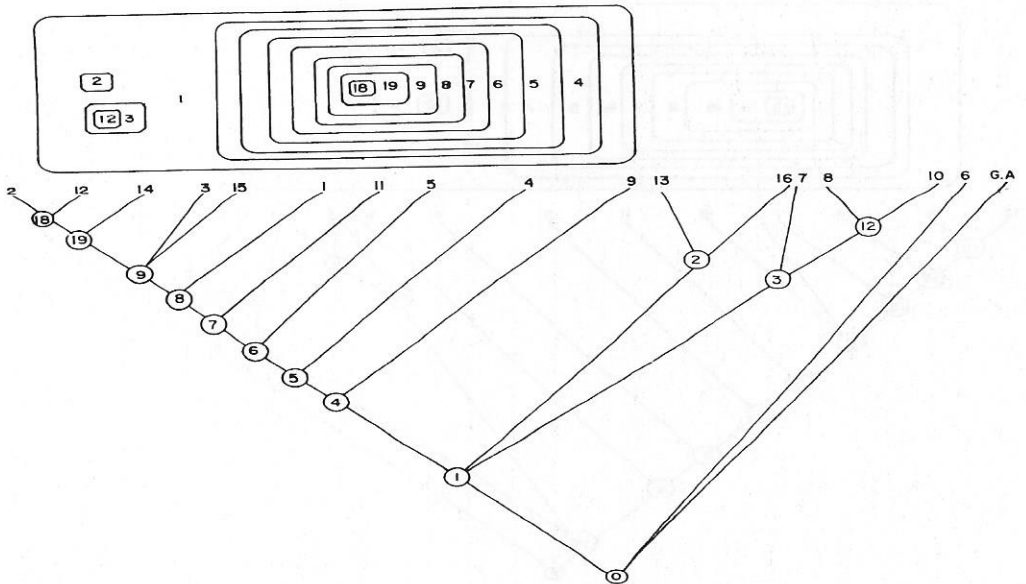


Figure 17.- Final cladogram 2, and Venn's diagram, showing components before the actual distribution of characters. G.A.: outgroups. Numbers of taxa are in table 1, and numbers of components are in table 2.

Figura 17.- Cladograma final 2, y diagrama de Venn, mostrando los componentes antes de la distribución real de los caracteres. G.A.: Grupos Ajenos. Números de los taxa en la tabla 1, y números de los componentes en la tabla 2.

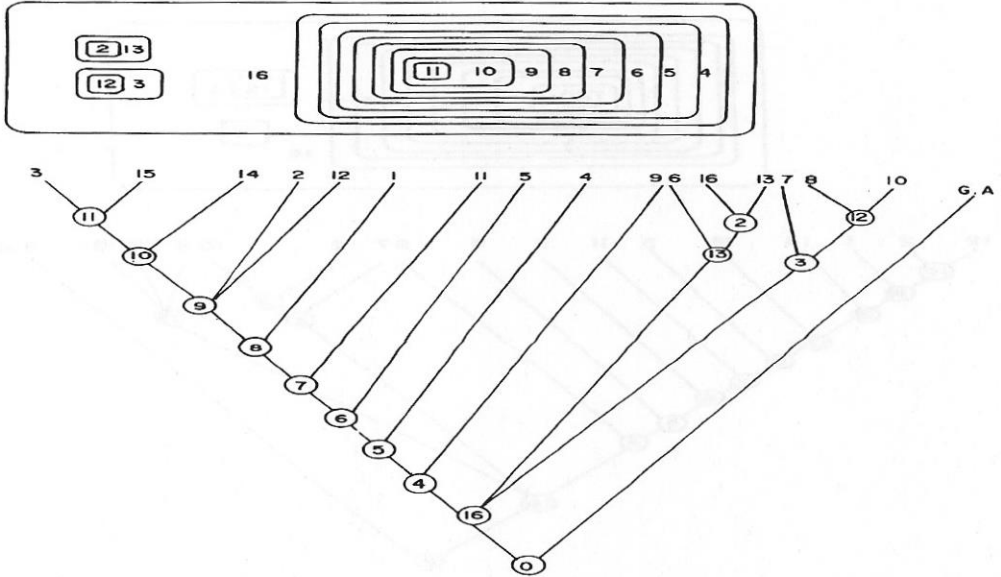


Figure 18.- Final cladogram 3, and Venn's diagram, showing components before the actual distribution of characters. G.A.: outgroups. Numbers of taxa are in table 1, and numbers of components are in table 2.

Figura 18.- Cladograma final 3, y diagrama de Venn, mostrando los componentes antes de la distribución real de los caracteres. G.A.: Grupos Ajenos. Números de los taxa en la tabla 1, y números de los componentes en la tabla 2.

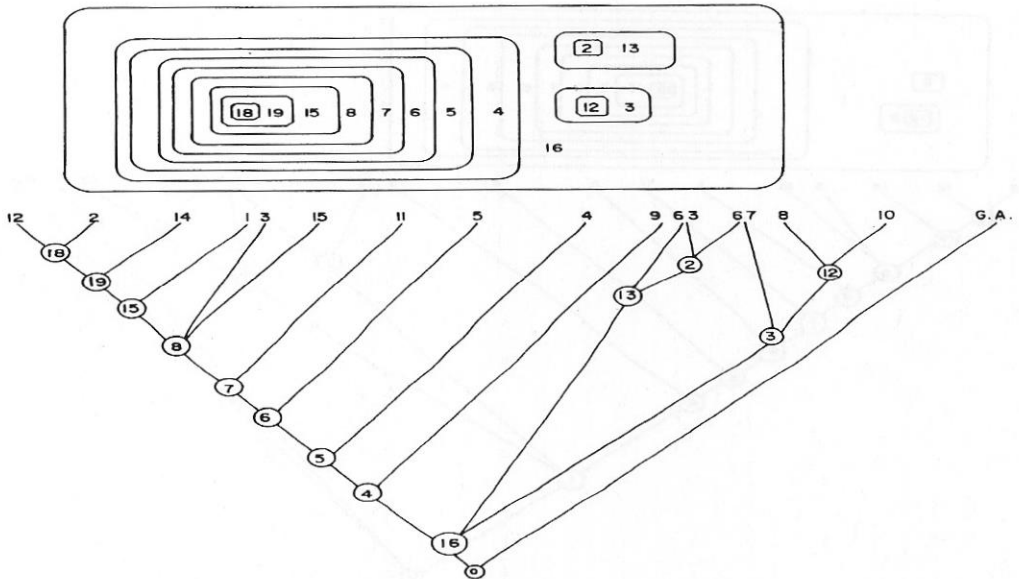


Figure 19.- Final cladogram 4, and Venn's diagram, showing components before the actual distribution of characters. G.A.: outgroups. Numbers of taxa are in table 1, and numbers of components are in table 2.

Figura 19.- Cladograma final 4, y diagrama de Venn, mostrando los componentes antes de la distribución real de los caracteres. G.A.: Grupos Ajenos. Números de los taxa en la tabla 1, y números de los componentes en la tabla 2.

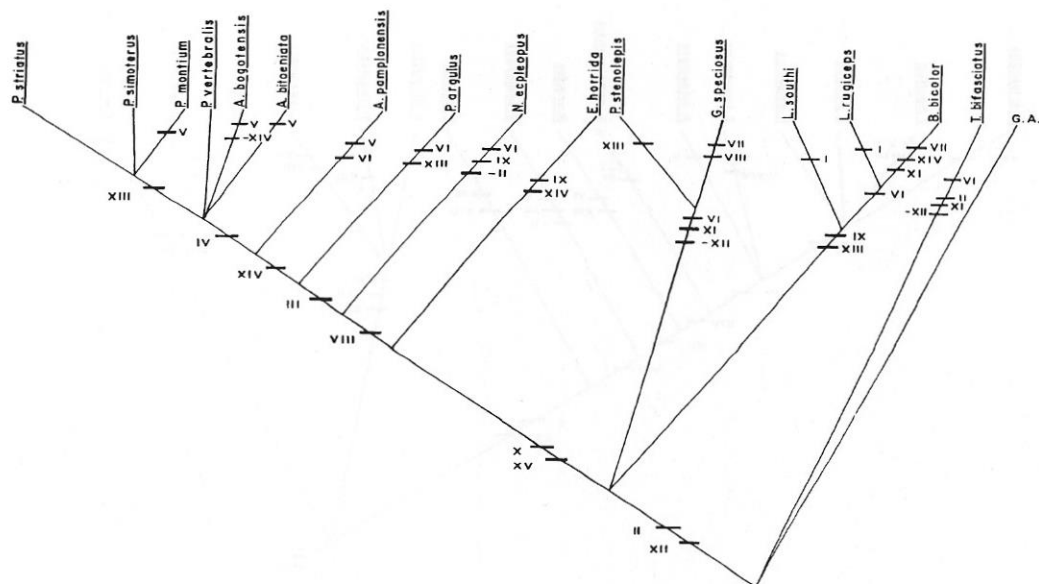


Figure 20.- Final cladogram 1, with the actual distribution of characters (see text).

Figura 20.- Cladograma final 1, con la distribución real de los caracteres (ver texto).

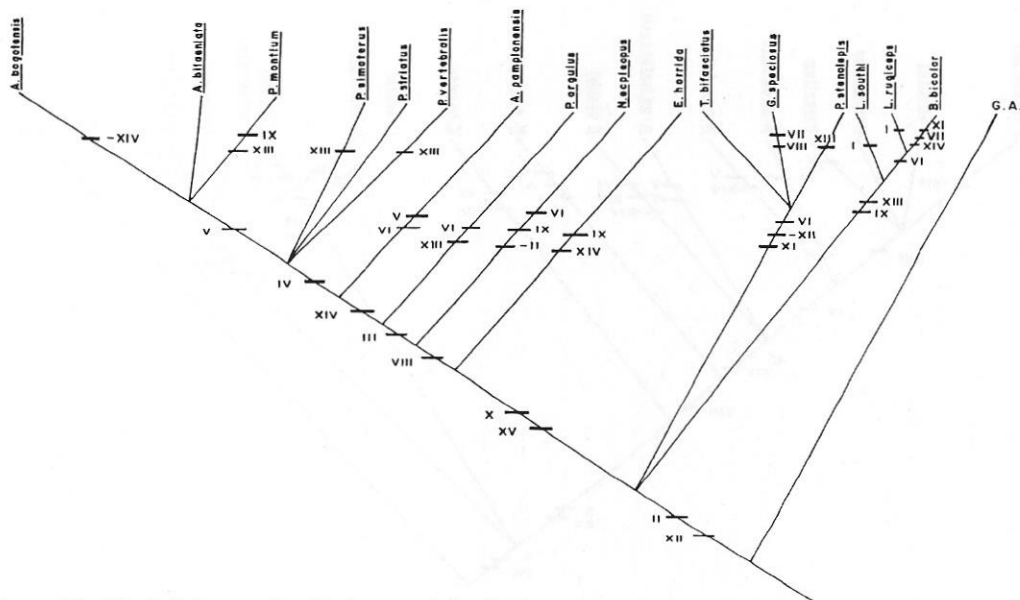


Figure 21.- Final cladogram 2, with the actual distribution of characters (see text).

Figura 21.- Cladograma final 2, con la distribución real de los caracteres (ver texto).

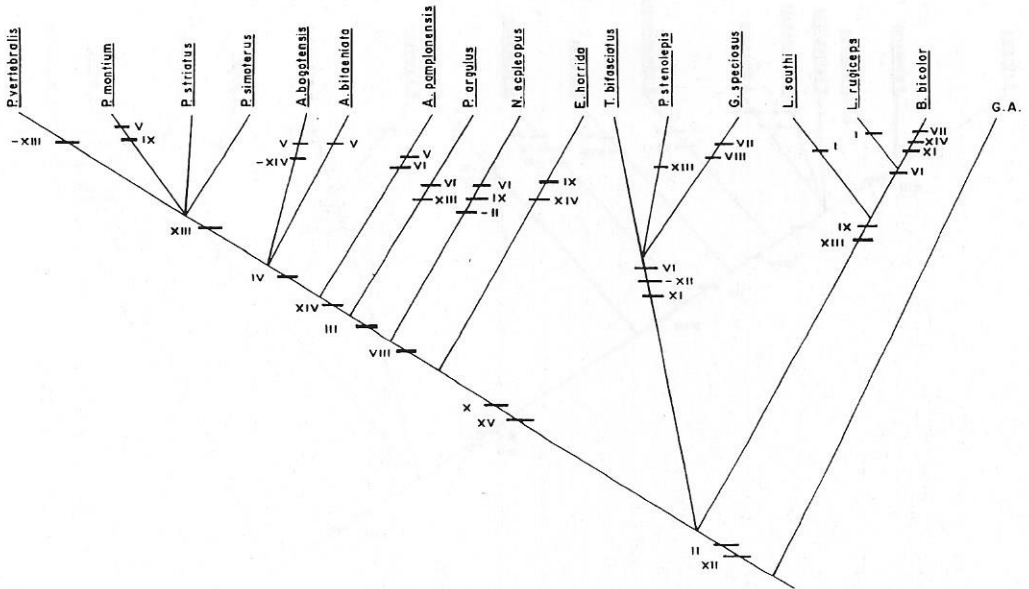


Figure 22.- Final cladogram 3, with the actual distribution of characters (see text).

Figura 22.- Cladograma final 3, con la distribución real de los caracteres (ver texto)

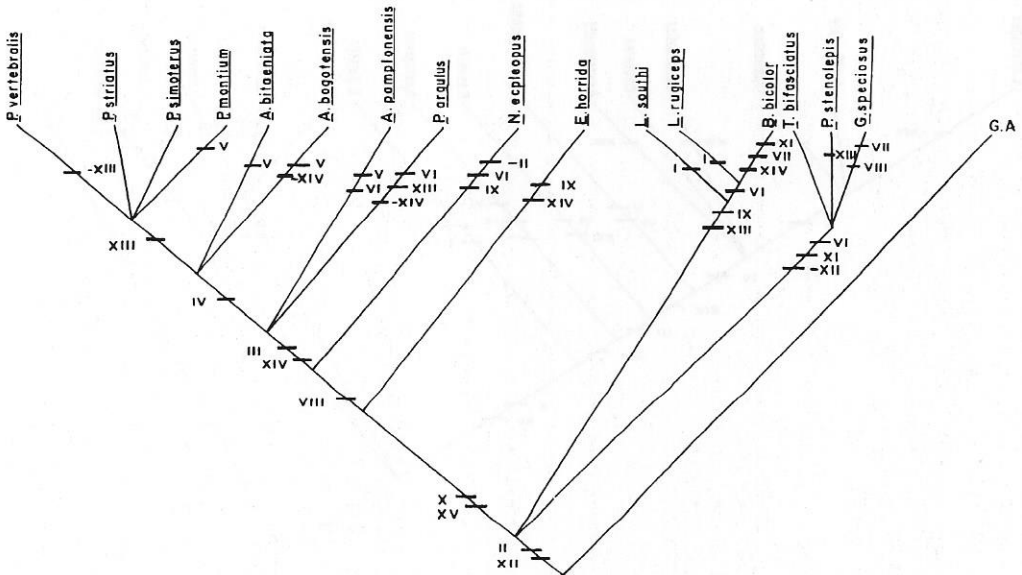


Figure 23.- Final cladogram 4, with the actual distribution of characters (see text).

Figura 23.- Cladograma final 4, con la distribución real de los caracteres (ver texto).

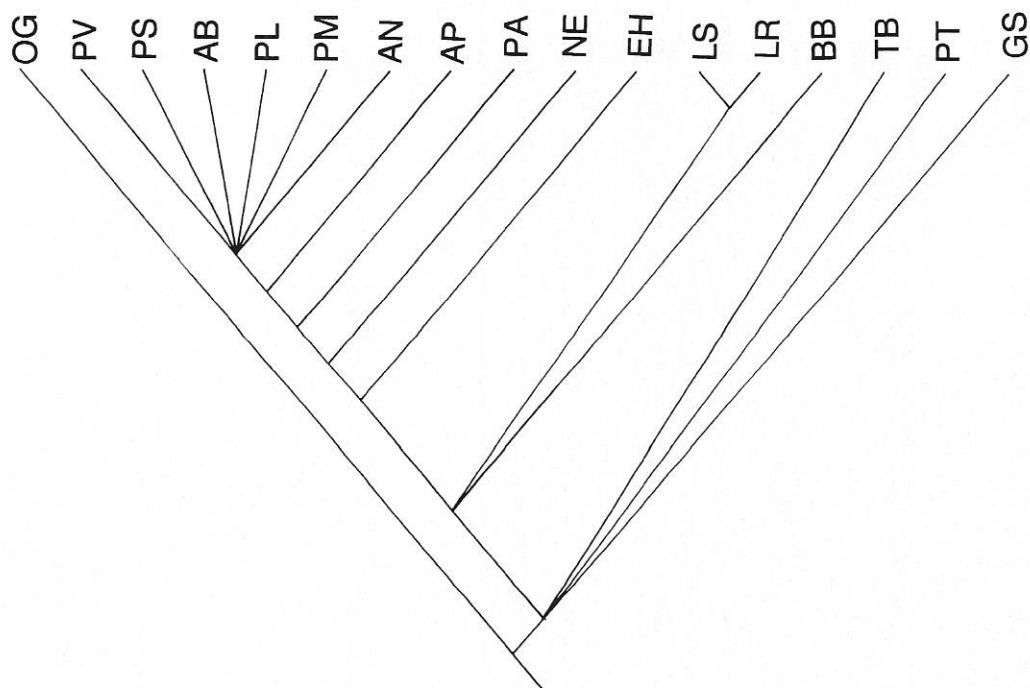


Figure 24.- Consensus strict cladogram (see text). (AB: *Anadia bitaeniata*; AN: *Anadia bogotensis*; AP: *Anadia pamplonensis*; BB: *Bachia bicolor*; EH: *Echinosaura horrida*; GS: *Gymnophthalmus speciosus*; LR: *Leposoma rugiceps*; LS: *Leposoma southi*; NE: *Neusticurus ecleopus*; PM: *Pholidobolus montium*; PA: *Prionodactylus argulus*; PV: *Prionodactylus vertebralis*; PS: *Proctoporus simoterus*; PL: *Proctoporus striatus*; PT: *Ptychoglossus stenolepis*; TB: *Tretioscincus bifasciatus*. OG: out-groups).

Figura 24.- Cladograma de consenso estricto (ver texto).



Figure 1. A diagram illustrating the relationship between the labels and the points on the right. The labels are arranged in a vertical column on the left, and the lines extend from each label to the right, forming a series of connected paths.

Valores de bioquímica sanguínea de *Bothrops alternatus* (Ophidia: Crotalidae) en cautividad

TROIANO, J.C.¹; GOULD, E.²; MALINSKAS, G.³; VIDAL, J.C.¹; SCAGLIONE, M.C.³; GOULD, J.²; DINÁPOLI, H.¹; SCAGLIONE, L.M.³ & DE ROODT, A.¹

¹Área de Iología. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Ángel Gallardo 470. 1405 Buenos Aires. Argentina.

²Fundación de Estudios Biológicos. Gral. Arcosa 1942. 1019 Buenos Aires. Argentina.

³Facultad de Agronomía y Veterinaria de Esperanza. Universidad Nacional del Litoral. Rvdo Padre Luis Kreder 2805. 3080 Esperanza. Santa Fe. Argentina.

Resumen: Se procesaron por técnicas de espectrofotometría o fotometría de llama, muestras sanguíneas procedentes de 60 ejemplares mantenidos en cautividad de *Bothrops alternatus*, obtenidas por punción de la vena caudal. Las determinaciones realizadas fueron: Proteínas totales; Albúminas; Globulinas; Creatinina; Urea; Ácido úrico; Glucosa; Triglicéridos; Colesterol; Calcio; Fósforo; Potasio; Magnesio; Sodio; Cloruros; G.O.T. (A.S.T.); G.P.T. (A.L.T.); G.G.T.; F.A.S. y L.D.H. Los valores obtenidos se comparan con otras especies de ofidios autóctonos y no autóctonos.

Palabras Clave: *Bothrops alternatus*, bioquímica, sangre.

Abstract: Blood biochemical values from *Bothrops alternatus* (Ophidia: Crotalidae) in captive condition. Blood samples obtained by venepuncture of caudal vein from 60 specimens of *Bothrops alternatus*, maintained in captivity, were tested for biochemical parameters, measured by spectrophotometry and flame photometry techniques, Total Proteins; Albumines; Globulines; Creatinine; Urea; Uric Acid; Glucose; Triglycerids; Cholesterol; Calcium; Phosphorus; Magnesium; Potassium; Sodium; Chloride; G.O.T. (A.S.T.); G.P.T. (A.L.T.); G.G.T.; S.P.A. and L.D.H. Values obtained were compared with another autoctonous and non-autoctonous ophidian species.

Key Words: *Bothrops alternatus*, Biochemistry, Blood.

INTRODUCCIÓN

Los crotálidos son mantenidos en muchas instituciones que utilizan a estos animales para la extracción de veneno destinado a la fabricación de sueros antiofídicos, para estudios bioquímicos o bien para usos medicinales. A pesar de que en Sudamérica y muchos países del mundo se mantienen colonias en cautividad de estos animales, los datos acerca de los valores de referencia de bioquímica sanguínea son escasos, especialmente en Sudamérica, (LEAL PRADO, 1946) mientras que otros crotálidos como *Crotalus horridus* (CARMICHAEL & PRECHTER, 1945) o Elápidos han sido estudiados con mas detalle y se conocen valores de referencia de bioquímica sanguínea (BOARD *et al.*, 1977).

La determinación de estos patrones bioquímicos es de importancia, ya que ofrecen una completa información acerca de la fisiología y estado de salud de los animales, especialmente cuando son mantenidos en condiciones de cautividad. Entre otros aspectos, estos análisis brindan una visión acerca del funcionamiento hepático, renal y acerca del metabolismo, especialmente de las proteínas y los lípidos.

El objetivo del presente trabajo es determinar los patrones de referencia de bioquímica

sanguínea en una especie de Crotálido sudamericano poco conocido, *Bothrops alternatus*, a fin de sentar las bases para futuros estudios de la fisiología de este reptil.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se procedió a la toma de muestras sanguíneas destinadas a la determinación de valores de bioquímica sanguínea en 60 ejemplares de *Bothrops alternatus* de ambos sexos y diferentes tallas y edades, mantenidos en cautividad. Los animales estaban alojados en recintos individuales, calentados por medio de una resistencia eléctrica que mantiene la temperatura entre 25-27 °C. La alimentación de los reptiles se realiza semanalmente por medio de ratones de 20 a 25 g de peso.

Para la toma de muestras de sangre la serpiente es retirada de su hábitáculo por medio de una gancho metálico. Un operador la sostiene firmemente por detrás de la cabeza y el otro por el resto del cuerpo, mientras una tercera persona procede a la toma de muestras sanguíneas (3 cc), utilizando agujas y jeringas desechables y por medio de punción de la vena caudal ventral (KAPLAN, 1968). En todo momento se evitó el uso de agentes tranquilizantes o anestésicos, ya que son capaces de

provocar alteraciones cuali o cuantitativas de los componentes sanguíneos (CUSTER & BUSH, 1980). La muestra obtenida se depositó luego en tubos de vidrio limpios con tapón de goma y se dejó en reposo durante dos horas para obtener el suero. Las muestras se congelaron a -20 °C hasta su traslado al laboratorio en recipientes de poliestireno expandido y hielo molido para su mejor conservación.

Las determinaciones se llevaron a cabo por métodos espectrofotométricos utilizando kits diagnósticos: Proteínas totales por el método del Biuret; albúminas por el método colorimétrico de verde de Bromocresol; urea por el método de la ureasa; ácido úrico por el método de la uricasa peroxidasa; glucosa por el método de Trinder enzimático; triglicéridos por Quinoneína; colesterol por el método de 4p-benzoquinona monofenazona; calcio por cresolfaleína complexona; fósforo por el método colorimétrico del complejo fosfomolibdico (Fiske-Subarow); magnesio por el método del Calmagite; cloruros por el método colorimétrico del complejo ticianato; G.O.T. y G.P.T. por el método color de Reitman y Freinkel; G.G.T. por P-nitroanilina; F.A.S. por el método colorimétrico AL-405 y L.D.H. por Piruvato mas N.A.D.H. Todos los kits reactivos utilizados en el presente son producidos por Wiener Laboratorios de Argentina. Para el caso de sodio y potasio se utilizó fotometría de llama.

Los valores hallados se sometieron a un análisis estadístico descriptivo por medio de un software Prism 2.0 (Graph-Pad Software, San Diego, California)

RESULTADOS

Los resultados obtenidos de las distintas determinaciones están consignados en la Tabla 1, y se encuentran expresados en el Sistema Internacional de Medidas (DOUGLAS, 1977; DOXEY, 1977)

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La punción de la vena caudal ventral para la obtención de muestras sanguíneas en ejemplares venenosos como *Bothrops alternatus* es de elección, ya que no se corren riesgos por trabajar cerca de la cabeza del animal, no se dañan estructuras orgánicas importantes y el volumen que es posible obtener es suficiente para toda la rutina bioquímica.

Los valores hallados en la concentración de

Tabla 1: Valores de Bioquímica Sanguínea de *Bothrops alternatus* (n:60) Media $\pm$ S.D. Abreviaturas Utilizadas: G.O.T. (A.S.T.) (Glutámico Oxalacético Transaminasa-Aspartato Amino Transferasa); G.P.T. (A.L.T.) (Glutámico Piruvico Transaminasa-Alanino Amino Transferasa); G.G.T. (Gamma Glutamyl Transpeptidasa); F.A.S. (Fosfatasa Alcalina Serica); L.D.H. (Láctico Deshidrogenasa); U.I. (Unidades Internacionales) mmol: milimoles.

Table 1: Biochemical blood values of *Bothrops alternatus* (n: 60). Average $\pm$ SD.

Determinaciones	Valores
Proteínas totales	39.00 $\pm$ 2.94 grs/ l.
Albúminas	21.19 $\pm$ 1.06 grs/ l
Globulinas	17. 81 $\pm$ 0.96 grs /l.
Urea	2.65 $\pm$ 0.88 mmol/l.
Ácido úrico	374.60 $\pm$ 26.92 mmol/l.
Creatinina	0.69 $\pm$ 0.15 mmol/l.
Glucosa	1.70 $\pm$ 0.16 mmol/l.
Triglicéridos	1.97 $\pm$ 0.58 mmol/l.
Colesterol	2.71 $\pm$ 0.32 mmol/l.
Calcio	3.82 $\pm$ 0.75 mmol/ l.
Fósforo	1.35 $\pm$ 0.14 mmol.
Magnesio	1.49 $\pm$ 0.06 mmol/l.
Cloruros	107.46 $\pm$ 0.72mmol/l.
Sodio	144.2 0 $\pm$ 2.77 mmol/l
Potasio	4.64 $\pm$ 0.22 mmol/l.
G.O.T. (A.S.T.)	21.49 $\pm$ 7.77 UI/l.
G.P.T. (A.L.T.)	13.35 $\pm$ 3.00 UI/l.
L.D.H.	95.14 $\pm$ 24.25 UI/l.
F. A. S.	26.71 $\pm$ 11.77UI/l.
G.G. T.	17.00 $\pm$ 9 UI/l

proteínas totales, albúminas y globulinas se hallan dentro del rango de variación descritos para otros crotálicos, por ejemplo especies del genero *Crotalus* (*C. atrox*, *C. horridus*, *C. ruber* y *C. viridis*) (CARMICHAEL & PRECHTER, 1945; DESSAUER, 1982) y vipéridos europeos o africanos como *Vipera ammodytes*, *V. berus*, *V. lebetina*, *Agkistrodon intermedium*, *Echis carinatus*, *Agkistrodon piscivorus* y *Bitis arietans* (DE SMETT, 1978; HUTTON, 1958 ; HATTINGS & WILLEMSE, 1976 ; OTIS, 1973) pero, si esos valores son comparados para los citados para especímenes de la familia Boidae, éstos son más bajos (CALLE *et al.*, 1994; TROIANO *et al.*, 1995; CHIODINI & SUNDBERG, 1982; ROSSKOPF *et al.*, 1982).

En cuanto a las concentraciones séricas de colesterol y triglicéridos también están en el rango descrito para otros crotálidos como *Crotalus horridus* y *C. oreganus* (CARMICHAEL & PRECHTER, 1945), pero son menores que los citados para vipéridos y crotálidos como *Bitis arietans* (OTIS, 1973) *Crotalus atrox* (CARMICHAEL & PRECHTER, 1945) y especies de la familia Boidae (CALLE *et al.*, 1994; TROIANO *et al.*, 1995).

Los valores séricos de glucosa son similares a los señalados en Boidae (CALLE *et al.*, 1994; TROIANO *et al.*, 1995; CHIODINI & SUNDBERG, 1982), pero menores a los reportados en especies de elápidos, si bien estos últimos fueron testados por un método diferente y menos preciso que el usado en nuestro ensayo (BOARD *et al.*, 1977).

La concentración de urea encontrada en *B. alternatus* se halla dentro del rango descrito para otras especies de ofidios (DESSAUER, 1982) y menor que el valor que se observa en Crocodylia, ya que los ofidios no producen urea como producto final del metabolismo nitrogenado. El resultado final del metabolismo de las purinas es el ácido úrico y esta ruta metabólica cumple una función vital en el balance de agua. La concentración de ácido úrico en *B. alternatus* se encuentra dentro del rango citado para las especies de la familia Boidae (CALLE *et al.*, 1994; TROIANO *et al.*, 1995). La determinación de ácido úrico es particularmente importante, ya que nos permite la detección temprana de la hiperuricemia (gota úrica) que resulta en la deposición de cristales de uratos en tejidos y órganos y eventualmente se produce la muerte del animal. Si bien en *B. alternatus* no se ha descrito detalladamente este proceso patológico, otros crotálidos como *Crotalus durissus terrificus* son muy sensibles al mismo (MACHADO, 1969).

La concentración sérica de sodio, cloruros y potasio es similar a la señalada en otras especies de ofidios, por ejemplo Boidae recientemente capturadas y en cautiverio (CALLE *et al.*, 1994; TROIANO *et al.*, 1995; CHIODINI & SUNDBERG, 1982); varias especies de colúbridos (BINYON & TWIGG, 1965; HUTTON, 1958), elápidos (BOARD *et al.*, 1977); vipéridos (IZARD *et al.*, 1961; HATTINGS & WILLEMSE, 1976; OTIS, 1973) y otros crotálidos pertenecientes al género *Crotalus* (CARMICHAEL & PRECHTER, 1945).

Las concentraciones de magnesio, fósforo y calcio se hallan dentro de los rangos de

variación descritos para *Crotalus atrox*, *C. horridus* y *C. oreganus* (CARMICHAEL & PRECHTER, 1945) y otras especies de ofidios como vipéridos (OTIS, 1973; IZARD *et al.*, 1961), elápidos (BOARD *et al.*, 1977) y boas del género *Eunectes* (CALLE *et al.*, 1994; TROIANO *et al.*, 1995), pero a su vez son menores a los citados en *Python regius* y *Boa constrictor constrictor* (ROSSKOPF *et al.*, 1982; CHIODINI & SUNDBERG, 1982).

La concentración de enzimas séricas como GOT, GPT y FAS se halla en el rango descrito para la boa constrictor y pitones (ROSSKOPF *et al.*, 1982) así como en un Boidae autóctono, *Eunectes notaeus* (TROIANO *et al.*, 1994).

Con las excepciones de los valores de proteínas totales, albúminas, globulinas, triglicéridos y colesterol, todos los parámetros de bioquímica sanguínea examinados se encuentran dentro del rango señalado para elápidos, vipéridos, crotálidos, pero menores a los descritos en Boidae.

Los valores de bioquímica sanguínea analizados en el presente trabajo pueden ser una herramienta diagnóstica útil para la determinación de valores de referencia de bioquímica sanguínea en *B. alternatus* y comparar estos valores con los obtenidos en poblaciones silvestres, especialmente en planes de conservación o de sanidad de ofidios en cautiverio.

Agradecimientos

El presente trabajo fue realizado gracias al aporte de la Fundación Crotoxina (Buenos Aires, Argentina).

REFERENCIAS

- BINYON, E.J. & TWIGG, G.I. (1965): Seasonal changes in the Blood and Thyroid of the Grass Snake, *Natrix natrix*. *Nature*, 207 (4998): 779-780.
- BOARD, P.G.; ROBERTS, J. & SHINE, R. (1977): Studies on the blood of Australian Elapid Snakes. I. Morphology and Composition. *Comp. Biochem. Physiol.*, 56 (B): 353-356.
- CALLE, P.P.; RIVAS, J.; MUÑOZ, M.; THORBJARNARSON, J.; DIERENFELD, E.S.; HOLMSTROM, W.; BRASELTON, E.W. & KARESH, W.B. (1994): Health assessment of Free-Ranging Anacondas (*Eunectes murinus*) in Venezuela. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 25(1): 53-62.
- CARMICHAEL, E.B. & PRECHTER, P.W.

- (1945): Constituents of the Blood of the Hibernating and Normal Rattlesnakes *Crotalus horridus*. *J. Biol. Chem.*, 161: 693-696.
- CHIODINI, R. & SUNDBERG, J. (1982): Blood Chemical Values of the Common *Boa constrictor*. *Am. J. of Vet. Res.*, 43(9):1701-1702.
- CUSTER, R. & BUSH, M. (1980): Physiologic and Acid Base Measures of Gopher Snake during Ketamine or Halothane-Nitrous Oxide Anesthesia. *J. Am. Vet. Med. Ass.*, 177(9): 870-874.
- DE SMET, W.H. (1978): The Total Protein Content in the Blood Serum of Vertebrates. *Acta Zool. et Path. Antverpiensia* 70: 35-56.
- DESSAUER, H. (1982): Chemistry of the Reptilian Blood. In: Gans, C. (Ed). *Biology of the Reptilia*. Vol.3. Academic Press, New York.
- DOUGLAS, T.A. (1977): Standart International Units. *The Veterinary Record.*, 100(3):28-29.
- DOXEY, D.L. (1977): SI Units .The New Method of Recording Laboratory Results for Diagnostic Purpose. *The Veterinary Record.*, (100): 555-556.
- HATTINGS, J. & WILLEMSE, G.T. (1976): Hematological observations of the Puff Adder, *Bitis arietans* (Ophidia: Viperidae). *Herpetologica*, 32(3): 245-246.
- HUTTON, K. (1958): The blood Chemistry of Terrestrial and Acuatic snakes. *Journal of Cell. and Comp. Phisiology*, 52(2): 319-328.
- IZARD, Y.; DETRAIT, J. & BOQUET, P. (1961): Variation Saisonnières de la composition du sang de *Vipera aspis*. *Annales du Instiutte Pasteur, Paris*, 100: 539-545.
- KAPLAN, H. (1968): Techniques of Collection in Ectothermic of Body Fluids, Excreta and Vital Products for Laboratory Examination. *Lab. An. Care*, 18(2): 131-142.
- LEAL PRADO, J. (1946): A Glicemia Normal dos Ofidios. *Mem. Inst. Butantan*, 19: 59-68.
- MACHADO, J.C. (1969): Incidencia e Comprometimento Cardíaco pela Gota Úrica em *Crotalus*. *Mem. Inst. Butantan*, 34:159-164.
- OTIS, V.S. (1973): Hemocytological and Serum Chemistry Parameters of the African Puff Adder, *Bitis arietans*. *Herpetologica*, 29(2): 110-116.
- ROSSKOPF, W.; WOERPEL, R. & YANOFF, S. (1982): Normal Hemogram and Blood Chemistry Values for *Boa Constrictor* and Pythons. *V.M./ S.A.C.*, 171: 822-823.
- TROIANO, J.C.; ALTHAUS, R.L.; MALINSKAS, G. & JUAN, R. (1995): Valores de los Principales Parámetros de Bioquímica Sanguínea de *Eunectes notaeus* (Ophidia - Boiidae) . *FACENA*, 11: 51-55.

Recibido: 01/12/97

Aceptado: 26/03/98

Anexo

Abreviaturas utilizadas: G.O.T.(A.S.T.) (Glutámico Oxalacético Transaminasa- Aspartato Amino Transferasa); G.P.T.(A.L.T.) (Glutámico Piruvico Transaminasa - Alanino Amino Transferasa); G.G.T. (Gamma Glutamil Transpeptidasa); F.A.S. (Fosfatasa Alcalina Serica); L.D.H. (Láctico Deshidrogenasa).
 Abreviations: G.O.T.(A.S.T.) (Glutamic Oxalacetic Transaminase-Aspartate Amino Transferase); G.P.T.(A.L.T.) (Glutamic Piruvic Transaminase - Alanine Amino Transferase); G.G.T. (Gamma Glutamyl Transpeptidase); S.A.P. (Seric Alkaline Phosphatase); L.D.H. (Láctic Deshidrogenase).

Hipoplasia renal y gota visceral en un ejemplar juvenil de falsa coral de Sinaloa (*Lampropeltis triangulum sinaloae*)

JORGE ORÓS¹; SYLVIA TUCKER²; JAMES PETHER³;
JOSÉ BERGADA³; FRANCISCO RODRÍGUEZ¹.

¹Departamento de Histología y Anatomía Patológica. Facultad de Veterinaria.
Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Trasmontaña.
35416 Arucas (Las Palmas). España.

²Department of Small Animal Clinical Sciences. College of Veterinary Medicine.
University of Florida. P.O. Box 100126. Gainesville, FL 32610-0126, USA.

³Centro de Investigaciones Herpetológicas.
Aptdo. 101. Gáldar (Las Palmas). España.

Resumen: Se describen los hallazgos anatomopatológicos observados en un ejemplar juvenil de falsa coral de Sinaloa (*Lampropeltis triangulum sinaloae*) que murió sin sintomatología previa manifiesta. La necropsia reveló lesiones correspondientes a severa gota visceral con depósitos de uratos en cavidad oral, glotis, tráquea, pericardio, hígado, esplenopáncreas y riñón derecho. Estas lesiones fueron confirmadas histopatológicamente observándose depósitos de uratos en los distintos órganos, junto con variable reacción inflamatoria compuesta por células mononucleares y células gigantes multinucleadas. El riñón izquierdo mostró una reducción del tamaño de un 80%, una reducción en el número de lóbulos renales de un 81% y una reducción del 76% en peso en relación al riñón derecho y en ausencia de lesiones de gota visceral. Según los criterios morfológicos propios en medicina veterinaria para caracterizar los casos de hipoplasia renal, estas lesiones se correspondieron con una severa hipoplasia renal unilateral. Se discute brevemente la posible asociación entre la hipoplasia renal y el desarrollo subsiguiente de un proceso de gota visceral, así como la utilidad de las técnicas de ultrasonografía en el diagnóstico precoz de la enfermedad. Este caso constituye la primera referencia de hipoplasia renal en un reptil, así como la primera vez que se establece una posible asociación hipoplasia renal/gota visceral dentro de la clase Reptilia.

Palabras clave: hipoplasia renal, gota visceral, patología, serpiente, reptil.

Abstract: Renal hypoplasia and visceral gout in a juvenile Sinaloan Milk Snake (*Lampropeltis triangulum sinaloae*). - We describe the necropsy findings in a juvenile Sinaloan milk snake (*Lampropeltis triangulum sinaloae*) which died without showing previous symptomatology. Diagnosis at necropsy was severe visceral gout involving oral cavity, glottis, trachea, pericardium, liver, splenopancreas and right kidney. These lesions were histopathologically confirmed, observing urate deposits in these organs, as well as variable inflammatory reaction mainly composed by mononuclear cells and multinucleated giant cells. The left kidney showed a reduction in size by 80 %, a reduction in the number of renal lobules by 81%, and a reduction in weight by 76% as compared with the right kidney. No lesions of visceral gout were observed in the left kidney. Following the morphological criteria used in veterinary medicine to diagnose the hypoplastic kidneys, the diagnosis was severe unilateral renal hypoplasia. The possible association between the renal hypoplasia and the subsequent development of visceral gout, as well as the usefulness of ultrasound imaging techniques for the diagnosis, are discussed briefly. This is the first case in the literature of renal hypoplasia in a reptile, and the first time that a possible association renal hypoplasia/visceral gout is described within the class Reptilia.

Key words: renal hypoplasia, visceral gout, pathology, snake, reptiles.

INTRODUCCIÓN

Entre las enfermedades metabólicas que afectan a los miembros de la clase Reptilia, destaca por su elevada frecuencia de aparición y el curso comúnmente fatal, el depósito de uratos sobre las superficies viscerales (gota visceral) o articulares (gota articular) (COOPER & JACKSON, 1981). Esta enfermedad ha sido ampliamente descrita en reptiles, afectando a serpientes (WALLACH & CHARLES-HOESSLE, 1967; JACOBSON, 1976; SMELLER *et al.*, 1978; FRYE, 1991; MADER, 1996b), lagartos (APPLEBY & SILLER, 1960; WALLACH & CHARLES-HOESSLE, 1967; LINNETZ *et al.*, 1996;

MADER, 1996b; ORÓS *et al.*, 1996), tortugas (APPLEBY & SILLER, 1960; FRYE, 1991) y aligadores (APPLEBY & SILLER, 1960), y se relaciona con las peculiaridades mostradas por los reptiles en la eliminación de los residuos nitrogenados derivados del catabolismo proteico.

Por otro lado, son raros los casos de hipoplasia renal en el reino animal, habiéndose descrito en potros (ANDREWS *et al.*, 1986) y cerdos (MASON & COOPER, 1985). No existen referencias bibliográficas de hipoplasia renal en reptiles, ni por tanto una asociación hipoplasia renal/gota en estos animales. Describimos a continuación un caso clínico de gota

visceral asociada con hipoplasia renal unilateral en un ejemplar juvenil de falsa coral de Sinaloa (*Lampropeltis triangulum sinaloae*).

CASO CLÍNICO

En marzo de 1997 fue remitido un ejemplar juvenil de 1 año de edad, macho, de *Lampropeltis triangulum sinaloae*, perteneciente al Centro de Investigaciones Herpetológicas (Gáldar, Gran Canaria), a la Unidad de Histología y Anatomía Patológica Veterinaria (ULPGC, Las Palmas de Gran Canaria) para la realización de la necropsia. El ejemplar midió 95 cm de longitud y mostró un peso de 230 gr. Se trataba de un animal reproducido en cautividad de tercera generación y pertenecía a una camada de 8 animales, todos ellos normales. El alojamiento utilizado para albergar al animal había variado dependiendo de la época del año, alternado su exposición en Reptilandia (Gáldar, Gran Canaria) con períodos en un contenedor del tipo Sweter box con sustrato de virutas de madera. La dieta había consistido en crías de rata de pequeño tamaño, ratones subadultos, y en ocasiones pollitos, todos ellos sacrificados previamente. El animal disponía de permanente y libre acceso al agua de bebida. Periódicamente se le había suministrado un complejo vitamínico en el agua de bebida. El animal no había recibido ningún tratamiento médico. Los propietarios no observaron ninguna sintomatología previa a la muerte del ejemplar.

Necropsia

La necropsia se realizó según los procedimientos previamente descritos (MADER, 1996a). La necropsia reveló lesiones correspondientes a severa gota visceral. Se observaron depósitos puntiformes de 1-2 mm de diámetro de un material blanquecino, seco, identificado como uratos sobre la mucosa de la cavidad oral. Glotis y tráquea se mostraron completamente cubiertas en su adventicia por el mismo material blanquecino, adoptando un patrón difuso. El pericardio se mostró rígido al tacto y completamente cubierto por depósitos de uratos (Figura 1), al igual que la superficie hepática en su tercio caudal (Figura 2) y el esplenopáncreas.

El riñón izquierdo mostró un tamaño de 17 mm, con 5 lóbulos renales y un peso de 2.3 gr. (Figura 3). El riñón derecho mostró un tamaño normal (89 mm), con 26 lóbulos renales y un peso de 9.5 gr. Se observaron discretos depó-

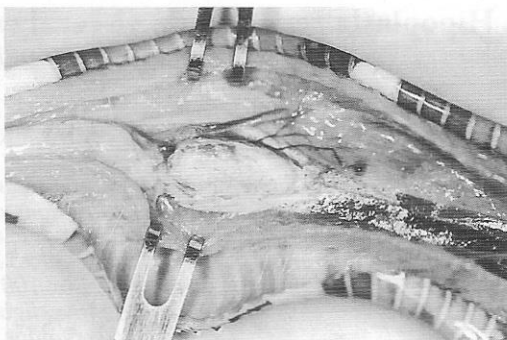


Figura 1.- Pericardio mostrando lesiones típicas de gota visceral, completamente cubierto por depósitos de uratos.

Figure 1.- Pericardium showing typical visceral gout lesions, completely covered by urate deposits.

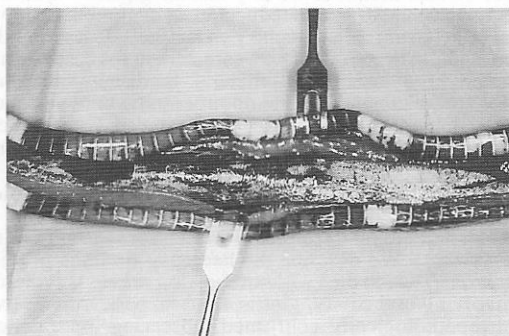


Figura 2.- Depósitos de uratos en el tercio caudal de la serosa hepática.

Figure 2.- Urate deposits on the caudal third of the hepatic serosa.

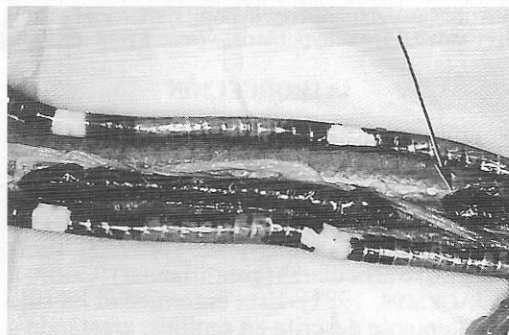


Figura 3.- Severa hipoplasia del riñón izquierdo (flecha), mostrando una marcada reducción en el número de lóbulos renales.

Figure 3.- Severe renal hypoplasia of the left kidney (arrow), showing a marked reduction of the number of renal lobules.

sitos de uratos exclusivamente en el riñón derecho.

El aparato digestivo se mostró sin contenido gástrico y/o intestinal. No se observaron parásitos a nivel macroscópico en ninguno de los órganos estudiados.

Histopatología

Se tomaron muestras por duplicado de mucosa oral, glotis, tráquea, pulmón, pericardio, corazón, tiroides, esplenopáncreas, hígado, riñones, esófago, estómago, intestino y encéfalo, fijándose en formol tamponado al 4% y en alcohol de 70°, respectivamente, procesándose según los procedimientos rutinarios e incluyéndose en parafina. Las correspondientes secciones de un grosor de 4 μ m se tiñeron con hematoxilina-eosina.

La mucosa oral mostró un depósito multifocal de cristales de uratos asociados con moderada reacción inflamatoria caracterizada por la presencia de células mononucleares y escaso número de células gigantes multinucleadas. Las superficies adventicias de glotis y tráquea mostraron un depósito difuso de cristales de uratos, particularmente evidentes en las muestras fijadas en alcohol, no observándose reacción inflamatoria a este nivel. Las mucosas de glotis y tráquea presentaron características histológicas normales.

El pulmón mostró un moderado edema pulmonar principalmente en el tercio craneal, no detectándose depósitos de uratos en este órgano ni en el correspondiente saco aéreo pulmonar. El saco pericárdico se mostró engrosado debido al acúmulo de numerosos cristales de uratos distribuidos de una forma difusa, junto con una severa reacción inflamatoria compuesta mayoritariamente por células mononucleares y numerosas células gigantes multinucleadas. La reacción inflamatoria en determinadas áreas se extendía hacia epicardio y miocardio.

A nivel hepático, la superficie serosa del tercio caudal se mostró igualmente engrosada por el depósito de cristales de uratos con moderada reacción inflamatoria mononuclear. El parénquima hepático demostró una moderada degeneración grasa panlobulillar. Discretos depósitos de uratos en ausencia de reacción inflamatoria fueron observados igualmente sobre la serosa del esplenopáncreas, no detectándose lesiones histológicas en los correspondientes parénquimas.

El riñón derecho mostró un discreto depósito de uratos preferentemente a nivel tu-

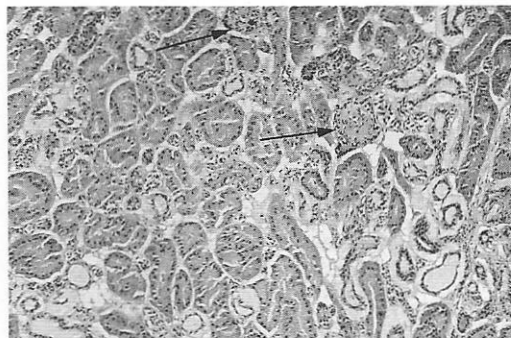


Figura 4.- El riñón izquierdo mostró una marcada reducción en el número de glomerulos (flechas), en ausencia de lesiones de gota visceral. x10

Figure 4.- The left kidney showed a marked reduction of the number of glomeruli (arrows), without gout visceral lesions. x10

bular, siendo escaso el número de glomerulos que presentaron cierto grado de destrucción glomerular asociada a los depósitos. La reacción inflamatoria mononuclear observada fue moderada y no se observaron células gigantes multinucleadas.

El riñón izquierdo mostró un reducido número de glomerulos (2-3 por campo de 10 aumentos) (Figura 4), en relación al número de glomerulos detectados en el riñón derecho (6-7 por campo de 10 aumentos). Se observó moderada dilatación de algunos túbulos renales. No se detectaron depósitos de uratos ni reacción inflamatoria.

Esófago, estómago e intestino mostraron características histológicas normales. No se observaron estructuras parasitarias en ninguno de los órganos estudiados. No se observaron lesiones microscópicas en el resto de órganos analizados.

DISCUSIÓN

La hipoplasia renal es un defecto cuantitativo caracterizado por una reducida masa de blastema metanéfrico (MAXIE, 1985). A pesar de ser un concepto morfológico, los criterios morfológicos en medicina humana por los cuales un riñón puede catalogarse como hipoplásico no fueron claramente establecidos hasta 1974 por CASAN, quedando oscurecidos en cierta medida por los criterios meramente clínicos. Ello determina que en la literatura científica referida a hipoplasia renal, se hayan incluido erróneamente diagnosticados como casos de hipoplasia renal, riñones disminuidos de tamaño debido principalmente a hidrone-

frosis, isquemia, pielonefrosis y displasia renal (CASAN, 1974). Dada la poca fiabilidad de la evaluación del tamaño de la arteria renal, los criterios que se aplican desde entonces en medicina humana para diagnosticar un riñón como hipoplásico son dos:

- 1) disminución del tamaño de un riñón en más de un 50% o una reducción de más de un tercio de la masa renal total, en ausencia de enfermedad adquirida.
- 2) una marcada reducción en el número de lóbulos y cálices renales (CASAN, 1974; MAXIE, 1985)

Cuando los criterios morfológicos son estrictamente aplicados, los casos de verdadera hipoplasia renal son raros (CASAN, 1974; MAXIE, 1985).

No se han establecido criterios morfológicos propios en medicina veterinaria para caracterizar los casos de hipoplasia renal. En los pocos casos de hipoplasia renal descritos en medicina veterinaria se han adoptado los criterios aplicados en medicina humana (MASON & COOPER, 1985; ANDREWS *et al.*, 1986), describiéndose igualmente la reducida frecuencia de presentación de esta patología en los animales domésticos.

El riñón izquierdo de esta serpiente presentó una reducción del tamaño de un 80% y una reducción del parénquima renal también superior a un tercio, en ausencia de lesiones de gota renal. Igualmente, el riñón izquierdo mostró una reducción del 81 % en el número de lóbulos renales, con respecto al riñón derecho y según lo previamente descrito en tratados anatómicos de reptiles (OLDHAM *et al.*, 1970). Por tanto, en función de los criterios morfológicos aplicados en medicina humana y veterinaria, dado que no existen criterios morfológicos propios para el diagnóstico de hipoplasia renal en reptiles, se trata de un caso de severa hipoplasia renal unilateral.

La causa de la hipoplasia renal no pudo ser establecida, si bien la causa más común en medicina veterinaria es un defecto primario en el mesénquima mesonéfrico (ANDREWS *et al.*, 1986).

No existen descripciones de hipoplasia renal dentro de la clase Reptilia, si bien en ocasiones se pueden observar diferencias de tamaño atribuibles a fenómenos de displasia (JACOBSON, comunicación personal), constituyendo por tanto este caso la primera descripción de hipoplasia renal en reptiles adoptando rígidos criterios morfológicos.

Por otra parte, en la patogenia de la gota

visceral es determinante el carácter uricotélico en cuanto a la excreción de los residuos nitrogenados de la mayoría de los reptiles terrestres. La carencia de asa de HENLE en el riñón de los reptiles determina la excreción de los residuos nitrogenados en forma de ácido úrico, permitiendo un ahorro de agua, dada su insolubilidad y, tan sólo excretándose cantidades significativas de urea y amoníaco, solubles, en especies acuáticas y semiacuáticas (BARTEN, 1996). Cualquier proceso que reduzca la perfusión renal o incremente la producción de residuos nitrogenados derivados del catabolismo proteico puede derivar en gota (JACKSON & COOPER, 1981; FRYE, 1991). Las etiologías más comunes de hiperuricemia en reptiles son: privación de agua, excesiva proteína animal particularmente en animales herbívoros, y empleo de drogas nefrotóxicas (aminoglicósidos y sulfonamidas) con el consiguiente daño glomerular y tubular (MONTALI *et al.*, 1979; FRYE, 1991). Adicionalmente, también se han descrito casos de gota visceral asociados con severa parasitación de los túbulos renales por trematodos del género *Styphlodora* (FRANK, 1981).

Ninguno de los factores causales que normalmente se asocian al desarrollo de gota visceral en reptiles se presentó en este animal. Ello, junto a la severa hipoplasia renal mostrada por el riñón izquierdo, permite sugerir una posible asociación entre una hipoplasia renal severa, inclusive unilateral, y el desarrollo subsiguiente de un proceso de gota visceral.

Desde el punto de vista diagnóstico, los riñones son difíciles de evaluar mediante planos radiográficos, siendo visibles en caso de gota visceral si la inflamación se acompaña de depósito de calcio alrededor de los cristales de ácido úrico (FRYE, 1991; RÜBEL *et al.*, 1991). Sin embargo, estudios recientes han demostrado la utilidad de las técnicas de ultrasonografía en la evaluación en serpientes de los órganos celómicos, incluidos los riñones (ISAZA *et al.*, 1993). Un diagnóstico precoz de la hipoplasia renal hubiera determinado considerar necesarios análisis sanguíneos periódicos para evaluar los niveles de ácido úrico en sangre (valores > 15 mg/dl son considerados elevados) (CAMPBELL, 1996) y establecer precozmente el tratamiento adecuado. Si bien el curso es comúnmente fatal en casos de severa gota visceral, cuando se diagnostica en fases iniciales puede ser tratada farmacológicamente a largo plazo con buenos resultados (MADER, 1996b).

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento al Dr. E. R. Jacobson, College of Veterinary Medicine, University of Florida, por sus comentarios sobre el caso, y a los miembros del Learning Resources and Communications, BioMedical Photography, University of Florida, por su asistencia en la elaboración de las ilustraciones. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por una beca de la Consejería de Educación, Cultura y Deportes del Gobierno Autónomo de Canarias concedida al primer autor.

REFERENCIAS

- ANDREWS, F. M., ROSOL, T. J., KOHN, C. W., REED, S. M. & DiBARTOLA, S. P. (1986): Bilateral renal hypoplasia in four young horses. *J. A. V. M. A.*, 189(2): 209-212.
- APPLEBY, E. C. and SILLER, W. G. (1960): Some cases of gout in reptiles. *J. Path. Bact.*, 80: 427-430.
- BARTEN, S. L. (1996): Lizards, pp. 47-61, in: MADER, D. R. (ed.), *Reptile medicine and surgery*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania.
- CAMPBELL, T. W. (1996): Clinical pathology, pp. 248-257, in: MADER, D. R. (ed.), *Reptile medicine and surgery*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania.
- COOPER, J. E. & JACKSON, O. F. (1981): Miscellaneous diseases, pp. 487-504, in: COOPER, J. E. and JACKSON, O. F. (eds.), *Diseases of the Reptilia*, Vol 2. Academic Press, London.
- FRANK, W. (1981): Endoparasites, pp. 291-358, in: COOPER, J. E. and JACKSON, O. F. (eds.), *Diseases of the Reptilia*, Vol 2. Academic Press, London.
- FRYE, F. L. (1991): Nutrition: a practical guide for feeding captive reptiles, pp. 41-100, in: FRYE, F. L. (ed.), *Biomedical and surgical aspects of captive reptile husbandry* Vol 1, Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- ISAZA, R., ACKERMAN, N., & JACOBSON, E. R. (1993): Ultrasound imaging of the coelomic structures in the boa constrictor (*Boa constrictor*). *Vet. Radiol. Ultras.*, 34(6): 445-450.
- JACKSON, O. F., & COOPER, J. E. (1981): Nutritional diseases, pp. 409-428, in: COOPER, J. E. and JACKSON, O. F. (eds.), *Diseases of the Reptilia*, Vol 2. Academic Press, London.
- JACOBSON, E. R. (1976): Gentamicin-related visceral gout in two boid snakes. *Vet. Med. Small Anim. Clin.*, 71(3): 361-363.
- KISSANE, J. M. (1974): Congenital malformations, pp. 69-119, in: HEPTINSTALL, R. H. (ed.) *Pathology of the kidney*, Vol 1. Little, Brown and Company, Boston.
- LINNETZ, E. H., NICHOLS, D. K., DEMETER, B. J., & SCARLETT, J. M. (1996): High prevalence of gout at necropsy in giant day geckos (*Phelsuma madagascariensis*) at the National Zoological Park. *American Association of Zoo Veterinarians*, Proceedings, pp. 223-227. Puerto Vallarta, Mexico.
- MADER, D. R. (1996a): Euthanasia and necropsy, pp. 277-281, in: MADER, D. R. (ed.), *Reptile medicine and surgery*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania.
- MADER, D. R. (1996b): Gout, pp. 374-379, in: MADER, D. R. (ed.), *Reptile medicine and surgery*. W.B. Saunders Company, Philadelphia, Pennsylvania.
- MASON, R. W. & COOPER, R. (1985): Congenital bilateral renal hypoplasia in Large White pigs. *Aust. Vet. J.*, 62(12): 413-414.
- MAXIE, M. G. (1985): The urinary system, pp. 343-411, in: JUBB, K. V. F., KENNEDY, P. C., and PALMER, N. (eds.), *Pathology of domestic animals* Vol 2. Academic Press, Inc., Orlando, Florida.
- MONTALI, R. J., BUSH, M., & SMELLER, J. M. (1979): The pathology of nephrotoxicity of gentamicin in snakes. A model for reptilian gout. *Vet. Pathol.*, 16(1): 108-115.
- OLDHAM, J. O., SMITH, H. M., & MILLER, S. A. (1970): The urinogenital system, pp. 49-54, in: OLDHAM, J. O., SMITH, H. M., and MILLER, S. A. (eds.), *A laboratory perspective of snake anatomy*. Stipes Publishing Company, Champaign, Illinois.
- ORÓS, J., DÉNIZ, S., RODRÍGUEZ, J. L., RODRÍGUEZ, F., MOLINA, J. M., & FERNÁNDEZ, A. (1996): Hallazgos anatomopatológicos y microbiológicos en reptiles mantenidos en cautividad y tortugas marinas de vida libre. *Rev. Esp. Herp.*, 10: 117-125.
- RÜBEL, A., KUONI, W., & FRYE, F. L. (1991): Radiology and imaging, pp. 185-208, in: FRYE, F. L. (ed.), *Biomedical and surgical aspects of captive reptile husbandry* Vol 1. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.
- SMELLER, J. M., SLICKERS, K., & BUSH, M.

- (1978): Effect of feeding on plasma uric acid levels in snakes. *Am. J. Vet. Res.*, 39(9): 1556-1557.
- WALLACH, J. D. and CHARLES-HOESSLE, A. A. (1967): Visceral gout in captive reptiles.

J. A. V. M.A., 151(7): 897-899.

Recibido: 20/12/97

Aceptado: 22/07/98

Análisis cladístico de las especies del género *Homonota* (Gekkonidae)

VIRGINIA ABDALA

Instituto de Herpetología, FML-CONICET. Fac. De Ciencias Naturales UNT.
Miguel Lillo 251, 4000 Tucumán, Argentina. E-mail: virginia@unt.edu.ar

Resumen: Se presenta un análisis de las relaciones cladísticas en siete especies del geconino sudamericano *Homonota*, utilizando caracteres cualitativos, merísticos y osteológicos. Se utilizó el programa Pee-Wee para DOS, comandos *mult**15 y *mswap*+, éste último provee la solución exacta para la matriz analizada. La matriz fue enraizada en seis taxones de geconinos sudamericanos. Se obtuvo un único cladograma: ((((((fas uru)und)whi bor and) dar) ((bri phy) gym)) (gar van) gon). *Gonatodes* (esfaerodactilino) es el taxón hermano de los geconinos considerados. *Homonota* es un grupo monofilético separado de *Garthia*. La gimnodactilia es una convergencia entre *Garthia*, *Gymnodactylus* y *Homonota*.

Palabras clave: Gecos, cladística, *Homonota*, *Garthia*.

Abstract: Cladistic relationships of the *Homonota* species (Gekkonidae).- Qualitative, meristic and osteological characters of species of *Homonota* were analyzed cladistically using the MS-DOS Pee-Wee computer program for parsimony analysis under implied weights. Six taxones of South American geconines were used as the outgroup. The best fitting hypothesis leads to the following conclusions: ((((((fas uru)und)whi bor and) dar) ((bri phy) gym)) (gar van) gon). *Gonatodes* is the sister group of the geconines analyzed. *Homonota* is a monophyletic group. *Homonota* and *Garthia* are in different clades. The character gimnodactilie in *Homonota*, *Garthia* and *Gymnodactylus* is a convergence.

Keywords: Geckos, cladistics, *Homonota*, *Garthia*.

INTRODUCCIÓN

Homonota es un género de geconos sudamericanos, que se distribuye desde los 15° latitud sur en Brasil, hasta los 54° de latitud sur, en Argentina, no habiendo ningún otro gecon conocido de distribución tan austral.

Las relaciones entre las especies del género *Homonota* fueron abordadas previamente por KLUGE (1964), quien considera al género integrado por nueve especies: *H. horrida*; *H. underwoodi*; *H. borelli*; *H. whitii*; *H. uruguayensis*; *H. darwini*; *H. gaudichaudii*; *H. dorbingyi* y *H. pasteuri* (*nomen novum* para *H. fasciata*). Las tres últimas especies han padecido diversos problemas de asignación. KLUGE (1965) confirma el estatus taxonómico de *H. pasteuri*. VANZOLINI & DONOSO-BARROS (1965) crean el género *Garthia*, con la especie *G. gaudichaudii*, separándola de *Homonota*. DONOSO-BARROS (1966) asigna *H. dorbingyi* al género *Garthia*. VANZOLINI (1968) conserva el primitivo taxón *Gymnodactylus gaudichaudii* en el género *Garthia*; usa *H. pasteuri*, Wermuth como *nomen novum* para el primitivo taxón *Gymnodactylus fasciatus*; acepta *H. matogrossensis* (BERG, 1895) como especie válida, que había sido sinonimizada por KLUGE (1964) con *H. horrida*. CEI (1978 a) describe una nueva especie, *H. andicola*, y en CEI (1978b) discute el estado y distribución geográfica del género sin considerar las especies *H. dorbingyi*, *H. pasteuri* y *H. gaudichau-*

dii. VANZOLINI (1988) insiste en asignar *H. gaudichaudii* al género *Garthia*, y duda de la existencia de *H. dorbingyi*. ABDALA & LAVILLA (1993) proponen que *H. fasciata* es el nombre válido para *H. pasteuri* y *H. horrida*.

En este trabajo se presenta un análisis de las relaciones cladísticas entre las siguientes especies: *H. darwini*; *H. fasciata*; *H. uruguayensis*; *H. borelli*; *H. whitii*; *H. underwoodi*; *H. andicola*. No se han considerado *H. matogrossensis* ni *H. dorbingyi*, porque las evidencias encontradas hasta el momento no permiten superar la ambigüedad de su estatus taxonómico. Se consideran las especies *Garthia gaudichaudii* y *G. penai*. Se incluyen dos especies de *Garthia* puesto que las relaciones entre ambos géneros permanecen hoy poco claras.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el presente estudio se han utilizado los siguientes ejemplares para el análisis merístico (salvo que se especifique lo contrario, cada acrónimo con su número corresponde a un ejemplar): *Homonota fasciata* FML 863, 5 ejemplares; FML 1491, 13 ejemplares; MACN 2077, 6 ejemplares. *Homonota whitii* FML 6, 19 ejemplares. *Homonota underwoodi* FML 1310, 11 ejemplares; FML 1813, 8 ejemplares; FML 691; MCZ 58142 (paratipo); MACN 3262, 2 ejemplares. *Homonota darwini* FML 1828, 2 ejemplares; MCZ 170417; MCZ

170429; MCZ 170433; FMNH 133620; FMNH 132792; FMNH 133611; FMNH 133621. *Homonota andicola* IBA 1100-1; IBA 1406-1. *Homonota borellii* FML 438; FML 767; FML 1156; FML 1141. *Homonota uruguayensis* FML 1746, 4 ejemplares; FML 1745, 5 ejemplares; FML 1749, 4 ejemplares; FMNH 216412; FMNH 216413; FMNH 216537. *Vanzoia klugei* MZUSP 54056. *Briba brasiliana* MZUSP 73849. *Gymnodactylus geckoides* MZUSP 48123. *Gonatodes humeralis* MZUSP 25626. *Phyllopezus pollicaris* FML 2913, 2 ejemplares. *Garthia penai* MZUSP 60938.

Para el análisis osteológico se han revisado los siguientes ejemplares: *Homonota borellii* FML 933, 2 ejemplares. *Homonota darwini* FML 764, 2 ejemplares. *Homonota whitii* FML 777. *Homonota andicola* IBA 1447-2, IBA 1406-3. *Homonota underwoodi* FML 1490, 2 ejemplares; FML 1310; FML 2031, 2 ejemplares. *Homonota uruguayensis* FML 1746, 2 ejemplares. *Homonota fasciata* FML 1475; FML 1495; FML 1751, 4 ejemplares. *Garthia gaudichaudii* FML 1558; MZUSP 45329. *Garthia penai* MZUSP 60937. *Phyllopezus pollicaris* FML 3136; FML 2913, 2 ejemplares. *Vanzoia klugei* MZUSP 5913; MZUSP 54094. *Briba brasiliana* MZUSP 73849. *Gymnodactylus geckoides* MZUSP 48128. *Gonatodes humeralis* MZUSP 25607. Acrónimos: FML Colección de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. MZUSP Colección del Museo de Zoología de la Universidad de San Pablo, San Pablo, Brasil. IBA Instituto de Biología Animal, Mendoza, Argentina. MCZ Museum of Comparative Zoology, Harvard, Estados Unidos. FMNH Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

Los ejemplares para estudios osteológicos fueron sometidos a la técnica de diafanización y tinción diferencial de hueso y cartílago de WASSERSUG (1976).

Del análisis cualitativo y merístico y del osteológico se seleccionaron diferencias relevantes intertaxones, estos caracteres se sometieron a un análisis cladístico. Para el análisis cladístico se utilizó el programa para MS-DOS Pee-Wee 2.1 (GOLOBOFF, 1993b), que selecciona árboles con mayor Fi, con Fi definido como $Fi = K/(K+Esi)$. K es la constante de concavidad; Esi es el número de pasos extra para el carácter i. Para una fundamentación teórica del programa vease GOLOBOFF (1993 a). Se realizó un primer análisis usando el co-

mando *mult*15* (aleatorializa el orden de los taxones, crea un árbol de Wagner y lo envía a un swapeado de las ramas, tree bisection-reconnection, 15 veces, salvando no más de 20 árboles para la replicación). Dado que el tamaño de la matriz lo permitía - es un comando cuya realización insinúa mucho tiempo -, se hizo además el análisis con el comando *mswap+*; que provee una solución exacta, es decir, garantiza encontrar todos los árboles de máximo fit (Fi) para la matriz analizada.

Se consideraron las especies como taxones terminales y se utilizan caracteres no analizados en los trabajos previos. Los estados de carácter entre *G. gaudichaudii* y *G. penai* fueron coincidentes, por lo que se incluyeron como *Garthia gaudichaudii* en la matriz. El árbol se enraizó en taxones de geconinos sudamericanos que en un análisis previo (ABDALA, 1996) se consideraron como el grupo hermano de *Homonota*. Esto determinó, luego del análisis, la polaridad de los caracteres, por lo que las asignaciones 0 y 1 de la matriz, estados previos al análisis, son sólo convenciones para expresar estados diferentes de un carácter.

Algunos de los caracteres, como el 19, que no son informativos de las relaciones que se pretenden dilucidar, se han incluido de todas maneras porque dan cuenta de características anatómicas importantes de las especies de *Homonota*.

Varios caracteres polimórficos fueron considerados como ordenados para el análisis: 7, 10, 14 y 21, puesto que podría postularse para ellos una cierta secuencia lógica en tamaño, número, etc.

RESULTADOS

Análisis cladístico:

Del examen comparativo de los ejemplares, se seleccionaron los caracteres listados más abajo, distribuidos según la matriz incluida en el apéndice: *Carácter 0*- Borde de la abertura timpánica: 0) liso. 1) dentado. (Figura 1). Este carácter fue propuesto por KLUGE (1964) para *Homonota*. *Carácter 1*- Superficie de las escamas de la región lateral del cráneo: 0) granulares. 1) no granulares. *Carácter 2*- Superficie de las escamas de la región dorsal: 0) granulares. 1) no granulares. 2) no granulares más otro tipo. Este carácter es bastante interesante porque nunca se encuentran escamas granulares en esta región en ninguna especie

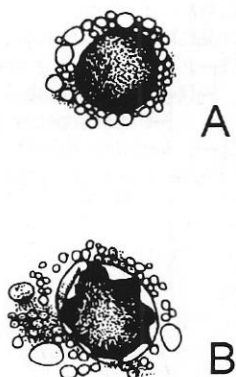


Figura 1.- Borde de la abertura timpánica. A) liso. B) dentado.

Figure 1.- Margins of the external ear opening. A) without denticulation. B) denticulated.

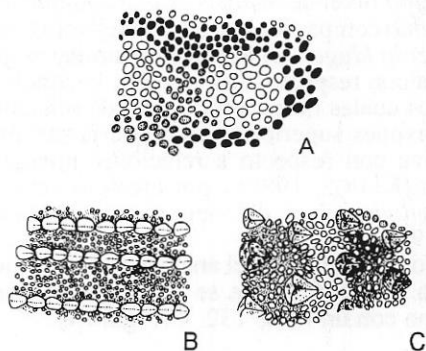


Figura 2.- Superficie de las escamas de la región lateral del cuerpo. A) lisas. B) aquilladas imbricadas. C) aquilladas yuxtapuestas.

Figure 2.- Lateral body scutellation. A) smooth. B) granular. C) keeled.

Homonota, mientras que en *Garthia* es el estado más común, descrito para el género por VANZOLINI & DONOSO-BARROS (1966). **Carácter 3** -Superficie de las escamas de la región lateral del cuerpo: 0) lisas. 1) granulares. 2) aquilladas. 3) combinadas. (Figura 2). **Carácter 4** - Cromatóforos en la región ventral: 0) presentes. 1) ausentes. Este carácter fue ya considerado por KLUGE (1964) como diagnóstico para *H. underwoodii*. Se presenta

también en *Vanzoia klugei*. **Carácter 5** - Superficie de las escamas dorsales de la cola: 0) lisas. 1) granulares. 2) aquilladas. **Carácter 6** - Superficie de las escamas de la región dorsal del brazo: 0) lisas. 1) aquilladas. **Carácter 7** - Número de escamas alrededor de la línea media: 0) entre 50 y 72. 1) entre 31 y 43. 2) entre 72 y 90. **Carácter 8** - Disposición de las escamas dorsales: 0) imbricadas. 1) yuxtapuestas. **Carácter 9** - Ectopterigoides: 0) ensanchado en zona media. 1) angosto. ABDALA (1992) define este carácter como discriminante entre las especies de *Homonota*, aunque aclara que existe una notable homogeneidad en las estructuras osteológicas craneanas del género. **Carácter 10** - Brazos laterales de la interclavícula: 0) anchos y rectos. 1) delgados y curvos. 2) delgados y rectos. 3) sin brazos. **Carácter 11** - Proceso basal de la interclavícula: 0) parcialmente rodeado por el esternón. 1) totalmente rodeado. **Carácter 12** - Relación ancho/largo (máx.) de la interclavícula: 0) <2. 1) >2. **Carácter 13** - Forma de la fenestra isquiopública: 0) alargada anteroposteriormente. 1) angosta. Grismer (1988) define este carácter como informativo para los geos eublefáridos, considerando el estado "forma de corazón" (alargada anteroposteriormente) como derivado. **Carácter 14** - Número de vértebras de la serie pigal: 0) 4. 1) 3. 2) 2. HOLDER (1960) define las vertebrae pigales como aquellas anteriores a las caudales desprovistas de planos de fractura. Ella encuentra un número predominante de 5 en las especies australianas que analiza, a diferencia de las 3 o 4 para los taxones del presente trabajo. **Carácter 15** - Surco rostral: 0) ausente. 1) presente. **Carácter 16** - Estuche para alojar uñas retraídas: 0) ausente. 1) presente. VANZOLINI & DONOSO-BARROS (1966) definieron este carácter como diagnóstico para el nuevo género *Garthia*, el que se considera aquí una autapomorfia del taxón. **Carácter 17** - Número de postmentales: 0) 2. 1) más de 2. **Carácter 18** - Foramen estapedial: 0) ausente. 1) presente. Este carácter ha sido considerado en diversos análisis. BAUER (1990) y KLUGE & NUSSBAUM (1995) consideran que la posesión de foramen es la condición plesiomórfica entre los geconinos sudafricanos. **Carácter 19** - Huesos cloacales: 0) ausentes. 1) presentes. La presencia de estos huesos cloacales es considerada una sinapomorfia para los Gekkonoidea (KLUGE, 1987). La pérdida de los mismos parece haberse realizado por lo menos seis veces independientemente (KLUGE,

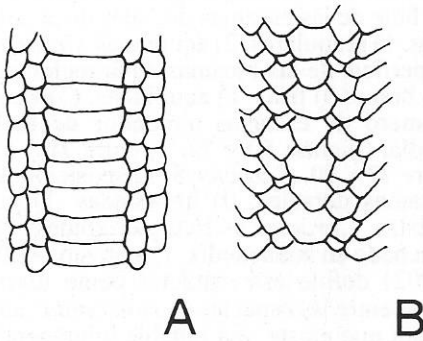


Figura 3.- Escamas ventrales de la cola. A) lisas. B) notablemente rectangulares.

Figure 3.- Subcaudals scales. A) normal. B) rectangular.

1982). **Carácter 20-** Escamas ventrales de la cola: 0) lisas. 1) notablemente rectangulares. (Figura 3). Las escamas notablemente rectangulares fueron definidas por KLUGE (1964) como diagnósticas para *H. whitii*, y aparece también en los ejemplares de *Gymnodactylus* analizados. **Carácter 21-** Tamaño de las escamas aquilladas dorsales: 0) carecen. 1) muy pequeñas. 2) normales. 3) muy grandes. **Carácter 22-** Distribución: 0) no como en 1. 1) andina. CEI (1978) describe esta nueva especie, con una distribución geográfica muy restringida en Los Andes. Si bien esta distribución ha sido ampliada recientemente (TORRES *et al.*, 1997), continúa siendo muy típica para el taxón. **Carácter 23-** Huevos por puesta: 0) 1. 1) dos o tres. KLUGE (1987) considera que dos huevos por puesta es el estado de carácter típico para geconinos, considerado por él como el estado plesiomórfico. La reducción a un huevo por puesta, como sucede para varias especies de *Homonota*, se ha visto también en la mayoría de los *Phyllodactylus* del nuevo mundo (BAUER, *et al.*, 1997), y ha sido sólo raramente observada en los geconinos (KLUGE, 1987). Existen asimismo numerosos datos acerca de puestas de tres huevos, por ejemplo para *Phyllopezus* (VANZOLINI, 1980) y para *Gymnodactylus geckoides darwini* (VANZOLINI, 1953). **Carácter 24-** DÍgitos: 0) con expansiones. 1) gimnodactílicos. Este carácter ha sido ampliamente discutido, especialmente en lo referente al origen de las lamelas subdigitales ampliadas (UNDERWOOD, 1954; RUSSELL, 1976). **Carácter 25-**

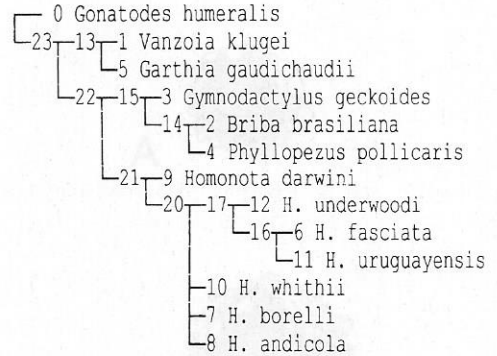


Figura 4.- Único cladograma obtenido con el comando *mswap+* (solución exacta).

Figure 4.- Cladogram obtained with the *mswap+* command (exact solution).

Frontales: 0) único. 1) pares. KLUGE (1967), considera este carácter como no informativo de las relaciones de grupos hermanos entre los principales linajes de geocos, pero a este restringido nivel de análisis es una apomorfía de *Garthia* compartida con algunos ejemplares de *Vanzoia klugei*. Una situación similar se presenta con respecto a los nasales, la condición de los cuales no es informativa de relaciones de taxones superiores, pero podría ser informativa con respecto a relaciones intergenéricas (KLUGE, 1987), por ejemplo entre los "*Phyllodactylus*" del viejo mundo (BAUER *et al.*, 1997).

Como resultado del análisis de la búsqueda de la solución exacta se encontró un cladograma con un fit de 132, 4 (Figura 4).

DISCUSIÓN

El cladograma obtenido, al cual se referirá toda esta discusión (Figura 4), muestra a *Gonatodes humeralis*, el único sphaerodactilino incluido en la matriz, como grupo hermano del resto de los geconinos. Esta relación entre geconinos y sphaerodactilinos fue ya propuesta por KLUGE (1995). *Homonota* constituye un grupo monofilético en relación al resto de los geconinos considerados. Este análisis refuerza la idea de VANZOLINI & DONOSO-BARROS (1966) acerca de la existencia de *Garthia* como taxón independiente de *Homonota*, ya que en este caso integra un clado con *Vanzoia*, relación ya propuesta por el análisis filogenético basado en caracteres de osteología

craneal (ABDALA, 1996). También en ABDALA & MORO (1996) ambos taxones pertenecen a clados bastante alejados entre sí.

Otra vez se obtiene que el carácter gimnodactilia es una convergencia entre *Gymnodactylus*, *Garthia* y *Homonota* (ABDALA, 1996 ; ABDALA & MORO, 1996). Respecto a las relaciones de estos tres taxones, VANZOLINI (1968) encuentra grandes diferencias entre la morfología del hioides de *Homonota* y *Garthia* con respecto al de *Gymnodactylus geckoides*, al que considera del típico tipo geconino.

El género *Homonota* está sustentado por dos sinapomorfias, borde de la abertura timpánica dentado (0.1) y tres vértebras en la serie pical (14.1).

La posición más basal entre las especies de *Homonota* corresponde a *H. darwini*, taxón hermano de las demás especies, todas las cuales comparten la sinapomorfía en el proceso basal de la interclavícula totalmente rodeado por el esternón (11.1). Los taxones que quedan se agrupan en un clado que comprende a *H. underwoodii* como taxón hermano de *H. fasciata* + *H. uruguayensis* (nodo 17). La sinapomorfía que sustenta este nodo 17 es ectopterigoides angosto en la línea media (9.1). Finalmente resta el nodo 16, *H. fasciata* + *H. uruguayensis*, sustentado por dos sinapomorfias: superficie de las escamas de la región lateral del cuerpo aquilladas (3.2) y superficie de las escamas de la región dorsal del brazo aquilladas (6.1). Por otra parte, estas dos especies presentan la escama internasal siempre presente y una intensa concentración de cromatóforos en la región labial (ABDALA, 1993). Las relaciones de *H. andicola*, *H. whitii* y *H. borellii* con estos clados permanecen no resueltas.

En un estudio anterior acerca de las relaciones interespecíficas de *Homonota* (ABDALA, 1993), se obtuvieron dos cladogramas que difieren entre sí por la constitución del taxón que se agrega al nodo *H. fasciata* + *H. uruguayensis*, en un caso *H. underwoodii* (como en la presente hipótesis) y en el otro *H. borellii*, además de diferencias en la ubicación de *H. whitii* y *H. andicola*, por esta indefinición es que el nodo permanece irresuelto en el cladograma de consenso estricto (Figura 5).

H. underwoodii, *H. whitii* y *H. borellii* presentan un estado de transición entre dos grupos claramente definidos por la escutelación dorsal, lisa o aquillada, y su disposición, imbricadas o yuxtapuestas (KLUGE, 1964).

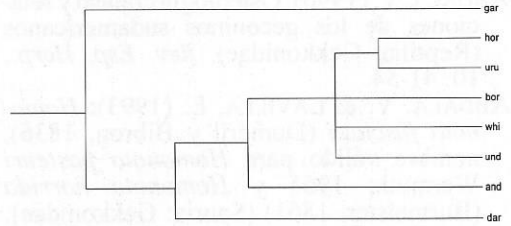


Figura 5.- Cladograma de consenso estricto obtenido por Abdala (1993).

Figure 5: Strict consensus cladogram obtained by Abdala (1993).

Mientras *H. fasciata* y *H. uruguayensis* presentan el dorso del cuerpo y brazos y partes laterales del cuerpo cubiertos de grandes escamas aquilladas, en *H. borellii* estas disminuyen sensiblemente de tamaño y se reducen sólo al dorso del cuerpo. En *H. whitii* las escamas desaparecen y las proporciones generales del cuerpo aumentan respecto de *H. borellii*, aunque mantienen rasgos muy semejantes a éste como, por ejemplo, el diseño dorsal de coloración acercándose al grupo de escamas dorsales lisas conformado típicamente por *H. andicola* y *H. darwini*. A pesar de este estado transicional, en el presente análisis la situación de *H. underwoodii* como integrante del clado *H. fasciata* + *H. uruguayensis* es clara, sin embargo, la información de la matriz utilizada no permite resolver las relaciones de todas las especies de *Homonota*.

CONCLUSIONES

Garthia y *Homonota* constituyen taxones separados, que ni siquiera integran el mismo clado.

Homonota darwini es la más basal de las especies de *Homonota*.

La gimnodactilia es un carácter convergente entre *Garthia*, *Homonota* y *Gymnodactylus*, únicos geconinos gimnodactílidos sudamericanos.

REFERENCIAS

- ABDALA, V. (1992): Aportes a la osteología comparada en el género *Homonota* (Sauria: Gekkonidae). I. cráneo. *Acta Zool. Lilloana*, 41: 247-256.
- ABDALA, V. (1993): *Revisión del género Homonota* Gray 1845. Tesis Doctoral.

- Universidad Nacional de Tucumán.
- ABDALA, V. (1996): Osteología craneal y relaciones de los geconinos sudamericanos (Reptilia: Gekkonidae). *Rev. Esp. Herp.*, 10: 41-54.
- ABDALA, V. & LAVILLA, E. (1993): *Homonota fasciata* (Duméril y Bibron, 1836), nombre válido para *Homonota pasteyri* Wermuth, 1965 y *Homonota horrida* (Burmeister, 1861) (Sauria: Gekkonidae). *Acta Zool. Lilloana*, 42(2): 279-282.
- ABDALA, V. & MORO, S. (1996): Cranial musculature of South American Gekkonidae. *J. Morphol.*, 229: 59-70.
- BAUER, A. (1990): Phylogenetics Systematics and Biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). *Bonner Zoologische Monographien*, 30: 1-218.
- BAUER, A.M.; GOOD, D. A. & BRANCH, W. (1997): The taxonomy of the southern african leaf-toed geckos (Squamata: Gekkonidae), with a review of old world "*Phyllodactylus*" and the description of five new genera. *Proc. Calif. Acad. Of Sciences*, 49(14): 447-497.
- CEI, J.M. (1978a): *Homonota andicola*, nueva especie de Gekkonidae (Sauria, Reptilia) de la región andina de Uspallata, Argentina. *Publ. Ocas. Inst. Biol. Animal. U.N.C.*, Mendoza, S.C. N° 1: 1-2.
- CEI, J.M. (1978b): Estado taxonómico y distribución geográfica de las especies del género *Homonota*. *Publ. Ocas. Inst. Biol. Animal. U.N.C.*, Mendoza, S.C. N° 9: 1-3.
- GRISMER, L. (1988): Eublepharid Geckos in *Phylogenetics Relationships of the Lizard Families* (Estes, R. & G. Pregill, eds.). Stanford University Press. 631 pp.
- GOLOBOFF, P. (1993a): Estimating Character weights during tree search. *Cladistics*, 9: 83-91.
- GOLOBOFF, P. (1993b): *Pee-Wee*. Documento distribuido por el autor. San Miguel de Tucumán, 1993.
- GOLOBOFF, P. (1995): A revision of the South American spiders of the family Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae). Part I: species from Peru, Chile, Argentina, and Uruguay. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 224: 1-189.
- KLUGE, A. (1964): A revision of the South American gekkonid lizard genus *Homonota* Gray. *Amer. Mus. Novit.*, 2193: 1-41.
- KLUGE, A. (1965): Noteworthy records of the gekkonid lizard genus *Homonota* Gray from Argentina. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.*, 64(3): 127-131.
- KLUGE, A. (1967): Higher taxonomic categories of Gekkonid lizards and their evolution. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 135: 1-59.
- KLUGE, A. (1983): Cladistic relationships among gekkonid lizards. *Copeia*, 1983: 465-475.
- KLUGE, A. (1982): Cloacal bones and sacs as evidence of gekkonoid lizard relationships. *Herpetologica*, 38: 348-355.
- KLUGE, A. (1987): Cladistic Relationships in the Gekkonidae (Squamata, Sauria). *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 173: 1-54.
- KLUGE, A. (1995): Cladistic Relationships of the Sphaerodactyl Lizards. *Amer. Mus. Novitate*, 3139: 23 pp.
- KLUGE, A.G. & NUSSBAUM, R.A. (1995): A review of African-Magadascar gekkonid lizard phylogeny and biogeography (Squamata). *Mis. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 183: 1-20.
- RUSSELL, A. (1976): Some comments concerning interrelationships amongst gekkonine gekkos, 1-262 pp., in: d'A. Bellairs, A. & Cox, C.B. (eds.), *Morphology and Biology of Reptile*, Academic Press, London.
- RUSSELL, A. P. & BAUER, A. M. (1988) Paraphalangeal elements of gekkonid lizards: a comparative study. *J. Morphol.*, 197(2): 221-240.
- VANZOLINI, P.E. (1953): Sobre a diferenciação geográfica de *Gymnodactylus geckoides* (Sauria, Gekkonidae). *Papeis Avulsos do Departamento de Zoologia*, XI (15): 263-270.
- VANZOLINI, P.E. (1968a): Lagartos brasileiros da família Gekkonidae (Sauria). *Arq. Zool. S. Paulo*, 17(1): 1-84.
- VANZOLINI, P.E. (1968b): Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arq. Zool. S. Paulo*, 17(2): 85-112.
- VANZOLINI, P.E. (1988): Distributional patterns of South American lizards, 317-342 pp. En R.W. Heyer and P.E. Vanzolini (eds.), *Proceedings of a workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- VANZOLINI, P. & DONOSO-BARROS, R. (1966): *Garthia*, gênero novo para *Gymnodactylus gaudichaudii* Duméril & Bibron (Sauria, Gekkonidae). *Papeis Avulsos Dep. Zool. S. Paulo*, 18: 129-131.
- VANZOLINI, P.E., RAMOS COSTA & VITT L. (1980): Repteis das Caatingas. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 161pp.

WASSERSUG, R. (1976): A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain. Tech.*, 51: 131-134.

Recibido: 08/01/98

Aceptado: 22/03/98

Apéndice

Matriz de caracteres. Matrix compared: Taxones and Character codes Pee-Wee 26 13

gon	00000	10210	00-03	100--	-00010
van	00011	-0010	30002	000--	000-0A
bri	00230	-1-10	1-013	100--	030-00
gym	00230	20-10	---04	101--	120110
phy	10230	-0210	20013	100--	-20100
gar	00000	00000	00000	01-0-	0-0111
fas	11120	21111	01100	10011	020110
bor	10100	00110	01001	10011	010110
and	10100	00000	0100-	10011	021110
dar	10100	0000-	10010	10-11	020110
whi	10100	00010	01001	10011	120110
uru	00120	01101	01011	10011	020B10
und	11101	00011	01000	10011	020110

A= [01] B= [12]

Lista de apomorfias. Apomorphies shown by Cladistic Analysis.

van:

- char 3: 0 → 1
- char 4: 0 → 1
- char 10: 01 → 3
- char 24: 1 → 0

bri:

- char 6: 0 → 1
- char 21: 2 → 3

gym:

node 13:

- char 14: 3 → 4
- char 17: 0 → 1
- char 20: 0 → 1

phy:

- char 0: 0 → 1
- char 10: 1 → 2

gar:

- char 8: 1 → 0
- char 14: 2 → 0
- char 16: 0 → 1

hor:

- char 5: 0 → 2
- char 12: 0 → 1

bor:

- char 21: 2 → 1

and:

- char 8: 1 → 0
- char 22: 0 → 1

dar:

- char 8: 1 → 0
- char 13: 0 → 1
- char 14: 1 → 0

whi:

- char 20: 0 → 1

uru:

- char 0: 1 → 0
- char 8: 1 → 0
- char 13: 0 → 1

und:

- char 4: 0 → 1
- char 15: 1 → 0
- node 14:
 - char 13: 0 → 1
 - char 24: 1 → 0

node 15:

- char 2: 1 → 2
- char 3: 0 → 3

node 16:

- char 3: 0 → 2
- char 6: 0 → 1

node 17:

- char 9: 0 → 1

node 20:

- char 11: 0 → 1

node 21:

- char 0: 0 → 1
- char 14: 23 → 1

node 22:

- char 2: 0 → 1
- char 21: 0 → 2

node 23:

- char 5: 1 → 0
- char 23: 0 → 1

Lista de cambio de los caracteres en los nodos. Characters and cladogram nodes compared.

Character (0)

- node 0: 0
- node 21: 0 → 1
- uru: 1 → 0
- phy: 0 → 1

Character (1)

- node 0: 0
- node 17: 0 → 01
- und: 01 → 1
- uru: 01 → 0
- hor: 01 → 1

Character (2)

- node 0: 0
- node 22: 0 → 1
- node 15: 1 → 2

Character (3)

- node 0: 0
- node 16: 0 → 2
- node 15: 0 → 3
- van: 0 → 1

Character (4)

node 0: 0
 und: 0 → 1
 van: 0 → 1
 Character (5)
 node 0: 1
 node 23: 0
 node 15: 0 → 02
 hor: 0 → 2
 gym: 02 → 2
 Character (6)
 node 0: 0
 node 16: 0 → 1
 bri: 0 → 1
 Character (7)
 node 0: 2
 node 23: 0.2
 node 21: 0.2 → 01
 node 18: 01 → 0
 node 16: 01 → 1
 node 13: 0.2 → 0
 und: 01 → 0
 dar: 01 → 0
 bor: 01 → 1
 phy: 0.2 → 2
 Character (8)
 node 0: 1
 uru: 1 → 0
 dar: 1 → 0
 and: 1 → 0
 gar: 1 → 0
 Character (9)
 node 0: 0
 node 17: 0 → 1
 Character (10)
 node 0: 0
 node 23: 01
 node 20: 01 → 0
 node 14: 01 → 1
 dar: 01 → 1
 gar: 01 → 0
 phy: 1 → 2
 van: 01 → 3
 Character (11)
 node 0: 0
 node 20: 0 → 1
 Character (12)
 node 0: ?
 node 23: 0
 hor: 0 → 1
 Character (13)
 node 0: 0
 node 14: 0 → 1
 uru: 0 → 1
 dar: 0 → 1
 Character (14)

node 0: 3
 node 23: 23
 node 21: 23 → 1
 node 17: 1 → 01
 node 15: 23 → 3
 node 13: 23 → 2
 und: 01 → 0
 uru: 01 → 1
 dar: 1 → 0
 hor: 01 → 0
 gar: 2 → 0
 gym: 3 → 4
 Character (15)
 node 0: 1
 node 13: 1 → 0
 Character (16)
 node 0: 0
 gar: 0 → 1
 Character (17)
 node 0: 0
 gym: 0 → 1
 Character (18)
 node 0: ?
 node 23: 01
 node 21: 01 → 1
 gar: 01 → 0
 Character (19)
 node 0: ?
 node 23: 1
 Character (20)
 node 0: ?
 node 23: 0
 whi: 0 → 1
 gym: 0 → 1
 Character (21)
 node 0: 0
 node 22: 0 → 2
 bor: 2 → 1
 bri: 2 → 3
 Character (22)
 node 0: 0
 and: 0 → 1
 Character (23)
 node 0: 0
 node 23: 1
 uru: 1 → 12
 hor: 1 → 12
 Character (24)
 node 0: 1
 node 14: 1 → 0
 van: 1 → 0
 Character (25)
 node 0: 0
 node 13: 0 → 01
 gar: 01 → 1

Cariotipo de *Liolaemus saxatilis* (Squamata: Tropiduridae): definición y comparación con otros taxones del grupo *chiliensis*.

AIASSA, D., N. GORLA, L. AVILA Y R. MARTORI.

*Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto
Agencia Postal N° 3, 5800-Río Cuarto, Argentina.*

Resumen: *Liolaemus saxatilis* es un lagarto tropidúrido de mediano tamaño incluido dentro del grupo *chiliensis* por Etheridge (1995) y descrito en las sierras de Córdoba, en el centro de Argentina. Se estudiaron los cromosomas de cuatro ejemplares machos y dos hembras de esa especie implementando la técnica de raspado celular de tejido intestinal adaptada a técnicas cromosómicas convencionales. Se analizaron un total de 56 metafases de las cuales se armaron 20 cariotipos. El número cromosómico encontrado es $2n: 32$, constituido por 6 pares de macrocromosomas y 20 microcromosomas. Los pares 1, 3, 4 y 5 son metacéntricos y los 2 y 6 son submetacéntricos. Los pares 3 y 4 son indiferenciables entre sí. Los microcromosomas tienen una morfología puntiforme a excepción de los tres primeros pares (pares 7, 8 y 9). El par 7 es acrocéntrico o telocéntrico y los 8 y 9 son metacéntricos. Según estos resultados *L. saxatilis* pertenece a las especies de *Liolaemus* con cariotipo conservado al igual que otras especies del grupo *chiliensis*. En la comparación con los cariotipos del grupo reportados en la bibliografía, es posible diferenciar a *L. saxatilis* del resto.

Palabras clave: *Liolaemus*, cariotipo, saurios, Tropiduridae.

Abstract: Karyotype of *Liolaemus saxatilis* (Squamata: Tropiduridae) and comparison with others taxons of the *chiliensis* group.- *Liolaemus saxatilis* is a saurie tropiduridae of median size, described for the Comechingones hills (Córdoba province, Argentina) and included in the *chiliensis* group by Etheridge (1995). In the present work six individuals are studied, four males and two females, from the locality where this taxon was described. Conventional cytogenetic techniques are employed to analyze the chromosomes at intestinal cells. The karyotype of *Liolaemus saxatilis* is described. The diploid number is $2n: 32$, composed of 6 pairs of macrochromosomes and 20 microchromosomes. The macrochromosomes pairs number 1, 3, 4 and 5 are metacentric, being the morphology of pairs number 2 and 6 submetacentric. The microchromosomes are diminute with dot appearance with the exception of the pairs number 7, 8, and 9. The pair number 7 is clearly acrocentric or telocentric and pairs number 8 and 9 are metacentric. Using these three first pairs of microchromosomes it is possible to differentiate *Liolaemus saxatilis* from others taxons of the *chiliensis* group. This is the first report of karyotype $2n: 32$ of *Liolaemus saxatilis*.

Key words: *Liolaemus*, karyotype, Sauries, Tropiduridae

INTRODUCCIÓN

Liolaemus saxatilis ÁVILA *et al.*, 1992, es un lagarto de mediano tamaño (Figura 1), típico de ambientes con afloramientos rocosos de la región serrana de las provincias de Córdoba y San Luis. Es insectívoro, ovíparo, heliótermo y presenta un conspicuo dimorfismo sexual en su patrón de coloración. Muchos aspectos de su biología son aún desconocidos.

Por algunas características de escamación y coloración, tales como los patrones de estrías longitudinales claras y oscuras, las escamas nucas grandes e imbricadas, las escamas dorsales imbricadas y quilladas formando estrías longitudinales e hileras festoneadas de escamas amarillentas en la parte posterior del muslo, CEI (1993) lo asigna al grupo "*bibro-ni*", el cual comparte con otras especies como *L. bitaeniatus* y *L. gracilis*. Etheridge (1995), en su propuesta de clasificación filogenética de Liolaeminae, lo incluye en el "grupo" *chiliensis*, supuestamente monofilético y caracte-

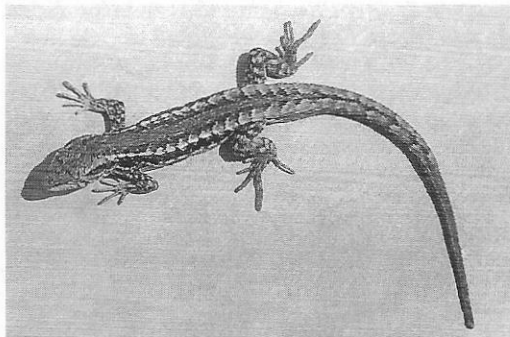


Figura 1.- Macho de *Liolaemus saxatilis*.

Figure 1.- Male of *Liolaemus saxatilis*.

rizado por poseer cuatro o menos poros cloacales y surco de Meckel fusionado. En el presente trabajo se sigue la clasificación sugerida por ETHERIDGE (1995).

Desde el punto de vista citogenético el grupo *chiliensis* es el más estudiado y presenta una gran diversidad interespecífica en la confi-

guración cromosómica diploide (LAMBOROT, 1993).

El número diploide $2n$: 36 constituido por 12 macro y 24 microcromosomas es considerado por GORMAN (1973) como primitivo para los "iguánidos". Bajo la denominación de "iguánidos" se agrupan las familias Tropiduridae, Polychrotidae, Phrynosomatidae, Opluridae, Iguanidae, Hoplocercidae, Crotaphytidae y Corytophanidae (FROST & ETHERIDGE, 1989).

Diez taxones de *Liolaemus* del grupo *chiliensis* fueron clasificados citogenéticamente por LAMBOROT & ALVAREZ-SARRET (1989) en dos grupos: especies con cariotipo conservado ($2n$: 30 a 34) y especies con número cromosómico incrementado ($2n$: 38 a 44). El primer grupo está representado por especies que retienen relativamente el cariotipo $2n$: 36 considerado ancestral y el segundo por las que presentan un gran número de macrocromosomas y una amplia variación cariotípica.

El objetivo del presente trabajo es definir el cariotipo de *L. saxatilis* y compararlo con los otros ya descriptos, pertenecientes al grupo *chiliensis*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron los cromosomas de seis ejemplares adultos (cuatro machos y dos hembras) de *L. saxatilis* capturados en la localidad de Achiras (Córdoba), localidad tipo de la especie (ÁVILA *et al.*, 1992). Los lagartos fueron estudiados cromosómicamente a partir de células de la luz intestinal con técnicas de coloración convencionales y depositados en la colección herpetológica de la Universidad Nacional de Río Cuarto como ZVUNRC 3842, 3843, 3957, 3958, 3959 y 3960.

Los individuos fueron inyectados intraperitonealmente con solución de colchicina 0,6% (0,1 ml/g de peso) y sacrificados con cloroformo dos horas después. Posteriormente se extrajo un trozo de intestino delgado, se sumergió en solución hipotónica de citrato de sodio al 1% durante 20 minutos y se fijó con metanol: ácido acético (3:1) igual tiempo. Las extensiones de células epiteliales del intestino se obtuvieron por raspado de la luz intestinal con ayuda de un bisturí sobre un portaobjetos. Se realizó coloración de Giemsa 1:10 en agua corriente por 3 a 4 minutos.

Las extensiones se analizaron al microscopio óptico con un aumento de 1000x y se di-

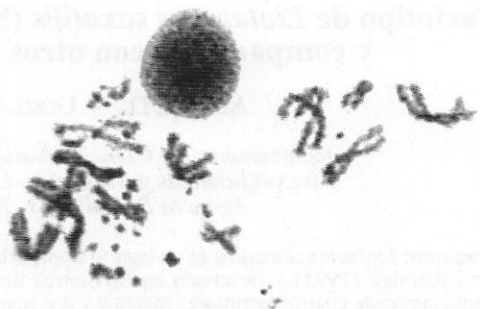


Figura 2.- Metafase de células intestinales de *Liolaemus saxatilis*.

Figure 2.- Intestinal cell metaphase of *Liolaemus saxatilis*

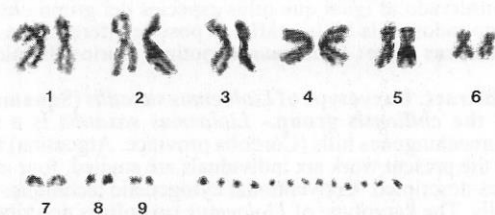


Figura 3.- Cariotipo de *Liolaemus saxatilis*. (6 pares de macrocromosomas y 20 microcromosomas).

Figure 3.- Karyotype of *Liolaemus saxatilis* (6 pairs of macrochromosomes and 20 microchromosomes).

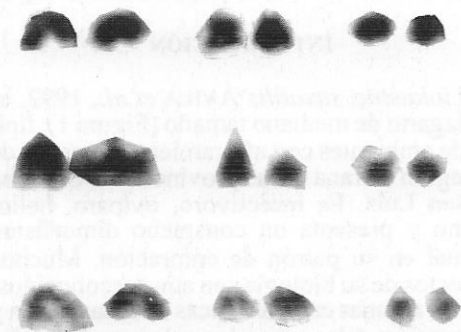


Figura 4.- Pares de microcromosomas # 7, # 8 y # 9 de *Liolaemus saxatilis*.

Figure 4.- Pairs of microchromosomes # 7, # 8 y # 9 of *Liolaemus saxatilis*.

bujaron un mínimo de 9 metafases por individuo. Se realizaron 20 cariotipos a partir de cromosomas metafásicos recortados de fotografías ampliadas.

La nomenclatura cromosómica que se utilizó es la propuesta por LEVAN *et al.* (1964).

RESULTADOS

El número cromosómico encontrado tanto en los individuos machos como en hembras es $2n: 32$, con 6 pares de macrocromosomas y 20 microcromosomas (Figura 2). Los pares #1, #3, #4 y #5 son metacéntricos y los #2 y #6 son submetacéntricos. En el brazo largo de ambos homólogos del par #2, en algunas metafases, se observó la presencia de una constricción secundaria subterminal. Los pares #3 y #4, de morfología metacéntrica, son del mismo tamaño e indistinguibles entre sí (Figura. 3). Los microcromosomas son puntiformes, excepto los tres primeros pares (#7, #8 y #9) en los cuales se observan detalles morfológicos. El par #7 es de morfología acrocéntrica o telocéntrica (T) y los pares #8 y #9 son de morfología metacéntrica o submetacéntrica (M) (Figura 4). El tamaño, tanto de los macro como de los microcromosomas, disminuye progresivamente (Figura 3).

Los cariotipos de machos y hembras no presentan cromosomas heteromórficos.

En los núcleos interfásicos se observan uno o dos nucleolos.

DISCUSIÓN

De los 83 taxones descritos para el grupo *chiliensis*, solamente 29 se han estudiado desde el punto de vista citotaxonomico (NAVARRO *et al.*, 1981; NAVARRO BARÓN, 1991; NAVARRO & NÚÑEZ, 1992; LAMBOROT *et al.*, 1979; LAMBOROT *et al.*, 1981; LAMBOROT & ALVAREZ-SARRET, 1989; LAMBOROT, 1993; ESPINOZA & FORMAS, 1976; ITURRA *et al.*, 1994; NÚÑEZ *et al.*, 1991 y SALLABERRY *et al.*, 1982) y la configuración cromosómica diploide de los mismos varía desde $2n:30$ a $2n:44$ siendo el número cromosómico más común $2n:32$ ó $2n:34$ (Tabla 1).

ESPINOZA & FORMAS (1976), LAMBOROT *et al.* (1979), LAMBOROT & ALVAREZ-SARRET (1989), LAMBOROT (1993) y NAVARRO BARÓN (1991) explican la aparición de los números cromosómicos diferentes por acción de mecanismos Robertsonianos que sufriera el cariotipo ancestral (GORMAN, 1973).

El cariotipo $2n: 32$ de *L. saxatilis* corresponde al más representado en las distintas especies del grupo *chiliensis* y se caracteriza, junto con los cariotipos $2n: 30$, 32 y 34 de las otras especies, por presentar los seis pares de macrocromosomas metacéntricos o submetacéntricos como el cariotipo primitivo.

Tabla 1: Especies de *Liolaemus* del grupo *chiliensis* con cariotipo descrito.

Table 1: Species of *Liolaemus* from *chiliensis* group with described Karyotype.

Taxones	2n	Referencias Bibliográficas
<i>L. alticolor</i>	30	Navarro <i>et al.</i> , 1981.
<i>L. altissimus</i>	32	Lamborot, 1993.
<i>L. capillitas</i>	32	Navarro Barón, 1991.
<i>L. cristiani</i>	32	Navarro & Nuñez, 1992.
<i>L. chiliensis</i>	32	Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989.
<i>L. cyanogaster</i>	34	Espinoza & Formas, 1976.
<i>L. fuscus</i>	32	Lamborot <i>et al.</i> , 1979. Iturra <i>et al.</i> , 1994.
<i>L. gravenhorstii</i>	32	Navarro <i>et al.</i> , 1981. Lamborot <i>et al.</i> , 1979.
<i>L. hernani</i>	32	Sallaberry <i>et al.</i> , 1982.
<i>L. kuhlmanni</i>	40	Lamborot <i>et al.</i> , 1979.
<i>L. lemniscatus</i>	34	Lamborot <i>et al.</i> , 1979. Navarro <i>et al.</i> , 1981.
<i>L. leopardinus</i>	30	Navarro <i>et al.</i> , 1981.
<i>L. maldonadae</i>	32	Núñez <i>et al.</i> , 1991.
<i>L. m. monticola</i>	34-44	Lamborot <i>et al.</i> , 1979; 1981.
<i>L. m. chillanensis</i>	32	Lamborot <i>et al.</i> , 1979; 1981.
<i>L. m. villaricensis</i>	32	Lamborot <i>et al.</i> , 1979; 1981.
<i>L. multiformis</i>	32	Navarro <i>et al.</i> , 1981.
<i>L. nigromaculatus</i>	40	Lamborot <i>et al.</i> , 1979.
<i>L. nigroviridis</i>	34	Lamborot <i>et al.</i> , 1979.
<i>L. nitidus</i>	32	Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989.
<i>L. pictus</i>	34	Espinoza & Formas, 1976.
<i>L. platei curicense</i>	34	Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989.
<i>L. platei platei</i>	42	Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989.
<i>L. pseudolemniscatus</i>	44	Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989.
<i>L. saxatilis</i>	32	Aiassa <i>et al.</i> , 1996.
<i>L. schroederi</i>	32	Navarro <i>et al.</i> , 1981.
<i>L. t. tenuis</i>	32	Lamborot <i>et al.</i> , 1979.
<i>L. t. punctatissimus</i>	32	Lamborot, 1993.
<i>L. zapallarensis</i>	40	Lamborot <i>et al.</i> , 1979.

La diferencia que existe entre el número diploide definido para *L. saxatilis* ($2n: 32$) y el del cariotipo ancestral se debe a la reducción en el número de los microcromosomas. Dicha disminución podría explicarse como el resultado de fusiones de algunos microcromosomas evidenciadas por el tamaño claramente mayor de los primeros pares de éstos.

Siguiendo la clasificación de LAMBOROT & ALVAREZ-SARRET (1989) *L. saxatilis* puede ser considerada dentro del grupo de *Liolaemus* con cariotipo conservado.

Dada la escasez y calidad de las metafases que se obtienen a partir de estos animales, los estudios citogenéticos del grupo *chiliensis* existentes en la bibliografía, se basan en preparaciones cromosómicas con tinción conven-

Tabla 2: Diferenciación de las especies de *Liolaemus* del grupo *chiliensis* con 2n: 32, a través de los tres primeros pares de microcromosomas # 7, # 8 y # 9.

Table 2: Differentiation of *Liolaemus* species from *chiliensis* group with 2n: 32, by means the three firsts pairs of microchromosomes # 7, # 8 y # 9.

Taxones	par # 7	par # 8	par # 9	Referencia Bibliográfica
<i>L. capillitas</i>	(T)	puntiforme	puntiforme	Navarro Barón, 1991
<i>L. cristiani</i>	(T)	(T)	puntiforme	Navarro & Nuñez, 1992
<i>L. chiliensis</i>	(T)	(M)	(T)	Lamborot y Alvarez-Sarret, 1989
<i>L. fuscus</i>	(M)	(M)(M)-(M)(T)	(M)	Iturra <i>et al.</i> , 1994
<i>L. hernani</i>	(M)	(M)	puntiforme	Sallaberry <i>et al.</i> , 1982
<i>L. maldonadae</i>	(M)	puntiforme	puntiforme	Nuñez <i>et al.</i> , 1991
<i>L. m. chillanensis</i>	(ST)	(M)	(T)	Lamborot <i>et al.</i> , 1981
<i>L. m. villaricensis</i>	(ST)	(M)	(T)	Lamborot <i>et al.</i> , 1981
<i>L. nitidus</i>	(M)	(M)	(M)	Lamborot & Alvarez-Sarret, 1989
<i>L. saxatilis</i>	(T)	(M)	(M)	Aiassa <i>et al.</i> , 1996

cional y por lo tanto no son concluyentes como los que ofrece la tinción diferencial. En *Liolaemus* la única referencia que existe de caracterización cromosómica con tinción diferencial (Bandeo R) corresponde a tres especies pertenecientes al grupo *wiegmannii* (VIÑA BERTOLOTTO *et al.*, 1996).

Es importante a tener en cuenta que a pesar de las limitaciones que presenta la utilización de material directo y tinción convencional, en iguánidos es posible caracterizar y reforzar la diagnosis de diferentes especies usando, a este nivel de análisis, la morfología de los primeros pares de microcromosomas (COLE, 1972).

Utilizando dicho caracter cromosómico es posible diferenciar a *L. saxatilis* de otras especies del grupo *chiliensis* con igual número diploide (Tabla 2), siendo la única que presenta el par #7 telocéntrico, #8 metacéntrico y #9 metacéntrico (Figura 4).

Desafortunadamente la morfología de estos primeros pares no está descrita en todas las especies 2n:32 examinadas del grupo *chiliensis*. Para *L. altissimus*, *L. gravenhorstii*, *L. multiformis*, *L. schroederi*, *L. t. tenuis*, *L. t. punctatissimus* sólo se conoce el número y la morfología de macrocromosomas y el número de los microcromosomas (LAMBOROT *et al.*, 1979; NAVARRO *et al.*, 1981).

La observación detallada de los primeros pares de microcromosomas en *L. fuscus* permitió además detectar heteromorfismo sexual. Sólo en esta especie se describe heteromorfismo en el par 8, con cromosomas X metacéntricos para hembras y X metacéntrico e Y telocéntrico para machos (ITURRA *et al.*, 1994) (Tabla 2). *L. saxatilis* como en el resto de las especies estudiadas no presentan esta característica.

Como el número de especies analizadas ci-

togenéticamente, incluidas dentro del grupo *chiliensis*, es reducido y el nivel cariológico usado presenta limitaciones, sería necesario completar los datos cromosómicos y aplicar técnicas de bandeado para poder contribuir a mejorar la caracterización de las especies e intentar la integración de hipótesis filogenéticas basadas en datos cromosómicos con análisis filogenéticos que utilizan otros caracteres.

El cariotipo reportado para *Liolaemus saxatilis* 2n: 32 proporciona, desde la citogenética, nuevas evidencias para la inclusión de esta especie dentro del grupo *chiliensis* de acuerdo con ETHERIDGE (1995) y es posible diferenciarlo de las otras especies 2n: 32 pertenecientes a dicho grupo por la morfología de los tres primeros pares de microcromosomas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido parcialmente subsidiado por la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Río Cuarto.

REFERENCIAS

- AIASSA, D., N. GORLA, L. ÁVILA & R. MARTORI (1996): Cariotipo de *Liolaemus saxatilis* Ávila *et al.*, 1992 (Squamata: Tropiduridae). *IV Congreso Latinoamericano de Herpetología* P 6. Santiago. Chile.
- ÁVILA, L.; J. CEI; R. MARTORI & J. ACOSTA (1992): A new species of *Liolaemus* of the *bibroni* group from granitic ravines of Achiras, Sierra de Comechingones, Córdoba, Argentina (Reptilia: Tropiduridae). *Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali de Torino*, 10: 101-111.
- CEI, J. (1993): *Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Herpetofauna de las*

- selvas subtropicales, Puna y Pampas*. Monografía XIV Museo regionale di Scienze naturali de Torino.
- COLE, C. (1972): Chromosome variation in north American fence lizards (genus *Sceloporus undulatus* species group). *Syst. Zool.*, 21:357-363.
- ESPINOZA, N. & J. FORMAS (1976): Karyotypic pattern of two Chilean lizard species of the genus *Liolaemus* (Sauria: Iguanidae). *Experientia*, 32: 299-301.
- ETHERIDGE, R. (1995): Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of *Liolaeminae* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Amer. Mus. Novitates*, 3142: 1-34.
- FROST, D. & R. ETHERIDGE (1989): A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanians lizards (Reptilia: Squamata). *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 81: 65 pp.
- GORMAN, G. (1973): The chromosomes of Reptilia a cytotaxonomic interpretation. pp.349-417. En *Cytotaxonomic and Vertebrate Evolution*. A.B: Chiarelli and Campanna (eds.). Academic Press. New York.
- ITURRA, P., A. VELOSO, P. ESPEJO & J. NAVARRO (1994): Karyotypic and meiotic evidence for robertsonian chromosome polymorphism in the lizard *Liolaemus fuscus* (Tropiduridae, Sauria). *Rev. Brasil. Genet.*, 17(2): 171-174.
- LAMBOROT, M., A. ESPINOZA & E. ALVAREZ (1979): Karyotypic variation in Chilean lizards of genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Experientia*, 35: 593-595.
- LAMBOROT, M., E. ALVAREZ, I. CAMPOS & A. ESPINOZA (1981): Karyotypic characterization of three Chilean subspecies of *Liolaemus monticola*. *J. Hereditas*, 72: 328-334.
- LAMBOROT, M. & E. ALVAREZ-SARRET (1989): Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile (Iguanidae). *Genome*, 32: 393-403.
- LAMBOROT, M. (1993): Cromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. *ASIBE*: 133-151.
- LEVAN, A., K. FREGA & A. SANDBERG (1964): Nomenclature of centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52: 201-220.
- NAVARRO, J. M. SALLABERRY, A. VELOSO & J. VALENCIA (1981): Diversidad cromosómica en lagartos (Squamata-Sauria). I Avances citotaxonómicos. perspectiva de estudios evolutivos en Iguanidae. *Medio Ambiente*, 5: 28-38.
- NAVARRO BARÓN, J. (1991): Cariotipo de trece especies de lagartijas del noroeste argentino de los grupos *Liolaemus*, *Eulaemus* y *Ortholaemus*. *Acta Zoológica Lilloana*, 41: 225-230.
- NAVARRO, J. & H. NUÑEZ (1992): Acerca de la ausencia de poros precloacales en *Liolaemus cristiani*, nominación del alotipo y cariotipo de la especie. *Nota Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 323: 35-38.
- NUÑEZ, H.; J. NAVARRO & J. LOYOLA (1991): *Liolaemus maldonadae* y *Liolaemus cristiani*, dos especies nuevas de lagartijas para Chile (Reptilia, Squamata). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 42: 79-88.
- SALLABERRY, M.; H. NUÑEZ & J. YAÑEZ (1982): *Liolaemus hernani* N. sp de Iguanidae de la zona central de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 39: 93-99.
- VIÑA BERTOLOTTO, C., M. RODRIGUES, G. SKUK & Y. YONENAGA YASSUDA (1996): Comparative cytogenetic analysis with differential staining in three species of *Liolaemus* (Squamata, Tropiduridae). *Hereditas*, 125: 257-264.

Recibido: 15/01/98

Aceptado: 20/02/98

Estudio anatómico del esqueleto en el género *Gallotia* (Squamata: Lacertidae)

FABIOLA BARAHONA¹, LUIS FELIPE LÓPEZ-JURADO² & JOSÉ ANTONIO MATEO²

¹Department of Anatomy and Developmental Biology, University College London, Rockefeller Building, University Street, London WC1E 6JJ, UK.

²Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas, Apart. 550.35080, Las Palmas de Gran Canaria, Spain.

Resumen: Hemos realizado un estudio intra e interespecífico del esqueleto de las cinco especies que integran el género *Gallotia*. Los objetivos de este estudio han sido describir la anatomía de *Gallotia* spp y definir los caracteres que pueden ser utilizados en la diagnosis y en la identificación de las especies actuales y de los restos subfósiles. Se han identificado un total de 19 caracteres variables entre las especies de *Gallotia*, de los cuales 15 experimentan también cambios durante la ontogenia postnatal. De estos caracteres, 11 presentan estados de carácter limitados a una de las cinco especies: *G. atlantica* (4), *G. caesaris* (1), *G. stehlini* (3) and *G. simonyi* (3).

Palabras clave: Squamata, Lacertidae, *Gallotia*, anatomía comparada.

Abstract: Anatomical study of the skeleton in the genus *Gallotia* (Squamata: Lacertidae). - We carried out an intra-interspecific study of the skeleton of the five living species that make up the genus *Gallotia*. The aims of this study were to describe the anatomy of *Gallotia* spp and to determine the characteristics that could be used in the diagnosis and identification of the living species and subfossil remains. A total of 19 osteological characters showing interspecific variation are identified, fifteen show ontogenetic variation and 11 of them have states which are limited to one of five species: *G. atlantica* (4), *G. caesaris* (1), *G. stehlini* (3) and *G. simonyi* (3).

Key words: Squamata, Lacertidae, *Gallotia*, comparative osteology.

INTRODUCCIÓN

A pesar de que los estudios anatómicos en osteología de reptiles han sido uno de los campos de investigación en los que se viene trabajando desde más antiguo en Biología, el conocimiento del esqueleto en los lacértidos y, en concreto del género *Gallotia*, es escaso y parcial ya que está basado en el estudio de una única especie o de una estructura determinada sin tener en cuenta las posibles variaciones interespecífica e intraespecíficas (SIEBENROCK, 1894).

Resulta evidente que los estudios de osteología comparada y variabilidad intraespecíficas en faunas actuales son de gran importancia para la determinación taxonómica de las forma más recientes, plio-pleistocénicas (BARAHONA & BARBADILLO, 1998). La falta de dichos estudios ha originado una escasez de trabajos publicados sobre restos de lacértidos del registro fósil reciente (SANCHIZ, 1987, 1991; SANZ & SANCHIZ, 1980; BARBADILLO, 1989b) y en algunos casos una falta de rigor en la determinación taxonómica.

Actualmente en las Islas Canarias hay cinco especies de lacértidos pertenecientes al género endémico *Gallotia*: *Gallotia atlantica*, *Gallotia galloti*, *Gallotia caesaris*, *Gallotia stehlini* y *Gallotia simonyi*. También se han descrito para este género dos especies extintas que

alcanzaban mayores tamaños que las actuales: *Gallotia goliath* y *Gallotia maxima*. Si bien se ha propuesto el gran parecido de ambas especies (ESTES, 1983; PREGIL, 1986) y de la primera con *G. simonyi* (CASTILLO *et al.*, 1994); ESTES (1983) las considera separadas, proponiendo que se revise el material fósil y que se realicen estudios intra e interespecíficos de las especies actuales a fin de determinar la validez de los caracteres utilizados en las diagnosis de las especies extintas.

El propósito de este trabajo es llevar a cabo un estudio intra e interespecífico de la anatomía del esqueleto de las cinco especies que integran el género *Gallotia* a fin de poder definir los caracteres variables interespecíficamente y así facilitar la identificación de los restos pleisto-holocénicos de este género.

MATERIAL Y MÉTODOS

Han sido estudiados esqueletos transparentados y desarticulados de *G. atlantica*, *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi* pertenecientes a las siguientes colecciones: Museum Alexander Koenig (Bonn), Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg (Frankfurt am Main), Natural History Museum (London), University College London, Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma (Madrid), Estación Biológica de Doñana

(CSIC) (Sevilla) y Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas (Gran Canaria). Las abreviaturas de las diferentes instituciones utilizadas en el texto son: ZFMK (Museum Alexander Koenig), SMF (Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg), UAMR (Universidad Autónoma de Madrid), EBD (Estación Biológica de Doñana), BP (Universidad de Las Palmas).

Se han incluido ejemplares desde el estado de recién nacido hasta el adulto de ambos sexos y de todas las especies excepto de *G. simonyi*, de la que sólo se dispuso de material subfósil. Las ilustraciones han sido hechas con una cámara clara acoplada a una lupa binocular. En la descripción de los huesos hemos seguido los criterios propuestos por BARBADILLO (1989b) y BARAHONA (1996), adaptándolos a las particularidades de estas especies. Los ilustraciones han sido realizadas en ejemplares adultos a excepción de los huesos del neurocráneo y la mandíbula que fueron hechas utilizando individuos de tamaños intermedios ya que en el estado adulto estos huesos están fusionados. Describimos la anatomía de *G. atlantica* y el resto de las especies las comparamos con ésta. Para facilitar la descripción anatómica de cada hueso, éstos han sido agrupados con respecto a su origen y a la posición que ocupan en el cráneo. En el texto no se describe la forma de cada hueso ni de sus procesos; los procesos son señalados en las ilustraciones. Las diferencias interespecíficas se indicarán sólo en el caso de que existan así como se indicarán aquellas variaciones intraespecíficas más notables.

RESULTADOS

1. El cráneo (Figura 1)

1.1. Dermatocráneo

Forman el dermatocráneo los huesos de origen dermal. Pueden ser clasificados en relación a su posición en el cráneo en: techo craneal, huesos con dientes de la mandíbula superior, huesos circunorbitales, huesos temporales y huesos del paladar.

1.1.1. Techo craneal (Figura 2). Forman el techo craneal el nasal, el frontal y el parietal.

El nasal es un hueso par situado en la parte más anterior del techo craneal. Cubre dorsalmente la cápsula nasal y su borde anterior forma el borde posteromedial de la fenestra exonarina. En su superficie son visibles forá-

menes para los vasos sanguíneos y para las ramas del nervio oftálmico, división del nervio trigémino (V) (OELRICH, 1956). Ambos nasales suturan medialmente y articulan con el premaxilar, maxilar y frontal (Figura 1).

El frontal también es un hueso par, dispuesto posteriormente al nasal. Ambos frontales forman los márgenes dorsomediales de las órbitas y contribuyen junto con el parietal en cubrir dorsalmente el encéfalo. Los frontales articulan anteromedialmente con los nasales; anterolateralmente con el maxilar y el prefrontal; posterolateralmente con el postorbitofrontal; posteriormente con el parietal y ventralmente con el palatino (Figura 1).

El frontal es par a lo largo de toda la ontogenia postnatal sin embargo en *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. atlantica laurae* tienden a fusionarse en los ejemplares de gran talla.

El parietal es un hueso impar situado en posición posterior al frontal. Este hueso junto con el frontal dan cobertura dorsal al encéfalo y al neurocráneo. El parietal articula anteriormente con el frontal y lateralmente con el postorbitofrontal. Los procesos posterolaterales contactan lateralmente con los huesos supratemporales y ventralmente con el proceso paraoccipital del hueso otooccipital. Ventralmente, la fosa parietal articula con el supraoccipital a través del proceso ascendente cartilaginoso del techo sinótico y, las crestas laterales del parietal se unen a través de ligamentos con el extremo distal del epiptergoides (Figura 1).

El parietal experimenta cambios durante la ontogenia postnatal. En ejemplares juveniles no existe contacto entre las crestas posterolaterales y anterolaterales, los osteodermos y las interdigitaciones son escasas, el margen posterior es cóncavo y los procesos posterolaterales están escasamente desarrollados.

1.1.2. Huesos portadores de dientes de la mandíbula superior (Figura 2). Forman esta región el premaxilar y el maxilar.

El premaxilar delimita la zona más anterior del cráneo y, junto con el maxilar, va a formar la mandíbula superior. A ambos lados de la base del proceso posterodorsal se disponen los forámenes nasales, que dan salida a las ramas del nervio oftálmico (I) y a vasos sanguíneos (OELRICH, 1956). El premaxilar contacta con la zona anterior de ambos maxilares a través de una estructura articular en forma de U. Este complejo articular forma el borde anterovent-

tral de la fenestra exonarina. El proceso posterodorsal se introduce entre ambos nasales y en la región palatal, el premaxilar contacta medialmente con los bordes anteriores de los cómexes (Figura 1). El proceso posterodorsal del premaxilar experimenta cambios durante la ontogenia postnatal, en los ejemplares juveniles y de mediano tamaño sus márgenes son paralelos mientras que en los adultos este proceso tiene forma de flecha. *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi* presentan los márgenes de proceso posterodorsal paralelos en toda la ontogenia postnatal (Figura 9).

El maxilar es un hueso par que contribuye a formar la mayor parte de la mandíbula superior y la zona lateral de la región anterior del cráneo. En la base del proceso anterior se abre el foramen cómexonasal que da salida a las ramas cutáneas del nervio alveolar superior (división de la rama maxilar del nervio trigémino, V) y a la arteria maxilar (OELRICH, 1956). En la cara dorsal de la plataforma palatal se sitúa la cápsula nasal y en su superficie ventral se adosan los dientes maxilares. El maxilar articula con el premaxilar, el lacrimal, yugal, nasal, prefrontal, frontal, septomaxilar, cómex, palatino y ectopterigoides (Figura 1). El proceso dorsal de este hueso está menos desarrollado en juveniles.

1.1.3. Huesos circunorbitales (Figura 2).

Forman la región circunorbital el prefrontal, lacrimal, yugal y postorbitofrontal.

El prefrontal es un hueso par localizado en la zona anterior de la órbita. Este hueso forma el margen anteromedial de la órbita ocular, define el margen dorsolateral del foramen lacrimal y, junto con el frontal, forma una pared que separa la órbita ocular de la cápsula nasal. El prefrontal articula con el frontal, lacrimal, palatino y yugal (Figura 1).

El lacrimal es un hueso par, de pequeño tamaño y localizado en la zona anterolateral de la órbita ocular (Figura 1). Este hueso define el margen ventral del foramen lacrimal y es visible en vista lateral de cráneos articulados. Este hueso se sutura con el prefrontal, el maxilar y el yugal.

El yugal es un hueso par, localizado en la zona lateral del cráneo que contribuye a formar el borde ventral y posteroventral de la órbita ocular y la mayor parte del arco postorbitofrontal. La zona ventral de este hueso está perforada por un número variable de forámenes para las ramas cutáneas del nervio maxilar y los vasos sanguíneos. El yugal articula con el la-

crimal, el maxilar, el postorbitofrontal, el ectopterigoides y el palatino. *G. simonyi* carece de proceso medial en la plataforma palatal, en *G. stehlini* este carácter es variable y ambas especies presentan un proceso cuadradoyugal bien definido. Los adultos de *G. galloti* y *G. caesaris* se caracterizan por una pérdida de escotadura en el proceso cuadradoyugal (Figura 9).

El postorbitofrontal es un hueso par que deriva de la fusión del postfrontal y el postorbitofrontal. Su borde anterior forma el margen posterior de la órbita ocular mientras que su borde posterior define anteriormente la ventana supratemporal. El postorbitofrontal articula con el frontal, el yugal, el parietal y el escamoso (Figura 1).

1.1.4. Huesos Temporales (Figura 2).

Los huesos de la región temporal son el escamoso y el supratemporal.

El escamoso es un hueso par localizado en la región dorsotemporal del cráneo. Este hueso forma el margen lateral de la fenestra supratemporal y participa en la cinesis del cuadrado. Su margen anteromedial sutura con el borde posterolateral del postorbitofrontal. En su región posterior articula medialmente con el supratemporal y ventralmente con el cuadrado (Figura 1). En todas las especies este hueso experimenta un ensanchamiento posterior durante la ontogenia postnatal.

El supratemporal es un hueso par, localizado en ambos ángulos posterolaterales del cráneo, entre el escamoso y el proceso posterolateral del parietal. Este hueso constituye el límite posterior de la fenestra supratemporal y participa en la cinesis del cuadrado. Articula con el escamoso, con el proceso paraoccipital del otooccipital, con el proceso posterolateral del parietal y con el cóndilo cefálico del cuadrado (Figura 1).

1.1.5. Huesos del paladar (Figura 2).

La región palatal está definida por cinco huesos: cómex, palatino, ectopterigoides y pterigoides. El paraesfenoides podría ser incluido en la región palatal por la posición que ocupa pero, dado que está fusionado al hueso basiesfenoides, se considera más apropiado estudiarlo conjuntamente con el neurocráneo.

El cómex es un hueso par situado en la posición más anterior del paladar. Ambos cómexes se disponen paralelamente, de tal manera que las dos terceras partes de sus bordes anteromediales contactan entre sí, definiendo la línea media longitudinal del cráneo. Sus regiones

posteriores se encuentran separadas por el seno palatino medio. Dorsalmente al vómer se sitúan el órgano vomeronasal (órgano de Jacobson) y el septomaxilar. En la zona anterior del vómer se abren los forámenes para las ramas del nervio palatino anterior y para las venas y arterias nasales inferiores (OELRICH, 1956). El vómer articula con el proceso incisivo del premaxilar, con la plataforma palatal del maxilar y con el palatino. El septomaxilar se superpone dorsalmente a la región anterior del vómer (Figura 1).

El septomaxilar divide la cavidad nasal en dos cámaras, una superior y otra inferior. En la cámara superior se aloja la cápsula nasal y en la inferior el órgano de Jacobson. Los procesos anterolateral y posterolateral descansan sobre el borde lateral del proceso palatal del maxilar, y el proceso posteromedial se superpone al vómer. Los márgenes mediales de ambos septomaxilares contactan, definiendo la línea media del cráneo.

El palatino es un hueso par situado en posición posterior al vómer. El margen lateral de este hueso contribuye a formar el límite medial de la fenestra infraorbital. Al igual que los vómeres, ambos palatinos se disponen paralelamente sin llegar a contactar entre sí sus bordes mediales. El espacio existente entre ambos huesos es el espacio palatino. Ambos palatinos van a formar el suelo de las órbitas y de la parte posterior de las cápsulas nasales. En su superficie se observa el foramen infraorbital que está atravesado por las ramas del nervio maxilar (V) y por vasos sanguíneos. El palatino articula con el vómer, el maxilar, el yugal, el ectopterigoides y el pterigoides. El palatino en *G. stehlini* es relativamente más corto que en el resto de las especies y en el proceso posterior ambos márgenes son paralelos (Figura 9) a diferencia del resto de las especies en que los márgenes son convergentes.

El ectopterigoides se localiza en la zona lateroventral del cráneo. Este hueso pone en contacto los huesos del paladar y el conjunto de los huesos del techo craneal, formando además el borde lateroposterior de la fenestra infraorbital. Junto con los procesos anterolaterales del pterigoides forma un tabique que separa la fenestra suborbital de la fenestra subtemporal (EL-TOUBI & SOLIMAN, 1967). Este hueso articula con el maxilar, el palatino, el yugal y el pterigoides (Figura 1).

El pterigoides es un hueso par, dispuesto posteriormente al palatino, que contribuye a formar parte de la zona media y posterior del

paladar y une el neurocráneo a la región palatal. El margen posterolateral define el límite medial de la fenestra suborbital. Sobre su superficie ventral se disponen dientes (1-5) alineados en paralelo al eje longitudinal del cráneo. Los procesos anteromediales de ambos pterigoides se disponen paralelamente entre sí en ejemplares adultos, reduciendo considerablemente el espacio interpterigoides, mientras que los procesos posteriores divergen posteriormente. El pterigoides articula con el palatino, ectopterigoides, epipterigoides y con el proceso basipterigoideo del basiesfenoides. Posterolateralmente contacta con el cuadrado (Figura 1). El proceso anteromedial experimenta cambios en la ontogenia postnatal; es recto en ejemplares juveniles y subadultos y escalonado en adultos. *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi* presentan el margen anteromedial recto durante toda la ontogenia. Todas las especies presentan dientes pterigoideos (ARNOLD, 1989) pero el número y la disposición de los mismos varía durante la ontogenia, siendo *G. stehlini* la especie que llega a alcanzar un mayor número. *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica* mantienen la disposición en línea durante toda la ontogenia y en *G. simonyi* empieza a aparecer una segunda hilera, generalmente con menor número de dientes en posición lateral (observación personal y LÓPEZ-JURADO & MATEO, 1995). En *G. stehlini* los dientes pterigoideos se disponen irregularmente sobre un montículo en la superficie ventral (Figura 9).

1.2. Huesos derivados del cartilago pterigocuadrado (Figura 2). La osificación del cartilago pterigocuadrado origina dos huesos de la región temporal del cráneo: el epipterigoides y el cuadrado.

El epipterigoides es un hueso par dispuesto verticalmente en la fenestra infratemporal y une el parietal con el pterigoides. La extremidad ventral es redondeada y se ajusta a la fosa columelar del pterigoides. Su extremidad dorsal se dirige posteriormente hasta alcanzar el margen anterior del proceso alar del proótico. La zona dorsal contacta a través de ligamentos con la cresta ventrolateral del parietal (Figura 1).

El cuadrado es un hueso par localizado en el ángulo posterolateral del cráneo y dispuesto oblicuamente respecto al plano sagital del mismo. El cuadrado articula por su región dorsal con la caja craneal y por la ventral con la mandíbula. La articulación con la caja craneal

no es rígida, ya que entre la superficie dorsal del cóndilo cefálico y los huesos de la caja craneal se dispone el cartílago intercalar (VERSLUYS, 1912). El cóndilo cefálico articula con el escamoso, el proceso paraoccipital del otooccipital y el supratemporal. En la zona anterior de la cresta posterior del cuadrado se produce el contacto con el proceso posterior del pterigoides. El cóndilo mandibular del cuadrado articula con el correspondiente cóndilo de la mandíbula (Figura 1). El cuadrado sufre importantes cambios durante la ontogenia postnatal. Estos cambios están relacionados con el desarrollo del área medial, de la plataforma lateral y de la expansión alar, así como con la osificación de los cóndilos cefálico y mandibular. El cóndilo cefálico incrementa su osificación con la talla del ejemplar; sin embargo, un elevado número de ejemplares adultos de este género se caracteriza por presentar el margen lateral del mismo sin osificar y por un escaso desarrollo de la expansión alar.

1.3. Neurocráneo (Figura 3). El neurocráneo se localiza en la región ótico-occipital del cráneo y se desarrolla a partir de tres componentes cartilaginosos embrionarios: las trabéculas craneales, el cartílago acrocordal y la lámina paracordal (GOODRICH, 1930; RIEPEL, 1976; 1977). El neurocráneo se puede dividir en dos partes: región orbitotemporal, que es mayoritariamente cartilaginosa y membranosa y región óticooccipital que está formada fundamentalmente por hueso (SÄVE-SÖDERBERGH, 1947). La región ótico-occipital está formada por la coosificación de las cápsulas óticas, la lámina basal y los arcos occipitales y preoccipitales. La región ótico-occipital encierra la parte posterior del cerebro y, dentro de las cápsulas óticas, las estructuras del oído interno. Entre las cápsulas óticas, la lámina basal y los arcos occipitales salen del neurocráneo cuatro nervios: el facial (VII), glossofaríngeo (IX), el vago (X) y el accesorio (XI). Los huesos que comprenden esta región son: proótico, otooccipital (opistoótico y exoccipital fusionados), esfenoides (basiesfenoides y parasfenoides fusionados), basioccipital y supraoccipital. En individuos recién nacidos y juveniles estos huesos están separados. En adultos se fusionan lo que hace que en algunos casos sea muy difícil visualizar la sutura entre los distintos elementos. El neurocráneo se articula con el resto del cráneo a través de cinco puntos móviles: 1) proótico-parietal; 2) esfe-

noides-pterigoides; 3) supraoccipital-parietal; 4) parietal, supratemporal, cuadrado-proceso paroccipital del otooccipital. Posteriormente, presenta un cóndilo a través del cual el neurocráneo se articula con la columna vertebral 5) (Figura 1).

El proótico es un hueso par que forma la cobertura lateral del neurocráneo y postero-lateral del cráneo. Este hueso, junto con el otooccipital y el supraoccipital, forma la estructura que alberga el oído interno; en concreto el proótico encierra la ampolla y la mayoría de los canales semicirculares anterior y posterior y las partes anteriores del utrículo, sáculo y lagena (Romer, 1956). En los juveniles de todas las especies, el proceso supratrigémico no está desarrollado y esta condición es mantenida también por una gran mayoría de los adultos de *G. atlantica* y *G. caesaris*. Sin embargo en subadultos y adultos de *G. galloti*, *G. stehlini* y *G. simonyi* este proceso es muy conspicuo (Figura 9).

El otooccipital es un hueso par formado por la unión del opistoótico y del exoccipital (GAUPP, 1900). Ambos huesos son básicamente cartilaginosos, si bien se añaden algunas estructuras óseas de origen membranoso. El otooccipital forma la parte posterior del neurocráneo y el margen lateral del *foramen magnum*. Además participa en la articulación del cráneo y la columna y, a través del proceso paraoccipital, se articula el segmento occipital con el resto del cráneo. En su región posterior se aloja las partes posteroventrales del utrículo, sáculo y lagena, el canal semicircular posterior y exterior y el conducto endolinfático (ROMER, 1956; JOLLIE, 1960).

El orbitoesfenoides es un hueso par, localizado en la región orbitotemporal, cuya función es la de soportar la parte anterior del neurocráneo membranoso.

El esfenoides está constituido por la unión de un hueso cartilaginoso, el basiesfenoides y un hueso dermal, el paraesfenoides. Es un hueso impar y simétrico bilateralmente que contribuye, junto con el basioccipital, a la formación del suelo del neurocráneo, protegiendo ventralmente al cerebro. En la zona anterior de este hueso se aloja la glándula pituitaria.

El paraesfenoides se dispone anteriormente al basiesfenoides, en el septo interorbital. La unión del parasfenoides con el basiesfenoides se establece en estados muy tempranos del desarrollo (LAKJER, 1927) e incluye las arterias carótidas internas y las ramas palatinas del nervio facial dentro del canal vidiano. Este ca-

nal demarca la superficie de unión entre los dos huesos. El basiesfenoides articula anteriormente con ambos pterigoides a través de los procesos basipterigoideos; posteriormente articula con el basioccipital y lateralmente sutura con el proótico.

El basioccipital es un hueso impar que contribuye a formar la región medial del cóndilo occipital y, junto con el esfenoides, el suelo del neurocráneo. Sobre su superficie dorsal se dispone la médula oblonga.

El supraoccipital es un hueso impar localizado dorsalmente en relación a los demás componentes de la región occipital. Delimita el margen dorsal del *foramen magnum*. Este hueso va a participar, junto con el proótico y el otooccipital, en la formación de la cavidad capsular. El margen anteromedial del supraoccipital es algo quebrado y se sutura con el proótico. El margen posterolateral es más irregular y se sutura con el otooccipital.

1.4. Estructuras asociadas con las cápsulas Sensoriales (Figura 3). Las estructuras óseas asociadas a las cápsulas sensoriales son el aparato columelar y los osículos escleróticos.

El aparato columelar se configura como una varilla ósea asociada a una serie de estructuras cartilaginosas situada en la cavidad timpánica y que se dirige desde la membrana timpánica hasta el foramen oval de la cápsula ótica.

Los osículos escleróticos son estructuras óseas incrustadas entre el hemisferio orbital y la córnea. *G. atlantica* presenta 14 osículos escleróticos completos y superpuestos formando un círculo y dejando un espacio central libre, de sección aproximadamente circular.

1.5. El aparato hioideo (Figura 3). El aparato hioideo está localizado en el suelo de la boca y de la garganta, soportando la lengua y uniendo a ésta con sus músculos. Sus elementos más caudales forman la laringe.

1.6. Osificaciones intradermales. Se consideran osificaciones intradermales a aquellas osificaciones de origen dermal, desarrolladas en estados postnatales que, en el caso de los osteodermos craneales, tienden a fusionarse con los huesos del cráneo (De BEER, 1930). Se incluyen dentro de estas osificaciones los osteodermos craneales, los osteodermos infratemporales, los supraoculares y los palpebrales.

Los supraoculares (Figura 3) son 3 y están dispuestos dorsalmente en la órbita ocular. El

hueso palpebral es de pequeño tamaño, presenta el extremo anterior acuminado y superpuesto al prefrontal.

Los osteodermos infratemporales son osificaciones dermales localizadas en la ventana infratemporal. Estas osificaciones no se han observado en *G. galloti* y *G. caesaris* y sí en *G. stehlini*, *G. atlantica* y *G. simonyi* (BOULENGER, 1891; SIEBENROCK, 1894).

Los osteodermos craneales están adosados a la superficie externa de algunos huesos, siendo los más importantes los frontales y el parietal. Estos osteodermos no siguen ningún patrón morfológico específico, únicamente presentan las impresiones de las zonas de imbricación de dos escamas adyacentes.

1.7. Mandíbula inferior (Figura 4). Todos los huesos de la mandíbula (a excepción del articular que es de origen endocondral) son huesos derivados del dermatocráneo. En las especies aquí estudiadas, cada rama mandibular consta de dentario, esplenial, coronoides, angular, suprangular y articular. El esplenial cierra parte del canal meckeliano; la zona que permanece abierta, y a través de la cual puede ser observado el cartílago de Meckel, se encuentra dispuesta en la superficie anteromedial del dentario. Los huesos articular y suprangular están fusionados en los individuos adultos de todas las especies, y la fosa aductora es grande. En cada rama mandibular discurre el nervio alveolar inferior (división de la rama mandibular del trigémino, nervio V) y la arteria mandibular interna. Ambas ramas mandibulares se unen anteriormente a través de una sínfisis y se articulan posteriormente al cráneo a través del hueso cuadrado.

El dentario es un hueso par que forma la parte principal de la porción anterior de la mandíbula y porta los dientes mandibulares. El dentario presenta entre cinco y siete forámenes dentarios dispuestos en una hilera longitudinal. Estos forámenes están atravesados por las terminaciones del nervio alveolar inferior correspondiente a la rama cutánea del nervio mandibular. El dentario se encuentra en contacto con las superficies anteriores de los restantes huesos mandibulares con excepción del articular. El proceso posterior experimenta cambios durante la ontogenia postnatal. Los individuos juveniles de todas las especies presentan la proyección ventral mayor que la dorsal. El incremento de tamaño conlleva a un mayor desarrollo de la proyección dorsal y en las especies que alcanzan mayor tamaño (*G.*

galloti, *G. stehlini* y *G. simonyi*) la proyección dorsal llega a ser mayor que la ventral (Figura 9).

El esplenial es un hueso par. Se encuentra localizado en la cara interna del dentario formando la pared medial del canal meckeliano (Figura 1). En su superficie se localizan dos forámenes ambos atravesados por el nervio alveolar inferior (OELRICH, 1956).

El coronoides es un hueso par localizado en la región dorsal de la mandíbula. Este hueso presenta una zona apical triangular y tres procesos basales que unen este hueso con el resto de los elementos de la mandíbula a excepción del angular (Figura 1).

El angular es un hueso par de forma alargada situado en la zona posteroventral de la mandíbula. Este hueso es el responsable de la formación de la mayor parte del suelo de la fosa aductora (Figura 1).

El suprangular es un hueso par, alargado y localizado en la región dorsal de la mandíbula. Este hueso forma junto con el articular y el angular la superficie lateral de la mitad posterior de la mandíbula, así como las superficies lateral y dorsal de la fosa aductora. Presenta dos forámenes relacionados con la transmisión de las ramas cutáneas del nervio alveolar inferior (Figura 1).

El articular es un hueso par que ocupa la parte posterior de la mandíbula y que articula con el cráneo a través del cuadrado. La zona anterior del articular se sutura ventralmente con el angular y anteriormente con el esplenial (Figura 1). El margen ventral del articular es recto durante toda la ontogenia postnatal en *G. atlantica*, *G. galloti* y *G. caesaris* y dilatado ventralmente en adultos de *G. stehlini* y *G. simonyi* (Figura 9).

1.8. Dentición (Figura 9). En Lacertidae, existen tres piezas óseas portadoras de dientes: el premaxilar, el maxilar y el dentario. Los dientes presentan implantación pleurodonta, caracterizada porque la superficie ventral se une al hueso a través de un tejido poroso llamado hueso de unión. Tanto el número de dientes como la morfología dental cambian durante la ontogenia postnatal.

En ejemplares adultos, la morfología de la corona de los dientes experimenta un cambio gradual desde la zona anterior de cada hueso a la posterior, de tal manera que en el dentario y el maxilar, las primeras posiciones dentarias son ocupadas por dientes monocuspidados de menor tamaño y, asimétricos en vista lingual

y con la cúspide orientada distalmente. Conforme se avanza posteriormente, los dientes presentan en la superficie lingual anterior un surco o una pequeña cúspide, a veces casi imperceptible, que se va haciendo más conspicua según se avanza en sentido posterior. Las posiciones intermedias están ocupadas por piezas de mayor tamaño, bicúspides, con una cúspide principal distal y otra mesial mucho menor. La morfología de las últimas posiciones dentarias está sometida a grandes variaciones intraespecíficas, pudiendo aparecer entre uno o dos dientes que pueden ser bicúspides, en cuyo caso la cúspide central es simétrica y/o tricúspides, con una tercera cúspide distal más pequeña que la mesial. En el maxilar la morfología dental es similar a la descrita en el dentario no obstante, en posición anterior, aparecen entre dos o tres dientes de mayor tamaño que los que les rodean. En el premaxilar, todos los dientes tienen aproximadamente el mismo tamaño y las coronas son monocuspidadas, con la cúspide centrada y la superficie externa convexa dirigida posteriormente. Los ejemplares recién nacidos y los juveniles, además de tener un menor número de dientes, se caracterizan por presentar una dentición formada mayoritariamente por dientes monocuspidados y por no existir hipertrofia dental en el maxilar.

El resto de las especies presentan una dentición diferente. Los juveniles de *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. stehlini* y *G. simonyi*, sólo los 2 ó 3 dientes anteriores son monocuspidados o bicúspides dependiendo del individuo; el resto de los dientes son tricúspides (Figura 9). En estados intermedios y adultos, la morfología de los juveniles se mantiene en *G. galloti* y *G. simonyi*; sin embargo mientras que en *G. galloti* los márgenes de los dientes en la región oclusal son aproximadamente paralelos, en *G. simonyi* y *G. stehlini* son divergentes. En subadultos y adultos de *G. caesaris*, los dientes tricúspides son reemplazados por dientes tricúspides menos conspicuos, con la cúspide distal poco evidente. En *G. stehlini*, los dientes tricúspides son reemplazados por dientes multicuspidados, formados por la subdivisión de las cúspides mesial y distal. La primera subdivisión ocurre en la mesial, la cual puede subdividirse en 2 ó 3 (diente completo tiene 4 ó 5 cúspides). División de la cúspide distal generalmente sigue subdivisiones de la mesial en tres (Figura 9). Al igual que en *G. atlantica*, el resto de las especies presentan dientes hipertrofiados en el maxilar en el estado

adulto. El premaxilar de juveniles solo presenta dientes monócúspides pero en adultos de *G. stehlini* y *G. simonyi* aparecen algunas posiciones ocupadas por dientes bi o tricúspides.

2. El esqueleto postcranial

2.1. Cintura Escapular (Figura 6). Se pueden diferenciar dos complejos óseo-cartilaginosos: complejo óseo-cartilaginoso lateroventral y complejo óseo-cartilaginoso medial.

Complejo óseo-cartilaginoso lateroventral. Está integrado por la supraescápula, escápula, coracoides y epicoracoides. La primera y la última de estas piezas presentan osificaciones parciales en los ejemplares adultos. Las dos restantes están completamente osificadas y fusionadas en adultos formando el escapulo-coracoides. El coracoides en ejemplares juveniles presenta la fenestra coracoidea posterior abierta.

Complejo óseo-cartilaginoso medial. Se distinguen tres elementos esqueléticos: clavículas, interclavícula y esternón. 1) Las clavículas de los lacértidos son dos elementos óseos situados simétricamente a ambos lados del plano axial y en las que se puede distinguir una porción ventral expandida, a modo de lazo, que contacta con la rama anterior de la interclavícula y una porción más lateral cuyo extremo se inserta en el proceso acromial de la supraescápula. En ejemplares juveniles el lazo de la clavícula es abierto y en subadultos y adultos esta completamente cerrado en todas las especies de *Gallotia*. 2) Interclavícula. Responde a un modelo cruciforme compuesto de dos ramas axiales (anterior/posterior) situadas en la línea medioventral, y dos transversales dirigidas laterodorsalmente. En los espacios delimitados por las ramas anterior y laterales se sitúan las porciones ventrales de las correspondientes clavículas, mientras que el extremo de la rama inferior se inserta ventralmente en la porción anterior del esternón. 3) Esternón. Constituido por tres piezas óseo cartilaginosas; una placa esquelética pre-esternal a la que se une las costillas preesternales, varillas mesosternales unidas a la región posterior del esternón y que portarían las costillas mesosternales y una región posterior o xifisternón libre. La fórmula esternal es de $3 + 2$ (3 costillas preesternales y 2 costillas mesosternales). El esternón presenta una ventana elíptica y los cartílagos xifisternales están dispuestos bastante juntos y en paralelo.

El proceso anteromedial de la clavícula es

más dilatado en *G. galloti* y *G. caesaris* que en *G. simonyi* y *G. stehlini*. *G. atlantica*. Muestra variación individual para este carácter (Figura 9).

2.2. Cintura Pelviana (Figura 6). La cintura pelviana consta de tres elementos óseos, ileon, pubis e isquion y dos elementos cartilaginosos, epipubis, dispuesto entre ambos pubis e hipoisquion bifurcado dispuesto entre ambos isquion.

2.3. Columna Vertebral (Figura 7). Se distinguen tres regiones: región presacra, región sacra y región caudal.

Región presacral. Esta región ha sido subdividida tradicionalmente en tres subregiones dependiendo del tipo de costillas a ellas asociadas. 1) Subregión cervical, que comprendería todas las vértebras anteriores a la primera portadora de una costilla unida al esternón y está formada por ocho vértebras. Las dos primeras forman el complejo atlanto-axial, que articula con la región cefálica. El atlas consta de dos arcos neurales y un hipocentro ventral. El axis consta de un intercentro suturado al centrum, al cuerpo vertebral se fusiona anteriormente otro elemento (pleurocentro atlantal) formandose de esta forma el proceso odontitoide que articula con el atlas y el arco neural. El resto de las vértebras cervicales se caracterizan en su conjunto por su elevada espina neural, reducida longitud general y sinapófisis muy desarrolladas (BARBADILLO, 1989). Los intercentros presentes en la subregión cervical disminuyen en tamaño a medida que nos alejamos del complejo atlanto-axial. El primero forma el hipocentro atlantal, el segundo está fusionado al centrum del axis y los siguientes presentan posición intervertebral ventral, es decir, el tercero entre la V-2 y V-3, el cuarto entre la V-3 y V-4, etc. El último intercentro se sitúa generalmente entre las vértebras 5 y 6, si bien este carácter presenta variación individual en todas las especies, pudiendo aparecer el último intercentro cervical entre las V-6 y V-7. La fórmula costal cervical más extendida es del tipo $3+3+2$ (tres primeras vértebras sin costillas, tres vértebras con costillas cortas, anchas y dilatadas en su extremo, con cartílagos distales bifurcados y dos vértebras con costillas largas y estrechas con cartílago distal unirrámeo). 2) Subregión esternal, constituida por aquellas vértebras que poseen costillas unidas al esternón. El número de vértebras es de 5 ó 4 (*G. atlantica* mitad de

la muestra analizada presenta 4, BARBADILLO, 1986). La fórmula costal esternal es 3+2 (3 unidas al esternón y 2 al mesoesternón). 3) Subregión paraesternal, incluye las restantes vértebras de la región presacral. Se pueden diferenciar dos zonas: paraesternal anterior con costillas largas, generalmente entre 6 y 7, y paraesternal posterior con costillas cortas (entre 6 y 7). El número de vértebras presacrales es generalmente de 26 tanto en machos como en hembras, si bien se han observado ciertas variaciones individuales. La espina neural del axis presenta la zona anterior y posterior aproximadamente a la misma altura en *G. atlantica* mientras que en el resto de las especies la zona posterior es más alta que la anterior (Figura 9).

Región sacra. Formada por dos vértebras con pleuroapófisis a través de las que se produce el anclaje de la columna vertebral a la cintura pelviana. En *Gallotia* spp las vértebras sacrales permanecen separadas durante la ontogenia postnatal excepto en los ejemplares de gran tamaño que se fusionan.

Región caudal. Se pueden diferenciar dos tramos: 1) subregión anterior constituida por un reducido número de vértebras (4-5) no autotómicas caracterizadas por la presencia de pleuroapófisis caudales y por la ausencia de septo vertebral (HOFFSTETTER & GASC, 1969). 2) subregión posterior constituida por un elevado número de vértebras con un septo autotómico intravertebral y con un primer tramo de vértebras con los procesos transversos posteriores más largos que los anteriores. En la región caudal, los intercentros ocupan siempre posiciones intervertebrales, situándose el primer intercentro entre las vértebra 3 y 4.

2.4 Esqueleto Apendicular (Figura 8). Forman el esqueleto apendicular los miembros anteriores y posteriores.

Miembros anteriores. Consta de un hueso proximal (húmero), una porción medial formada por el radio y la ulna y una porción distal o mano. 1) El húmero presenta dos superficies articulares, una para el radio y la otra para la ulna. 2) El radio presenta una superficie articular cóncava para el carpo, proyectándose preaxialmente en forma de estiloides radial. 3) La ulna, con extremo distal convexo que articula con el carpo. 3) La mano consta de 10 huesos carpianos, y los dedos. Cada dedo consta de un metacarpiano y las falanges, cuya fórmula es 2. 3. 4. 5. 3.

Miembros posteriores. Consta de un hueso

proximal, fémur, una porción medial formada por la tibia y la fibula y una porción distal o pies. 1) El fémur. La epífisis proximal desarrolla una cabeza redondeada que se une al acetábulo y consta de trocánter menor y trocánter mayor. La extremidad distal presenta cóndilos para su articulación con la tibia. Inmediatamente por encima del cóndilo externo, hay una prominencia o tubérculo para la articulación con la fibula. 2) La fibula, cuya extremidad proximal presenta dos superficies articulares para los cóndilos del fémur. 3) La fibula su extremo proximal se articula con el tubérculo externo del fémur mientras que el distal lo hace con el tarso. 4) Porción distal consta del tarso, que comprende tres huesos y los dedos que cada uno consta de un metatarsal y falanges, cuya fórmula es 2.3.4.5.3.

CONCLUSIONES

Se han identificado un total de 19 caracteres variables entre las especies de *Gallotia*, de los cuales 15 experimentan también cambios durante la ontogenia postnatal. De estos caracteres, 11 presentan estados de carácter limitados (*) a una de las cinco especies: *G. atlantica* (4), *G. caesaris* (1), *G. stehlini* (3) and *G. simonyi* (3).

1) Disposición de las proyecciones posteriores del dentario. Todos los juveniles con el proceso ventral más largo que el dorsal. Adultos de *G. caesaris* y *G. atlantica* con ambas proyecciones aproximadamente del mismo tamaño, pero *G. galloti*, *G. simonyi* y *G. stehlini* con el proceso dorsal más largo que el ventral.

2) Morfología de la corona dental en los dientes premaxilares. Dientes monocuspides en adultos y a través de la ontogenia postnatal en *G. atlantica*, *G. galloti* y *G. caesaris*, pero con algunos dientes bicuspides/tricuspidés en adultos de *G. stehlini* y *G. simonyi*.

3) Siete dientes premaxilares en los adultos de *G. caesaris* y *G. atlantica*, hasta 8 en *G. galloti* y más de 8 en *G. simonyi* y *G. stehlini*.

4) Morfología de la corona en el dentario y el maxilar. En los juveniles de *G. atlantica* los dientes son monocuspidés (aunque pueden aparecer en posiciones posteriores unos pocos con una cúspide incipiente anterior), mientras que, en los juveniles de *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. stehlini*, sólo 2 ó 3 dientes anteriores son monocuspidés y/o bicuspides y el resto de los dientes son tricuspidés. Adultos de *G. atlantica* (*) tienen más dientes bicuspides que monocuspidés, ocasionalmente con algunos

dientes tricúspides en la región posterior. *G. galloti* y *G. simonyi* presentan una mayoría de dientes tricúspides mientras que *G. caesaris* (*) presenta dientes bi- o tricúspides en casi la misma proporción. *G. stehlini* (*) tiene una mayoría de dientes multicúspides (4, 5 y 6 cúspides) más que dientes mono-, bi- o tricúspides.

5) Corona dental con márgenes divergentes en *G. stehlini* y *G. simonyi* y en paralelo en el resto de las especies.

6) Los márgenes del proceso posterolateral del premaxilar son en paralelo excepto en los adultos de *G. atlantica* (*) donde este proceso tiene forma de punta de flecha.

7) Los frontales son generalmente pares en *Gallotia* spp., pero hay una tendencia a fusionarse en adultos de *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. atlantica laurae* y *G. stehlini*. *G. simonyi* (*) presenta los frontales separados durante toda la ontogenia.

8) El proceso anteromedial del pterigoides es recto en todas las especies excepto en adultos de *G. atlantica* (*) donde es escalonado.

9) Numero de dientes pterigoideos. Dientes pterigoideos están ausentes en recién nacidos pero aparecen pronto en la ontogenia postnatal. El numero de dientes pterigoideos varia de la siguiente forma: *G. atlantica* (0-4), *G. stehlini* (0-25), *G. galloti* (0-8), *G. caesaris* (0-9) y *G. simonyi* (?-27).

10) Disposición de los dientes pterigoideos. En los juveniles de todas las especies los dientes empiezan en una hilera, condición que es retenida por los adultos de *G. galloti*, *G. atlantica* y *G. caesaris*. En adultos de *G. stehlini* (*), más dientes aparecen lateralmente, produciendo un patrón irregular. En *G. simonyi* (*), una segunda hilera aparece en una posición lateral, dando lugar a una forma de V con la hilera medial más larga que la lateral.

11) Plataforma del yugal con un proceso medial en *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica*. Variable en *G. stehlini* y ausente en *G. simonyi* (*).

12) Proceso cuadradoyugal ausente en *G. atlantica* (*) y presente en el resto de las especies, sin embargo en adultos de *G. caesaris* y *G. galloti* este proceso pierde la escotadura posterior.

13) Los márgenes del proceso posterior del palatino son convergentes excepto en *G. stehlini* (*) donde son paralelos.

14) Proceso supratrigémino ausente en juveniles y presente en adultos de todas las especies excepto en *G. atlantica* y *G. caesaris*

donde este proceso es variable.

15) Proceso retroarticular del articular es recto en los adultos de *G. galloti*, *G. caesaris* y *G. atlantica* pero expandido ventralmente en adultos de *G. simonyi* y *G. stehlini*.

16) Osteodermos infratemporales presentes en subadultos y adultos de todas las especies excepto en *G. galloti* y *G. caesaris*.

17) Proceso posterolateral de la clavícula expandido anteriormente en *G. galloti* y *G. caesaris*, ausente en *G. stehlini* y variable en *G. atlantica* y *G. simonyi*.

18) Axis con un arco neural recto en *G. atlantica* (*) y más alto el extremo posterior en los adultos del resto de las especies.

19) Cráneo deprimido en individuos grandes de *G. stehlini* y *G. simonyi*, pero plano en el resto de las especies.

SUMMARY

We carried out a morphological study of the skeleton throughout the postnatal ontogeny in *Gallotia* spp. with the aim of defining characteristics that could be used in the diagnosis and identification of the 5 species that make up this genus. A total of 19 osteological characters showing interspecific variation are identified, some of them have not been previously described, and fifteen of them also vary during the ontogeny:

1) Arrangement of the posterior projections of the dentary. All juveniles with ventral process longer than dorsal one. Adults of *G. caesaris* and *G. atlantica* with projections almost the same size, but *G. galloti*, *G. simonyi* and *G. stehlini* with dorsal process longer than ventral.

2) Crown morphology in the premaxilla. Monocuspid teeth in adult and throughout ontogeny in *G. atlantica*, *G. galloti* and *G. caesaris*, but with some bicuspid/tricuspid teeth in adults of *G. stehlini* and *G. simonyi*.

3) Adult tooth number in the premaxilla. 7 in *G. caesaris* and *G. atlantica*, up to 8 in *G. galloti* and more than 8 in *G. simonyi* and *G. stehlini*.

4) Crown morphology in the dentary and maxilla. Teeth in juveniles of *G. atlantica* are monocuspid (a few teeth with an incipient anterior cuspule can appear in posterior positions), while in juveniles of *G. galloti*, *G. caesaris* and *G. stehlini*, only 2 or 3 anterior teeth are monocuspid and/or bicuspid and the remaining teeth are tricuspid. Adults of *G. atlantica* have more bicuspid teeth than

monocuspid teeth, with some tricuspid teeth occasionally posteriorly. *G. galloti* and *G. simonyi* have a majority of tricuspid teeth, while *G. caesaris* has bi- or tricuspid teeth in almost the same proportions. *G. stehlini* has a majority of multicuspid teeth (4, 5 and 6 cusps) rather than mono-, bi- or tricuspid teeth.

5) Tooth crown with margins divergent in *G. stehlini* and *G. simonyi* and in parallel in the remaining species.

6) Margins of the posterodorsal process of the premaxilla parallel except in adult of *G. atlantica* where the process is in arrow shaped.

7) Frontals are usually paired in *Gallotia* spp., but there is a tendency towards fusion in adults of *G. galloti*, *G. caesaris*, *G. atlantica laurae* and *G. stehlini*.

8) Anteromedial process of the pterygoid is straight in all species except in adults of *G. atlantica* where it is stepped.

9) Pterygoid tooth number. Pterygoid teeth are absent in hatchlings but appear early in postnatal ontogeny. Numbers of pterygoids teeth vary as follows: *G. atlantica* (0-4), *G. stehlini* (0-25), *G. galloti* (0-8), *G. caesaris* (0-9) and *G. simonyi* (?-27).

10) Arrangement of the pterygoid teeth. In juveniles of all species pterygoid teeth starts in a row, a condition retained by adults of *G. galloti*, *G. atlantica* and *G. caesaris*. In *G. stehlini*, further teeth erupt laterally, producing a patch pattern on a bony concretion in the adult. In *G. simonyi*, a second row erupts in a lateral position, giving a tick-shaped pattern with the medial row longer than the lateral one.

11) Jugal shelf with a medium process in *G. galloti*, *G. caesaris* and *G. atlantica*. Variable in *G. stehlini* and absent in *G. simonyi*.

12) Quadratojugal process of jugal absent in *G. atlantica* and present in the remaining species, although in adults of *G. caesaris* and *G. galloti* this process has lost its posterior embayment.

13) Margins of the posterior process of palatine convergent except in *G. stehlini* where are in parallel.

14) Supratrigeminal process absent in juveniles and present in adults of all species except in *G. atlantica* and *G. caesaris* where this character is variable.

15) Retroarticular process of the articular straight in adults of *G. galloti*, *G. caesaris* and *G. atlantica* but ventrally deflected in adults of

G. simonyi and *G. stehlini*.

16) Infratemporal osteoderms present in subadults and adults of all species except in *G. galloti* and *G. caesaris*.

17) Posterolateral process of the clavicle expanded anteriorly in *G. galloti* and *G. caesaris*, absent in *G. stehlini* and variable in *G. atlantica* and *G. simonyi*.

18) Axis with a straight neural arch in *G. atlantica* and higher at the posterior end in adults of remaining species.

19) Depressed skull in large individuals of *G. stehlini* and *G. simonyi*, but flat in remaining species.

Agradecimientos

Nuestros agradecimientos a todas las instituciones que aportaron material así como al Department of Anatomy and Developmental Biology (UCL) y en especial a la Dra Evans (UCL) por su apoyo y comentarios.

REFERENCIAS

- ARNOLD, E. N. (1989): Towards a phylogeny and biogeography of the Lacertidae: relationships within an Old World family of lizards derived from morphology. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, 55: 209-257.
- BARAHONA, F. (1996): *Osteología craneal de lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias: análisis sistemático filogenético*. Tesis Doctoral. Marzo 1996. Universidad Autónoma de Madrid. España. 514 pp.
- BARAHONA, F. & BARBADILLO, L. J. (1998): Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *J. Zool.*, 245: 393-405.
- BARBADILLO, L. J. (1989a): Los Reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-Pleistocénicos de la cuenca Guadix-Baza (sudeste español), pp. 151-165. In: M. T. Alberdi y F. C. Bonadonna (eds.), *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario*. Museo Nacional de Ciencia Naturales, CSIC, Madrid, España.
- BARBADILLO, L. J. (1989b): *Análisis morfo-métrico de la columna vertebral y cintura escapular en los lacértidos ibéricos (Reptilia: Lacertidae)*. Tesis Doctoral. Junio 1989. Universidad Autónoma de Madrid. España. 355pp.
- DE BEER, G. R. (1930): The early development of the chondrocranium of the lizards. *Q. J. microsc. Sci.*, 73: 707-739.

- BOULENGER, A. G. (1891): On Simony's lizard, *Lacerta simonyi*. *Proc. Zoo. Soc. Lond.*, 1891: 201-203.
- CASTILLO, C., RANDO, J. C. & ZAMORA, J. F. (1994): Discovery of mummified extinct giant lizards (*Gallotia goliath*, Lacertidae) in Tenerife, Canary Islands. *Bonn. zool. Beitr.*, 45 (2): 129-136.
- EL-TOUBI, M. R. & SOLIMAN, M. A. (1967): Studies on the osteology of the family Lacertidae in Egypt. 1, The skull. *Proc. Zoo. Soc. United Arab. Rep.*, 2: 219-257.
- ESTES, R. (1983): *Handbuch der Paleoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpetology). Part. 10A. Sauria Terrestria, Amphisbaenia*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York. 245pp.
- GAUPP, E. (1900): Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels. *Anat. Hefte.*, 15: 433-595.
- GOODRICH, E. S. (1930): *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. Macmillan, London. 837 pp.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J. P. (1969): Vertebrae and ribs of modern Reptiles. - pp. 201-310 in: C. Gans (Eds). *Biology of Reptilia. vol. 1: Morphology*. Academic Press London & New York.
- JOLLIE, M. T. (1960): The head skeleton of lizards. *Acta Zool.*, 41: 1-64.
- LAKJER, T. (1927): Studien über die Gaumenregion bei Saurien im Vergleich mit Anamnien und primitiven Sauropsiden. *Zool. Jb. Anat.*, 49: 57-356.
- LÓPEZ-JURADO, L. F. & MATEO, J. A. (1995): Origin, colonization, adaptive radiation, intraspecific evolution and species substitution in the fossil and living lizards of the Canary Islands. - pp. 81-91 in: Llorente *et al.* (Eds.). *Scientia Herpetologica*, 1995.
- OELDRICH, T. M. (1956): The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 94: 1-122.
- PREGIL, G. (1986): Body size of insular lizards: a pattern of Holocene dwarfism. *Evolution*, 40: 997-1008.
- RIEPEL, O. (1976): Die orbitotemporale Region in Schadel von *Chelydra serpentina* Linnaeus (Chelonia) und *Lacerta sicula* Rafinesque (Lacertilia). *Acta anat.*, 96: 309-320.
- RIEPEL, O. (1977): Über die Entwicklung des Basicranium bei *Chelydra serpentina* Linnaeus (Chelonia) und *Lacerta sicula* Rafinesque (Lacertilia). *Verh. naturf. Ges. Basel.*, 86: 153-170.
- ROMER, A. S. (1956): *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago. 772 pp.
- SANCHIZ, F. B. (1987): Nota preliminar sobre Ictiofauna y Herpetofauna del Pleistoceno de Atapuerca (Burgos). En: Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Bienestar Social, I (Eds). *El hombre fósil de Ibeas y el Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca*. I.
- SANCHIZ, F. B. (1991): Algunas herpetofaunas de yacimientos del pleistoceno medio ibérico. *Rev. Esp. Herp.*, 5: 9-13.
- SANZ, J. L. & SANCHIZ, F. B. (1980): Nota preliminar sobre los Squamata (Reptilia) del Pleistoceno medio de Aridos-1 (Arganda, Madrid). in: Publ. Excm. Diputación Madrid (eds), pp. 127-138, *Ocupaciones Achelenses en el Valle del Jarama*.
- SÄVÉ-SÖDERBERGH, G. (1946): On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon*, *Varanus* and *Lacerta*. *Archiv. f. Zool. Stockholm*, 38 (11): 1-24.
- SIEBENROCK, F. (1894): Das Skelett der *Lacerta simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. *Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Wien.*, 103: 205-292.
- VERLUYS, J. (1912): Das Streptostylie Problem und die Bewegungen im Schadel bei Sauropsiden. *Zool. Jb. Suppl.*, 15 (2): 545-714.

Recibido: 21/01/98

Aceptado: 19/10/98

Abreviaturas utilizadas en las figuras: *Abbreviations used in the figures:*

Figura 1.- an: angular, ar: articular, c: coronoides, cm: canal meckeliano, cu: cuadrado, d: dentario, e: esplénico, ec: ectopterigoides, ei: espacio interpterigoideo, ep: epipterigoides, es: escamoso, f: frontal, fb: fenestra subtemporal, fex: fenestra exonarina, fi: fenestra infratemporal, fm: foramen magnum, fs: fenestra suborbital, fsu: fenestra supratemporal, j: yugal, l: lacrimal, m: maxilar, n: nasal, nc: neurocráneo, or: órbita, p: parietal, pl: palatino, pm: premaxilar, po: postorbitofrontal, pr: prefrontal, pt: pterigoides, san: suprangular, sp: septomaxilar, st: supratemporal, v: vomer.

Figura 2.- A: nasal, pa: proceso anteromedial, B1 y B2: frontal, cc: cresta craneal, co: conducto olfatorio, pa: proceso anterolateral, pl: procesos posterolaterales, pm: proceso anteromedial, pv: proceso ventral, C1 y C2: parietal, cv: cresta ventral, fo: fosa del parietal, fp: foramen pineal, l: lengüetas del parietal, pl: procesos posterolaterales, D1 y D2:

premaxilar, cm: cresta medial, fl: forámenes nasales, la: lámina alveolar, pd: proceso posterodorsal, pi: proceso incisivo, pv: proceso posteroventral, E1 y E2: maxilar, fi: foramen infraorbital, fl: forámenes labiales, fv: foramen vomeronasal, l: lengüeta del maxilar, pa: proceso anterior, pd: proceso dorsal, pp: plataforma palatal, pt: proceso posterior, F: prefrontal, c: cresta palpebral, fl: foramen lacrimal, pa: proceso anterodorsal, pd: proceso posterodorsal, pv: proceso posteroventral, G: lacrimal, fl: foramen lacrimal, H1 y H2: yugal, pa: proceso anterior, pc: proceso cuadradoyugal, pd: proceso posterodorsal, pm: proceso medial, pp: proceso palatal, l: postorbitofrontal, pl: proceso anterolateral, pm: proceso anteromedial, J: escamoso, K1 y K2: supratemporal, f: facies parietal, fe: facies escamosa, fp: facies parótica, L1 y L2: vómer, cl: conducto lacrimal, clo: cresta longitudinal, fv: forámenes del vómer, sl: surco lacrimal, M1 y M2: septomaxilar, pa: proceso anterolateral, pl: proceso posterolateral, pm: proceso posteromedial, N1 y N2: palatino, c: cresta palatina, f: foramen infraorbital, pa: proceso anterolateral, pm: proceso anteromedial, pp: proceso posterior, O1 y O2: ectopterigoides, pa: proceso anterolateral, pl: proceso posterolateral, pm: proceso posteromedial, P1 y P2: pterigoideas, c: cresta pterigoidea, f: fosa columelar, pa: proceso anteromedial, pl: proceso anterolateral, pt: proceso posterior, r: ranura pterigoidea, Q: epipterigoides, c: condilo pterigoideo, R1, R2 y R3: cuadrado, c: cresta posterior, ce: cóndilo cefálico, cm: cóndilo mandibular, e: expansión alar, f: foramen del cuadrado, p: plataforma anterodorsal.

Figura 3.- A, B y C: neurocráneo, b: basioccipital, co: cóndilo occipital, e: esfenoides, fo: foramen oval, fe: fosa occipital, o: otooccipital, pf: parasfenoides, p: proótico, s: supraoccipital, fv: foramen del canal vidiano, D1 y D2: proótico, c: cavidad coclear, ca: foramen canal semicircular anterior, ce: foramen canal semicircular exterior, cs: cresta supratrigémica, cv: cavidad vestibular, fo: foramen oval, i: incisura proótica, pa: proceso anteroinferior, pp: proceso posterior, VII: foramen nervio facial interno, VIII: foramen nervio auditivo anterior, VIII': foramen nervio auditivo posterior, VII': foramen nervio facial externo, E1 y E2: otooccipital, c: cavidad coclear, cv: cavidad vestibular, f: fosa occipital, fe: foramen coclear, fe: foramen del canal semicircular exterior, fo: foramen oval, fp: foramen del canal semicircular posterior, iv: incisura vestibular, p: proceso paraoccipital, t: cresta tubelar, F: orbitosfenoides, G1, G2 y G3: esfenoides, b: procesos basipterigoides, c: crestas ventrolaterales, cp: cresta proótica, cs: cresta sillar, fi: foramen de la arteria carótida interna, fos.hipo: fosa

hipofisiaria, p: procesos alares, s: silla turca, t: trabéculas craneales, v: foramen anterior del canal vidiano, VI: foramen anterior del canal *abducens*, VII: rama palatina del nervio facial, H: basioccipital, b: fenestra basicraneal, e: tubérculos esfenoccipitales, t: cresta tubelar, l: supraoccipital, a: proceso ascendente, c: cruz común, cv: cavidad vestibular, e: foramen del conducto endolinfático, fa: foramen del canal semicircular anterior, fp: foramen del canal semicircular posterior, m: proceso marginal.

Figura 4.- A: aparato columelar, a: proceso accesorio anterior, c: columela, e: extracolumela, i: proceso inferior, in: proceso interno, p: proceso accesorio posterior, pi: pie, s: proceso superior, B: aparato hioideo, c1: primer ceratobranquial, c2: segundo ceratobranquial, ch: cuerpo del hioideo, e1: primer epibranchial, e2: segundo epibranchial, et: proceso entoglosal, h1: primer hipobranquial, s1: segmento proximal, s2: segmento distal, C: osículos escleróticos, D1: supraoculares, D2: palpebral.

Figura 5.- A: dentario, c: cresta dentaria, d: proyección posterodorsal, m: canal meckeliano, p: plataforma alveolar, v: proyección posteroventral, B: esplenial, a: foramen alveolar, d: cresta dorsal, me: cresta medial, C: coronoides, d: proceso dorsal, l: proceso anterolateral, m: proceso anteromedial, D: angular, a: foramen alveolar posterior, c: cresta angular, E: supranuclear, s: foramen supranuclear posterior, F: articular, a: proceso anterior, d: proceso dorsal, f: foramen de la cuerda timpánica, re: proceso retroarticular, t: cresta timpánica.

Figura 6.- A: interclavícula, B: escápulo-coracoides, c: cavidad glenoidea, e: escápula, f: foramen coracoeideo, m: mesocoracoides, mt: metacoracoides, p: procoracoides, C: Cintura pelviana, a: acetábulo, f: foramen para el nervio obturador, i: ileon, is: isquion, p: pubis, D: clavícula.

Figura 7.- c: cóndilo, cr: cresta neural, cv: cuerpo vertebral, e: espina neural, i: intercentro, o: proceso odontóide, p: pleuroapófisis, po: postzigapófisis, pr: prezigapófisis, s: sinapófisis.

Figura 8.- G: mano, i: intermedio, m1: metacarpal 1, m5: metacarpal 5, p: pisiforme, r: radio, ra: radial, u: ulna, ul: ulnar, I-V: dígitos del I al V, H: Pie, f: fibula, I-V: dígitos del I al V, m1: metatarsal 1, m5: metatarsal 5, p: cartilago tarsal proximal, t: tibia, t4: tarso distal

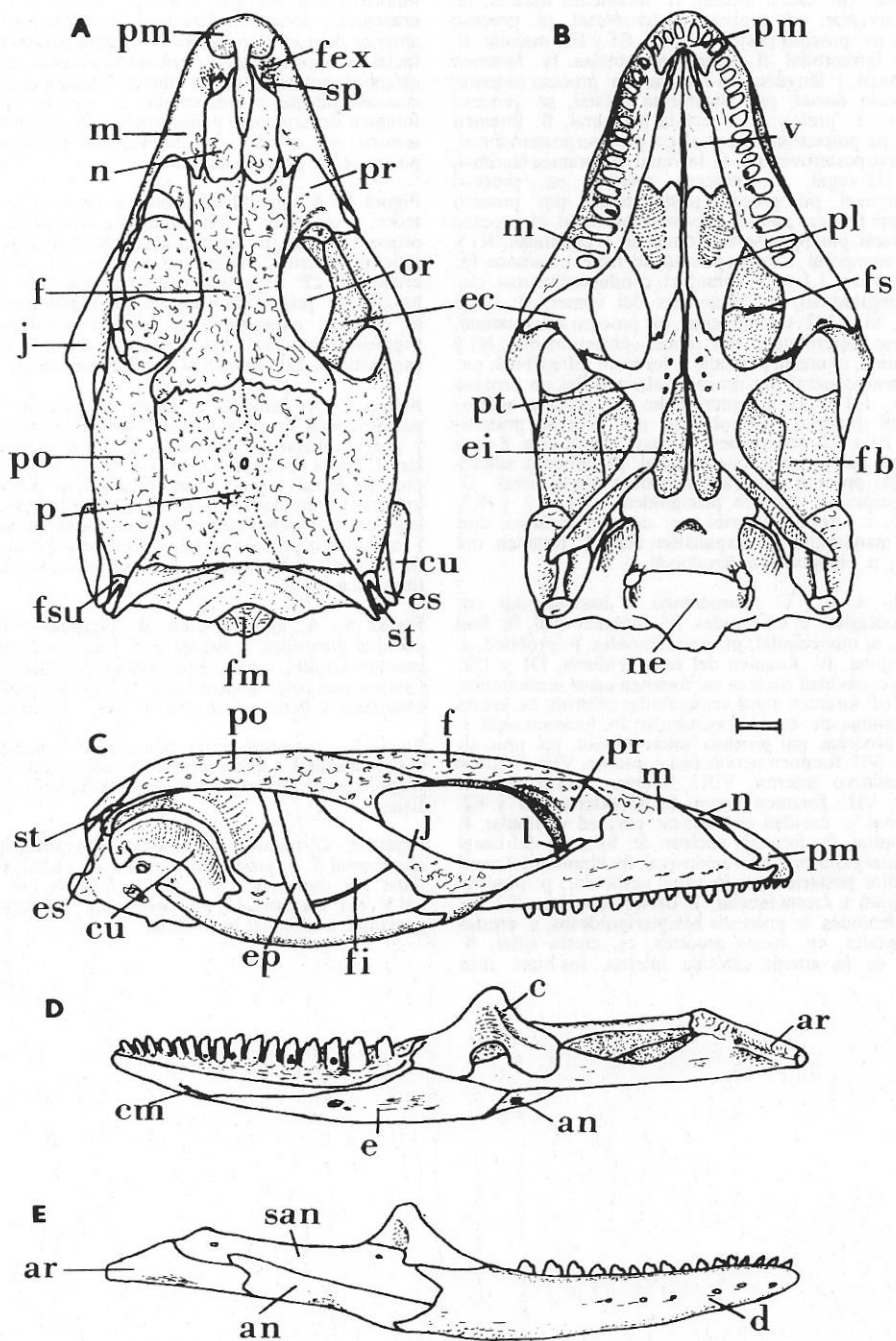


Figura 1.- Vistas A, dorsal; B, ventral y C, lateral del cráneo. Vistas D, medial y E, lateral de la mandíbula derecha de *Gallotia atlantica* (BMNH 1967/1496).

Figure 1.- A, dorsal; B, ventral and C, lateral views of the skull and, D, medial and E, lateral views of right mandible of *Gallotia atlantica* (BMNH 1967/1496).

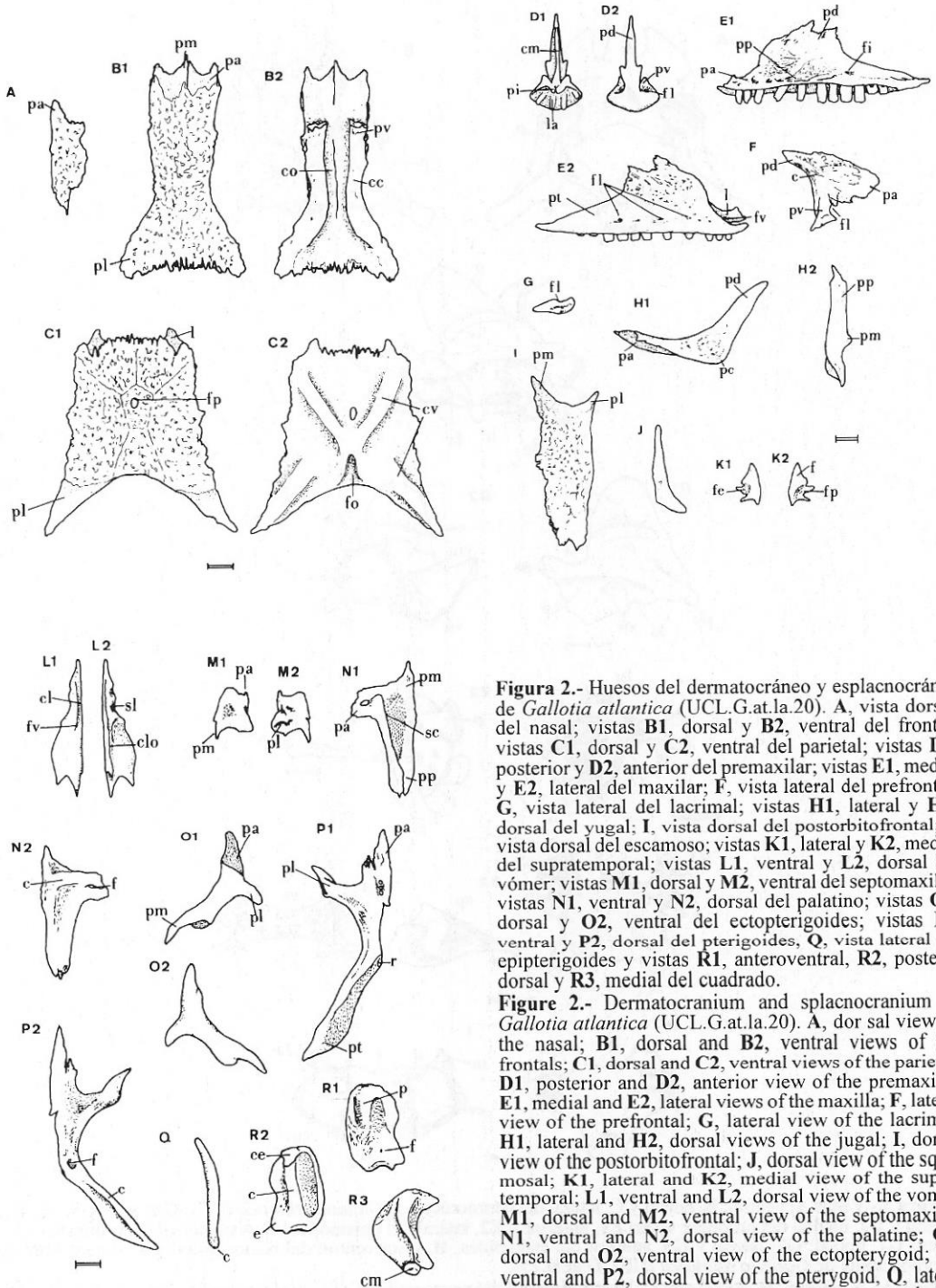


Figura 2.- Huesos del dermatocráneo y esplanocráneo de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20). A, vista dorsal del nasal; vistas B1, dorsal y B2, ventral del frontal; vistas C1, dorsal y C2, ventral del parietal; vistas D1, posterior y D2, anterior del premaxilar; vistas E1, medial y E2, lateral del maxilar; F, vista lateral del prefrontal; G, vista lateral del lacrimal; vistas H1, lateral y H2, dorsal del yugal; I, vista dorsal del postorbitofrontal; J, vista dorsal del escamoso; vistas K1, lateral y K2, medial del supratemporal; vistas L1, ventral y L2, dorsal del vomer; vistas M1, dorsal y M2, ventral del septomaxilar; vistas N1, ventral y N2, dorsal del palatino; vistas O1, dorsal y O2, ventral del ectopterygoides; vistas P1, ventral y P2, dorsal del pterigoides; Q, vista lateral del epipterygoides y vistas R1, anteroventral, R2, postero-dorsal y R3, medial del cuadrado.

Figure 2.- Dermatocranium and splanocranium of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20). A, dorsal view of the nasal; B1, dorsal and B2, ventral views of the frontals; C1, dorsal and C2, ventral views of the parietal; D1, posterior and D2, anterior view of the premaxilla; E1, medial and E2, lateral views of the maxilla; F, lateral view of the prefrontal; G, lateral view of the lacrimal; H1, lateral and H2, dorsal views of the jugal; I, dorsal view of the postorbitofrontal; J, dorsal view of the squamosal; K1, lateral and K2, medial view of the supratemporal; L1, ventral and L2, dorsal view of the vomer; M1, dorsal and M2, ventral view of the septomaxilla; N1, ventral and N2, dorsal view of the palatine; O1, dorsal and O2, ventral view of the ectopterygoid; P1, ventral and P2, dorsal view of the pterygoid; Q, lateral view of the epipterygoid and R1, anteroventral, R2, posterodorsal and R3, medial view of the quadrate.

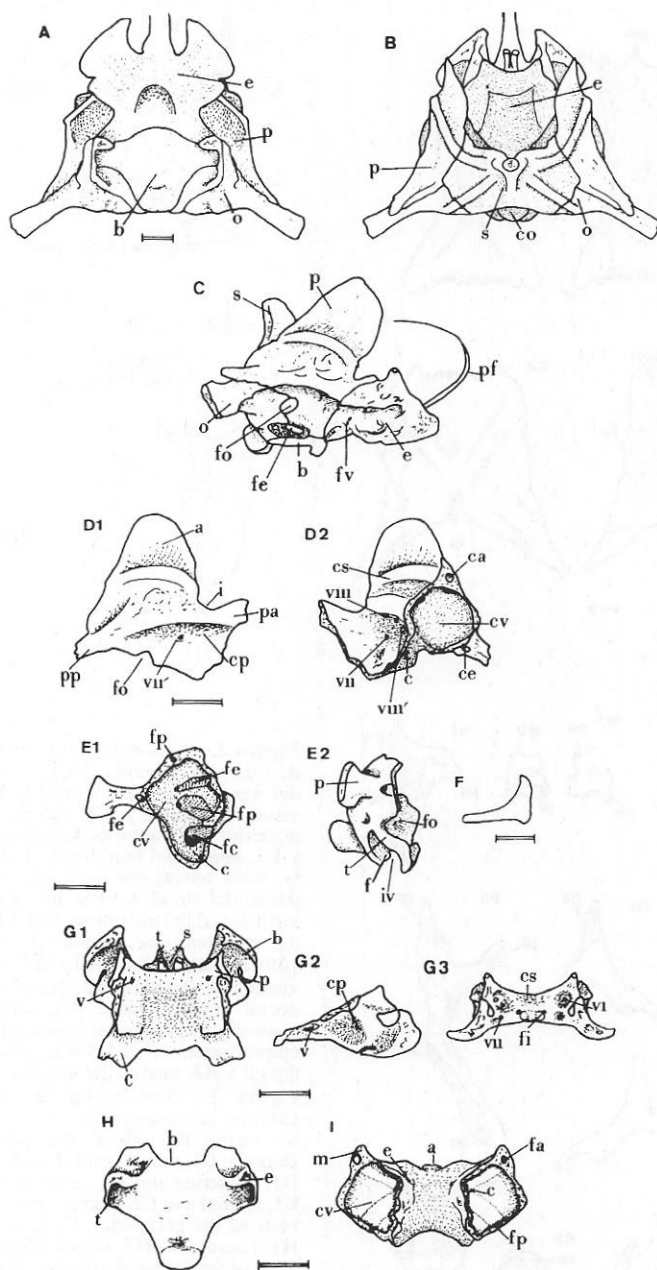


Figura 3.- Vistas A, ventral; B, dorsal y C, lateral del neurocráneo de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20). Vistas D1, lateral y D2, medial del proótico; vistas E1, anterior y E2, lateral del opistotico; F, vista dorsal del orbitosfenoides; vistas G1, dorsal; G2, lateral y G3, anterior del esfenoides; H, vista ventral del basioccipital y I, vista ventral del supraoccipital de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25).

Figure 3.- A, ventral; B, dorsal and C, lateral views of the neurocranium of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20). D1, lateral and D2, medial views of the prootic; E1, anterior and E2, lateral views of the opisthotic; F, dorsal view of the orbitosphenoid; G1, dorsal; G2, lateral and G3, anterior views of the sphenoid; H, ventral view of the basioccipital and I, ventral view of the supraoccipital of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25).

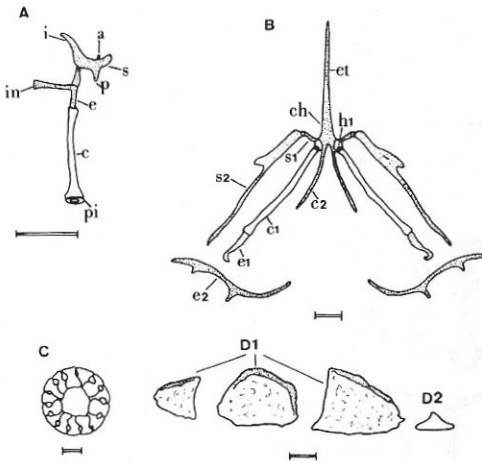


Figura 4.- A, vista lateral del aparato columelar; B, vista dorsal del aparato hioideo; C, vista lateral de los osículos escleróticos y vista lateral de, D1, supraoculares y D2, palpebral de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure 4.- A, lateral view of the columellar apparatus; B, dorsal view of the hyoid apparatus; C, lateral view of sclerotic ossicles and lateral view of, D1, supraoculars and D2, palpebral of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

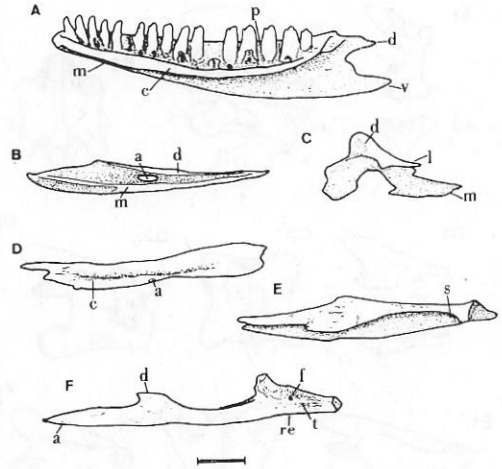


Figura 5.- Mandíbula derecha de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25). A, vista medial del dentario; B, vista medial del esplenial; C, vista lateral del coronoides; D, vista medial del angular; E, vista medial del suprarangular y F, vista medial del articular.

Figure 5.- Right mandible of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.25). A, medial view of the dentary; B, medial view of the splenial; C, lateral view of the coronoid; D, medial view of the angular; E, medial view of the surangular and F, medial view of the articular.

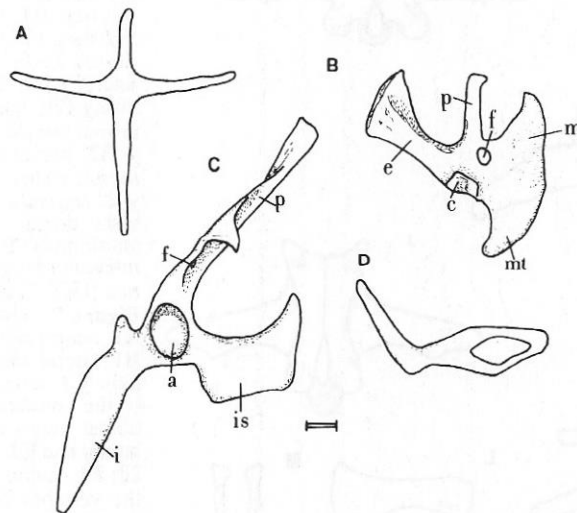


Figura 6.- A, interclavícula; B, escápulo-coracoides; C, cintura pelviana y D, clavícula de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure 6.- A, interclavicle; B, scapula-coracoid; C, pelvic girdle and D, clavicle of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

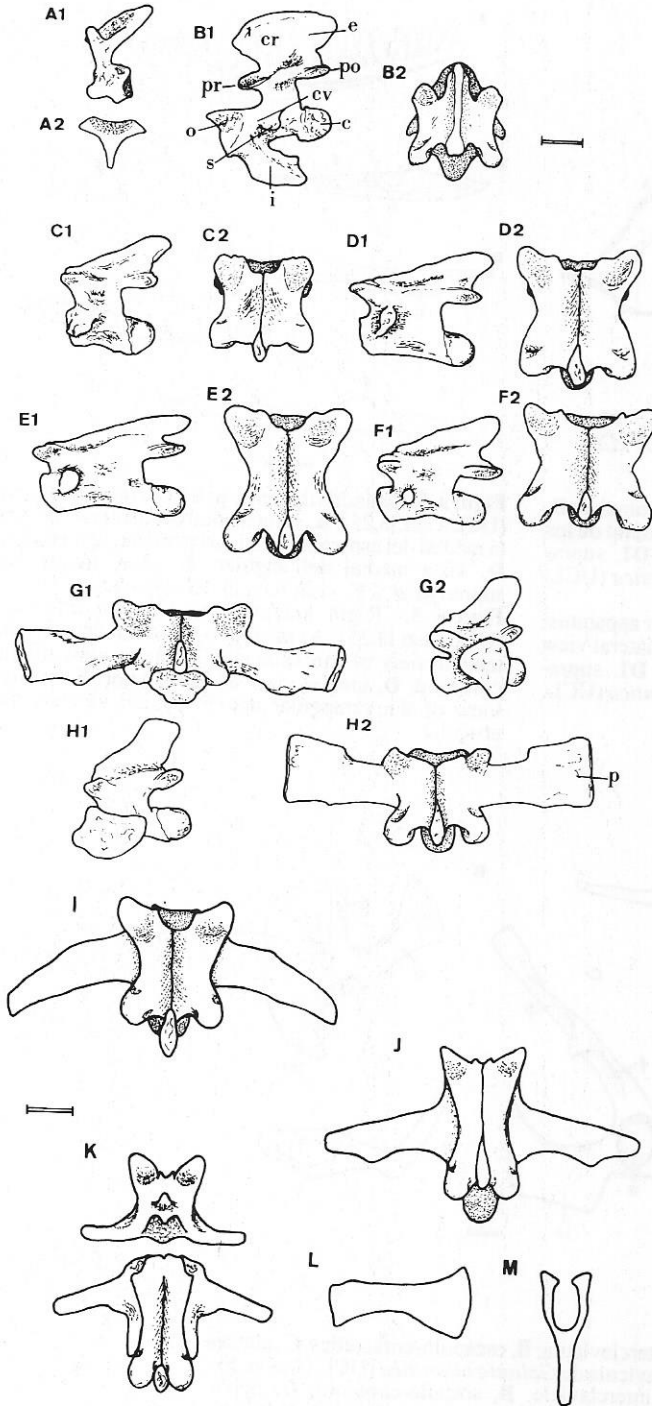


Figura 7.- Vista anterior del atlas, A1, arco neural y A2, hipocentro; vistas B1, lateral y B2, dorsal del axis; vistas C1, lateral y C2, dorsal de la vértebra 3; vistas D1, lateral y D2, dorsal de la vértebra 11; vistas E1, lateral y E2, dorsal de la vértebra 22; vistas F1, lateral y F2, dorsal de la vértebra 26; vistas G1, lateral y G2, dorsal de la primer vértebra sacra; vistas H1, lateral y H2, dorsal de la segunda vértebra sacral; vistas dorsales de la I, primera y J, segunda vértebra post-sacra; K, vista dorsal de la primer vertebra autotómica; L, costilla cervical y M, intercentro caudal de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure 7.- anterior view of the atlas, A1, neural arch and A2, hypocentrum; B1, lateral and B2, dorsal view of the axis; C1, lateral and C2, dorsal views of the vertebra 3; D1, lateral and D2, dorsal views of the vertebra 11; E1, lateral and E2, dorsal views of vertebra 22; F1, lateral and F2, dorsal views of the vertebra 26; G1, lateral and G2, dorsal views of the 1st sacral vertebra; H1, lateral and H2, dorsal views of the second sacral vertebra sacral; dorsal views of the I, first and J, second postsacral vertebra; K, dorsal view of the first autotomic vertebra; L, cervical rib and M, caudal intercentrum of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

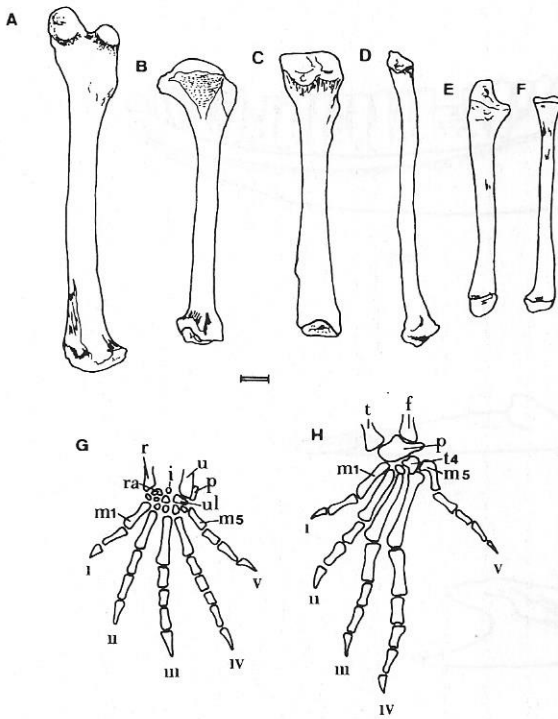


Figura. 8.- A, fémur; B, húmero; C, tibia; D, fibula; E, radio; F, ulna. Dibujo esquemático de G, la mano y H, el pie de *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

Figure. 8.- A, femur; B, humerus; C, tibia; D, fibula; E, radius; F, ulna. Schematic drawing of G, manus and H, foot of *Gallotia atlantica* (UCL.G.at.la.20).

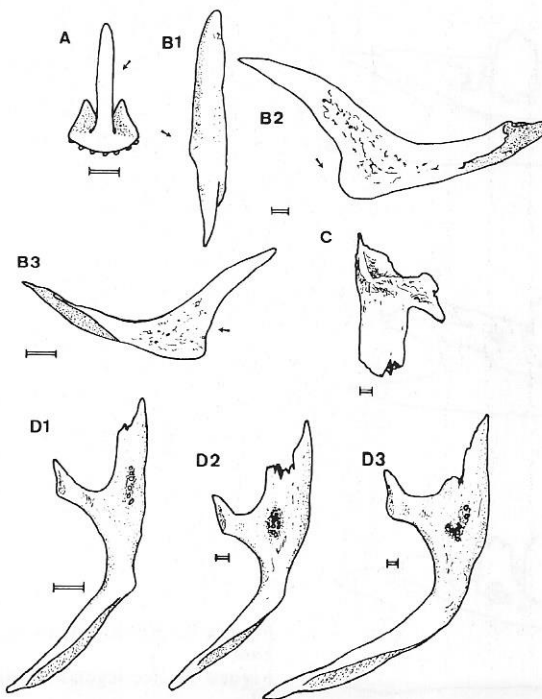


Figura 9.- Ver leyenda en página 89.
Figure 9.- See legend in page 89.

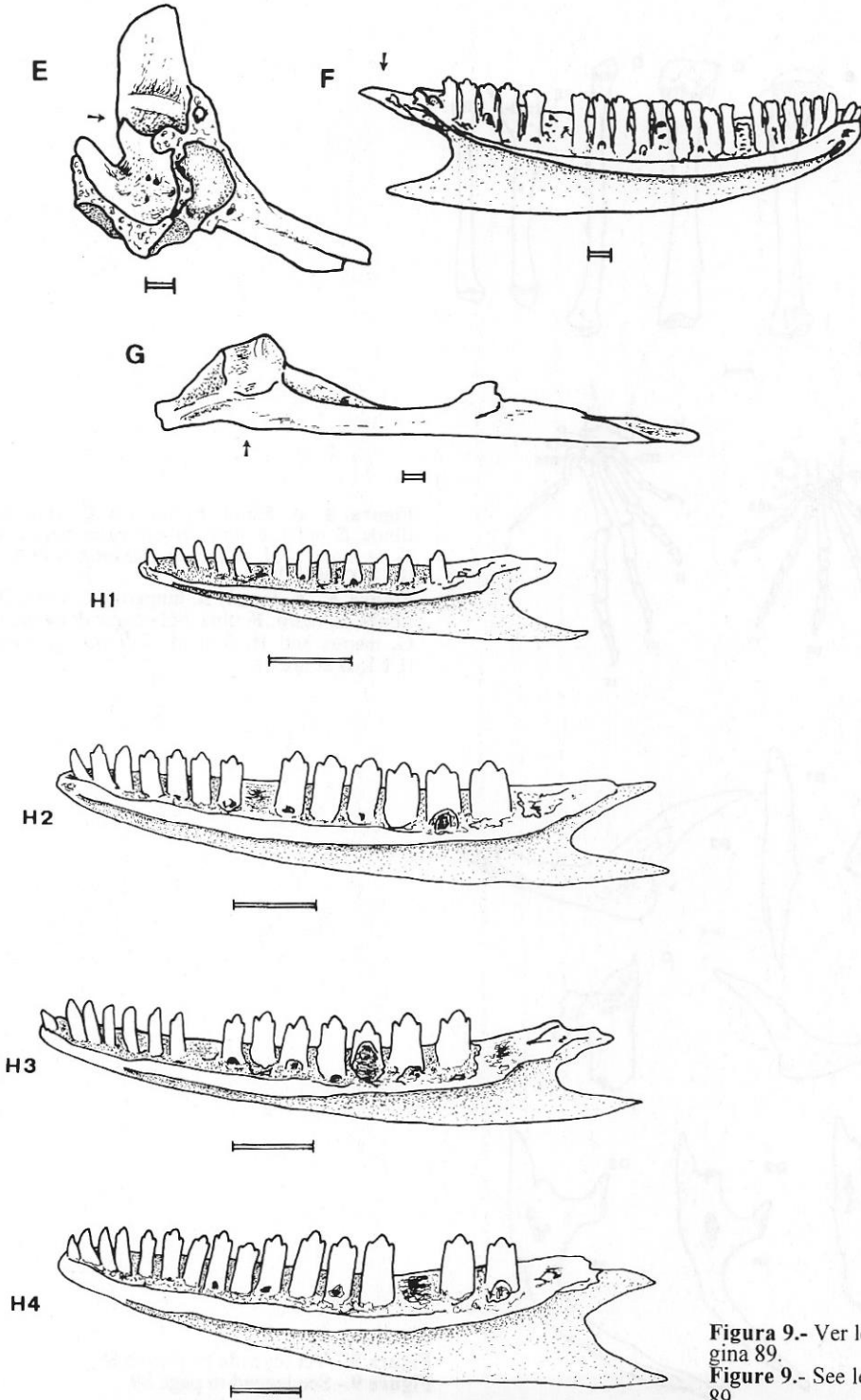


Figura 9.- Ver leyenda en página 89.
Figure 9.- See legend in page 89.

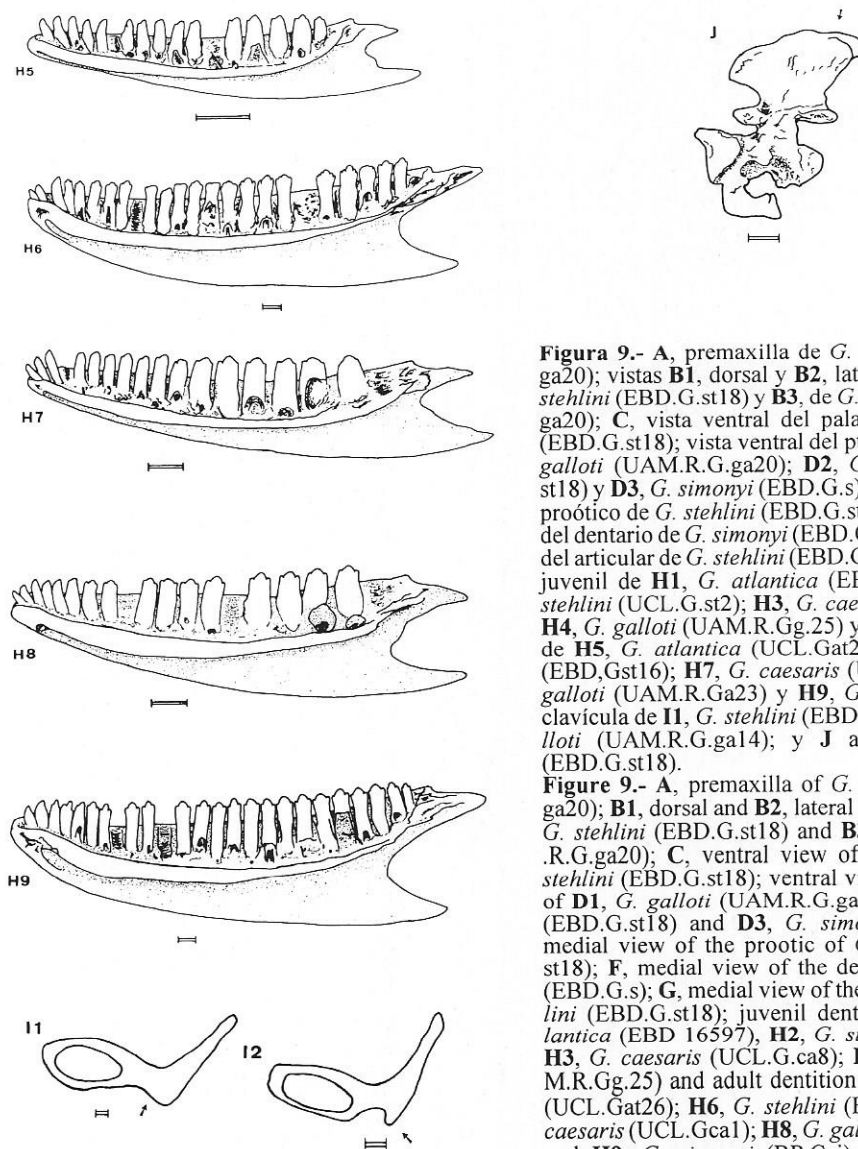


Figura 9.- A, premaxilla de *G. galloti* (UAM.R.G. ga20); vistas B1, dorsal y B2, lateral del yugal de *G. stehlini* (EBD.G.st18) y B3, de *G. galloti* (UAM.R.G. ga20); C, vista ventral del palatino de *G. stehlini* (EBD.G.st18); vista ventral del pterigoides de D1, *G. galloti* (UAM.R.G.ga20); D2, *G. stehlini* (EBD.G.st18) y D3, *G. simonyi* (EBD.G.s); E, vista medial del proótico de *G. stehlini* (EBD.G.st18); F, vista medial del dentario de *G. simonyi* (EBD.G.s); G, vista medial del articular de *G. stehlini* (EBD.G.st18); dentición de juvenil de H1, *G. atlantica* (EBD 16597), H2, *G. stehlini* (UCL.G.st2); H3, *G. caesaris* (UCL. G.ca8); H4, *G. galloti* (UAM.R.Gg.25) y dentición de adulto de H5, *G. atlantica* (UCL.Gat26); H6, *G. stehlini* (EBD.Gst16); H7, *G. caesaris* (UCL.Gca1); H8, *G. galloti* (UAM.R.Ga23) y H9, *G. simonyi* (BP.Gsi); clavícula de I1, *G. stehlini* (EBD.G.st16) y I2, *G. galloti* (UAM.R.G.ga14); y J axis de *G. stehlini* (EBD.G.st18).

Figure 9.- A, premaxilla of *G. galloti* (UAM.R.G. ga20); B1, dorsal and B2, lateral views of the jugal of *G. stehlini* (EBD.G.st18) and B3, *G. galloti* (UAM.R.G.ga20); C, ventral view of the palatine of *G. stehlini* (EBD.G.st18); ventral view of the pterygoid of D1, *G. galloti* (UAM.R.G.ga20); D2, *G. stehlini* (EBD.G.st18) and D3, *G. simonyi* (EBD.G.s); E, medial view of the prootic of *G. stehlini* (EBD.G.st18); F, medial view of the dentary of *G. simonyi* (EBD.G.s); G, medial view of the articular of *G. stehlini* (EBD.G.st18); juvenile dentition of H1, *G. atlantica* (EBD 16597), H2, *G. stehlini* (UCL.G.st2); H3, *G. caesaris* (UCL.G.ca8); H4, *G. galloti* (UAM.R.Gg.25) and adult dentition of H5, *G. atlantica* (UCL.Gat26); H6, *G. stehlini* (EBD.Gst16); H7, *G. caesaris* (UCL.Gca1); H8, *G. galloti* (UAM.R. Ga23) and H9, *G. simonyi* (BP.Gsi); clavicle of I1, *G. stehlini* (EBD.G.st16) and I2, *G. galloti* (UAM.R.G. ga14); and J axis of *G. stehlini* (EBD.G.st18).

Figure 1. Schematic diagram of the experimental setup for the study of the effects of the tidal flow on the sediment transport. The diagram shows a cross-section of the estuary with the tidal flow direction indicated by arrows. The sediment transport is shown as a series of arrows pointing from the left to the right. The diagram is divided into three sections: the upper section shows the tidal flow, the middle section shows the sediment transport, and the lower section shows the sediment transport. The diagram is labeled with 'Tidal Flow', 'Sediment Transport', and 'Sediment Transport'.

The diagram illustrates the experimental setup for studying the effects of tidal flow on sediment transport. It shows a cross-section of an estuary with a tidal flow direction indicated by arrows. The sediment transport is shown as a series of arrows pointing from left to right. The diagram is divided into three sections: the upper section shows the tidal flow, the middle section shows the sediment transport, and the lower section shows the sediment transport. The diagram is labeled with 'Tidal Flow', 'Sediment Transport', and 'Sediment Transport'.



Parasites and conservation of *Alytes muletensis* (Sanchiz et Adrover, 1977) (Anura: Discoglossidae)

V. ROCA¹, G. GARCÍA², E. CARBONELL¹, C. SÁNCHEZ-ACEDO³ & E. DEL CACHO³

¹Departament de Biologia Animal, Universitat de València.
Dr. Moliner, 50 46100 Burjassot. España.

²Jersey Wildlife Preservation Trust.
Trinity, Jersey JH3 5BP, Channel Islands. U.K.

³Departamento de Patología Animal, Universidad de Zaragoza.
Miguel Servet, 177 50013 Zaragoza. España.

Abstract: *Alytes muletensis* is an endemic amphibian found in some restricted areas of Mallorca (Balearic islands, Spain, Western Mediterranean) and is considered to be in danger of extinction. To preserve natural populations and also for the reintroduction of captive-bred specimens into natural environments, a project involving captivity breeding of this anuran is being carried out. Two captive populations in Barcelona Zoo (Spain) and Jersey Zoo (UK) are being studied. In order to obtain the best sanitary guarantees of specimens for reintroduction, coprological analysis of 122 fecal samples of *Alytes muletensis* from two populations has been made. This study has allowed us to determine the parasitic infection of this amphibian, bred under controlled conditions. The results of the analysis showed that these amphibians are parasitised by: (i) larvae and eggs of some nematode species, such as *Cosmocercidae* gen. sp. (larvae), *Rhabdias* sp. (larvae), *Oswaldocruzia filiformis* (eggs), and *Strongyloides* sp. (eggs); (ii) ciliated protozoa, such as *Nyctotherus* sp. and *Balantidium* sp. (cysts); (iii) oocysts of apicomplexa protozoa, such as *Coccidia* sp₁, *Coccidia* sp₂, *Coccidia* sp₃, and *Coccidia* sp₄. In most cases, prevalences are low or very low. We conclude that the low parasitism observed in captive specimens of *Alytes muletensis* should not produce any damage in natural populations after their reintroduction.

Key words: parasites, captive populations, conservation, reintroduction, *Alytes muletensis*.

Resumen: Parásitos y conservación de *Alytes muletensis* (Sanchiz et Adrover, 1977) (Anura: Discoglossidae).- *Alytes muletensis* es un anfibio endémico que habita algunas áreas restringidas de Mallorca (Islas Baleares, España, Mediterráneo Occidental) y está considerado en peligro de extinción. Con el fin de preservar sus poblaciones naturales y llevar a cabo una posible reintroducción de ejemplares en sus hábitats naturales, se llevó a cabo un proyecto de cría y reproducción en cautividad de este anuro. Desde el punto de vista parasitológico se estudiaron dos poblaciones, la del Zoológico de Barcelona y la del Zoológico de Jersey. Con el objetivo de conseguir y mantener las mejores condiciones y garantías sanitarias de los especímenes que puedan ser utilizados para reintroducción, se llevó a cabo el análisis coprológico de 122 muestras fecales de *Alytes muletensis* de las dos poblaciones antes mencionadas. Los resultados de este análisis mostraron que este anfibio, en su condición de cautividad, alberga los siguientes parásitos: (i) larvas y huevos de los nematodos *Cosmocercidae* gen. sp. (larvae), *Rhabdias* sp. (larvae), *Oswaldocruzia filiformis* (huevos) y *Strongyloides* sp. (huevos); (ii) protozoos ciliados, como *Nyctotherus* sp. y *Balantidium* sp. (quistes); (iii) ooquistes de protozoos apicomplejos: *Coccidia* sp₁, *Coccidia* sp₂, *Coccidia* sp₃, *Coccidia* sp₄. En la mayor parte de las especies, las prevalencias son bajas o muy bajas. Puede concluirse que el escaso parasitismo observado en los ejemplares en cautividad, no produciría problema alguno en las poblaciones naturales, en el caso de su reintroducción en ellas.

Palabras clave: parásitos; poblaciones en cautividad; conservación; reintroducción; *Alytes muletensis*.

INTRODUCTION

The Mallorcan midwife toad *Alytes muletensis* (Sanchiz et Adrover, 1977) is an endemic anuran found in some restricted areas of Mallorca (Balearic islands, Western Mediterranean) in which the adults use semi-permanent plunge pools for breeding (ALCOVER *et al.*, 1984). It is considered in danger of extinction (BLANCO & GONZÁLEZ, 1992) and their natural populations are considered to be decreasing by some authors (MAYOL & ALCOVER, 1984), although some others affirm that there are not sufficient data to determine current population trends (CRIADO *in* BLANCO &

GONZÁLEZ, 1992).

In 1985, the Jersey Wildlife Preservation Trust started a captive breeding programme that was considered necessary for several reasons, mainly to provide specimens for reintroduction. A successful captive breeding began in 1988 (TONGE & BLOXAM, 1989) and the first reintroduction was in 1989 (TONGE & BLOXAM, 1991). Moreover, a similar programme is carrying forward by Balearic Government (CRIADO & MEJÍAS, 1991).

In 1996 the Jersey Wildlife Preservation Trust contacted with Laboratory of Parasitology (University of Valencia, Spain) through one of the authors (G. García) to analyze va-

rious fecal samples of *A. muletensis*, in order to know the possible parasites living in the host and to obtain the best sanitary guarantees of the specimens used for reintroduction. The samples were taken from two captive populations, one from Jersey Zoo and the other from Barcelona Zoo. Fecal samples provide information about protozoa, helminth eggs and larvae.

In Spain, in respect to genus *Alytes*, only helminthological analysis of adults of *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii* have been made (CORDERO DEL CAMPILLO *et al.*, 1994) and the methodology for their study was capture and sacrifice of the hosts. Nevertheless, some other species of amphibians have been parasitologically searched (SMYTH & SMYTH, 1980; LLUCH *et al.*, 1987) and it is well known that amphibians usually have important parasite populations which, in the field, are in equilibrium with the host, while in some stress conditions, such as captivity, this equilibrium can be broken and then parasites can produce some injuries to the host (ROCA & CARBONELL, 1993).

Obviously, the necropsy of *A. muletensis* for its helminthological analysis never has been made and neither an analysis of amphibian fecal pellets to know, indirectly, the parasites that it harbour. So this is the first research about parasites of the Mallorcan midwife toad.

MATERIAL AND METHODS

67 fecal samples from the population of *A. muletensis* of Jersey Zoo and 55 from the population of Barcelona Zoo were taken and preserved in 5% formaldehyde or 2.5% (w/v) potassium bichromate solution. As this is the first analysis of fecal samples of *A. muletensis* and we did not know what kind of parasites we could find, the best method is the sedimentation because it allows to get all the protozoa, helminth eggs and larvae (SHORE GARCÍA & ASH, 1983). Nevertheless, for samples having non-sporulated oocysts of coccidia, MCALLISTER & UPTON (1990) suggest keeping oocysts at room temperature ($21 \pm 2^\circ\text{C}$) for 10 days in a thin layer of 2.5% potassium bichromate solution for sporulation. As this first analysis showed the presence of oocysts of coccidia (see results), this last method will be useful in the case of the particular study of coccidia.

Oocysts, protozoa, eggs, and larvae were examined with a Leitz Diaplan microscope and measured with an ocular micrometer.

RESULTS

The identification of parasitic forms from a fecal analysis is necessarily incomplete. In most cases only eggs, cysts or larvae appear in fecal samples and it is not possible to know the genus they belong to. To identify these parasitic forms, their morphological and biometric characteristics were studied (PELLERDY, 1965; SMYTH & SMYTH, 1980). Figure 1 shows the prevalence of each parasite species in both captive populations.

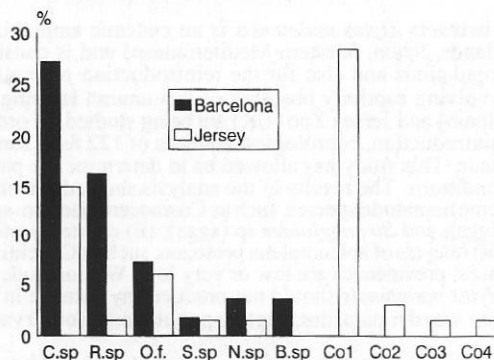


Figure 1.- Frequency distribution of prevalences of infection of the species parasitizing *Alytes muletensis*. C.sp: *Cosmocercidae* gen. sp.; R.sp: *Rhabdias* sp.; O.f.: *Oswaldocruzia filiformis*; S.sp: *Strongyloides* sp.; N.sp: *Nyctotherus* sp.; B.sp: *Balantidium* sp.; Co1: *Coccidia* sp.; Co2: *Coccidia* sp.; Co3: *Coccidia* sp.; Co4: *Coccidia* sp.

Figura 1.- Distribución de frecuencias de las prevalencias de infección de las especies que parasitan a *Alytes muletensis*.

Nematoda

Cosmocercidae gen. sp. (larvae)

Larvae of variable size ($200\text{--}450\mu\text{m}$). Due to the presence of an oxiuriform oesophagus with an oesophageal bulb, we can identify these larvae as belonging to the family *Cosmocercidae*, probably genus *Cosmocerca* or *Aplectana*; other similar genera with oesophageal bulb, such as *Cosmocercella* or *Oxy-somatium*, eliminate eggs but no larvae.

Rhabdias sp. (larvae)

Larvae smaller than those of *Cosmocercidae* gen. sp. ($100\text{--}300\mu\text{m}$), in which the morphology of the oesophagus (rhabditoid) also allows generic identification. These larvae might belong to *Rhabdias bufonis* this species being very common in many Spanish and European amphibians (VOJTKOVÁ & ROCA, 1996).

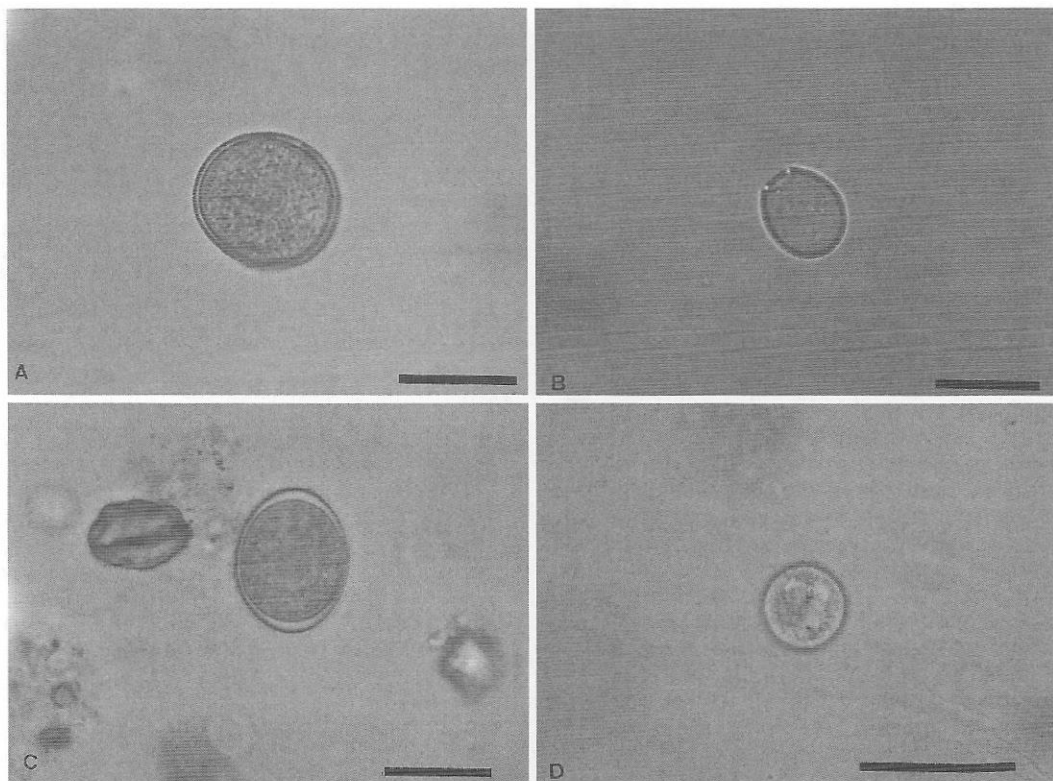


Figure 2.- A: *Coccidia* sp₁; B: *Coccidia* sp₂; C: *Coccidia* sp₃; D: *Coccidia* sp₄. Scale bar, 25 μ m.

Figura 2.- A: *Coccidia* sp₁; B: *Coccidia* sp₂; C: *Coccidia* sp₃; D: *Coccidia* sp₄. Barra de escala, 25 μ m.

Oswaldocruzia filiformis (eggs)

The eggs of this species are very characteristic (RIDGEWAY, 1964) having suboval form, simple and thin shell without opercula, and measuring 48-85 μ m length and 36-40 μ m wide. In the egg the embryo appears as an undifferentiated mass or as two, four or sixteen blastomeres.

Strongyloides sp. (eggs)

In this case, the eggs had well developed larvae, so tentatively we have assigned them to the genus *Strongyloides* in which only the females are parasites and eliminate larvated eggs (NAVARRO *et al.*, 1989).

Ciliophora

Nyctotherus sp.

The morphometry of our specimens (140 μ m long, 92 μ m wide), the presence of a macro and a micronucleus and its characteristic cytopharynx (SMYTH & SMYTH, 1980) allow us to assign them to the genus *Nyctotherus* and might be *N. cordiformis* species.

Balantidium sp. (cysts)

Only in two samples of the population from Barcelona Zoo we found spherical cysts 60 μ m diameter, with a big nucleus, a contractile vesicle and many digestive vacuoles.

Apicomplexa

Coccidia sp.1 (Fig. 2A)

Spherical immature oocysts, 31-34 μ m ($\bar{x}$ =32.4 μ m) in diameter, thin and orange coloured wall, with micropyle.

Coccidia sp.2 (Fig. 2B)

Subspherical immature oocysts, thin and non coloured wall, with wide micropyle. We could only measure two oocysts which measured 22x19 μ m and 20x16 μ m, respectively.

Coccidia sp.3 (Fig. 2C)

Suboval oocysts, without micropyle, and well delimited wall. We could only measure one of them (34x16 μ m).

Coccidia sp.4 (Figure 2D)

Spherical oocysts, 16-19 μ m ($\bar{x}$ =18 μ m) in diameter, without micropyle, and thin wall.

One of them was a mature oocyst with four rounded sporocysts. So probably they belong to the genus *Eimeria* (TODD & ERNST, 1977; VIVIER & DESPORTES, 1989).

DISCUSSION

This is the first time that parasites of the Mallorcan midwife toad *Alytes muletensis* have been studied. The parasites found are similar to those usually found in other anuran hosts. Species of the genus *Cosmocerca* and *Oswaldocruzia* are very common in the gut of many European amphibians (VOJTKOVÁ & ROCA, 1996). *Rhabdias bufonis* and *Strongyloides* sp. are also very common, but their life cycles are quite different, only the females being parasites of anurans. *Rhabdias bufonis* lives in the lungs of the host and rhabditoid larvae accumulate in the rectum and pass into the faeces. *Strongyloides* sp. infect anuran and also reptilian hosts (NAVARRO *et al.*, 1989; ROCA & HORNERO, 1992). Protozoa in the alimentary canal of amphibians are also common. The genera *Nyctotherus* and *Balanitidium* are very common in many anuran species (VOJTKOVÁ & ROCA, 1993). The most common species, *N. cordiformis* and *B. entozoon*, live together in the gut of frogs but they have different physiological requests (GAUMONT & RÉMY, 1967) and have distinct values of population density being higher for *B. entozoon* (DESELLE-REMY, 1974). Many species of coccidia belonging mainly to the genera *Eimeria*, *Isospora* and *Lankesterella*, are recorded in several anurans (PELLERDY, 1965; VOJTKOVÁ & ROCA, 1993) and it is not surprising that *Alytes muletensis* harbour different kinds of oocysts presumably belonging to different species. Nevertheless notice that coccidia only were found in animals from Jersey, so this should be considered in the case of reintroduction of that specimens.

Prevalences of infection of all helminths and protozoa are low or very low in most cases. Only oocysts of *Coccidia* sp. ($p=28.4\%$) of the Jersey population, and larvae of nematodes *Rhabdias* sp. ($p=16.4\%$) and *Cosmocerca* gen. ($p=27.3\%$) of the Barcelona population, show relatively high infection values (see Figure 2), but we think that they are not so high as to cause damage in the population. It was not possible to calculate values of abundances, but most samples showed scarce number of parasitic forms (eggs, cysts or larvae).

Although captivity is one of the most important factors that stress the hosts and break the normal equilibrium (ROCA & CARBONELL, 1993), it is not to be presumed that the scarce parasitic infection observed in captive specimens of *Alytes muletensis*, could produce any damage in natural populations after their reintroduction.

Nevertheless, it is recommended to make periodical coprological analysis in order to know, year by year the parasitic burdens of each captive population and prevent, if necessary, an excessive proliferation of parasites.

REFERENCES

- ALCOVER, J.A., MAYOL, J., JAUME, D., ALOMAR, G., POMAR, G. & JURADO J. (1984): Biología i ecologia de les poblacions relictos de *Baleaphryne muletensis* a la muntanya mallorquina, pp 129-151, in Hemmer, H. & Alcover, J.A. (eds.), *Història biològica del ferreret*. Moll, Palma de Mallorca.
- BLANCO, J.C. & GONZÁLEZ, J.L. (1992) *Libro rojo de los vertebrados de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- CORDERO DEL CAMPILLO, M., CASTAÑÓN, L. & REGUERA, A. (1994): *Índice catálogo de zooparásitos ibéricos*. Segunda edición. Universidad de León, Secretariado de Publicaciones, León.
- CRiado, J. & MEJÍAS, R. (1991): Plan de recuperación del Ferreret, *Alytes muletensis*. *Documents Tècnics de Conservació*, Govern Balear. 33p.
- DESELLE-REMY, M.F. (1974): Etude écologique des Protozoaires, Ciliés et Opalines du tube digestif de la grenouille *Rana esculenta*. *J. Protozool.*, 21: 469.
- GAUMONT, R. & RÉMY, M.F. (1967): Essai de culture *in vitro* de quelques ciliés du rectum de la grenouille. *Protistologica*, 3: 67-72.
- LLUCH, J., ROCA, V., NAVARRO, P. & MASCOMA, S. (1987): Helminthofauna de los herpetos ibéricos: estado actual de conocimientos, consideraciones ecológicas y estimaciones corológicas, pp:143-161, in Sans-Coma, V., Mas-Coma, S. & Gosálbez, J. (eds.), *Mamíferos y Helmintos: volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Hermann Kahmann en su 81 aniversario*. Ketrés, Barcelona.
- MAYOL, J. & ALCOVER, J.A. (1984): La conservació de *Alytes muletensis*, pp 245-252, in Hemmer, H. & Alcover, J.A. (eds.),

- Història biològica del ferreret. Moll, Palma de Mallorca.
- MCALLISTER, C.T. & UPTON, S.J. (1990): The coccidia (Apicomplexa: Eimeriidae) of Crocodylia, with descriptions of two new species from *Alligator mississippiensis* (Reptilia: Alligatoridae) from Texas. *J. Parasitol.*, 76: 332-336.
- NAVARRO, P., LLUCH, J. & IZQUIERDO, S. (1989): *Strongyloides mascomai* sp. n. (Strongyloididae) un nouveau nématode parasite de *Rana perezi* Seoane, 1885 (Amphibia: Ranidae) de l'est de l'Espagne. *Ann. Parasitol. Humm. Comp.*, 64: 315-318.
- PELLERDY, L.P. (1965): *Coccidia and coccidiosis*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- RIDGEWAY, B.T. (1964): Observations on the morphology and life history of *Oswaldocruzia* sp. in frogs. *Iowa Acad. Sci.*, 71: 525-531.
- ROCA, V. & CARBONELL, E. (1993): Los parásitos de anfibios y reptiles. *Bol. Asoc. Herp. Esp.* 4: 30-34.
- ROCA, V. & HORNERO, M.J. (1992): *Strongyloides ophiusensis* sp. n. (Nematoda: Strongyloididae), parasite of an insular lizard, *Podarcis pityusensis* (Sauria: Lacertidae). *Folia Parasitol.*, 39: 369-373.
- SHORE-GARCÍA, L. & ASH, L.R. (1983): *Diagnóstico parasitológico. Manual de laboratorio clínico*. Panamericana, Buenos Aires.
- SMYTH, J.D. & SMYTH, M.M. (1980): *Frogs as host-parasite systems. I*. The Mc Millan Press Limited, London.
- TODD, K.S. JR. & ERNST, J.V. (1977): Coccidia of mammals except man, pp 71-99, in: Kreier, J.P. (ed.), *Parasitic Protozoa III. Gregarines, Haemogregarines, Coccidia, Plasmodia, and Haemoproteids*. Academic Press, New York.
- TONGE, S. & BLOXAM, Q. (1989). Breeding the Mallorcan midwife toad *Alytes muletensis* in captivity. *Int. Zoo Yb.*, 28: 45-53.
- TONGE, S. & BLOXAM, Q. (1991): The breeding programme for the mallorcan midwife toad *Alytes muletensis* at the Jersey Wildlife Preservation Trust. *The Dodo Journal of the Jersey Wildlife Preservation Trust*, 27: 146-156.
- VIVIER, E. & DESPORTES, I. (1989): Phylum Apicomplexa, pp 549-573, in Margulis, L., Corliss, J.O., Melkonian, M. & Chapman, D.J. (eds.), *Handbook of Protoctista. A guide to the algae, ciliates, foraminifera, sporozoa, water molds, slime molds and the other prototists*. Jones and Bartlett Publishers, Boston.
- VOJTKOVÁ, L. & ROCA, V. (1993): Parasites of the frogs and toads in Europe. Part. I: Protozoa. *Rev. Esp. Herp.*, 7: 37-45.
- VOJTKOVÁ, L. & ROCA, V. (1996): Parasites of the frogs and toads in Europe. III: Nematoda, Cestoda, Acanthocephala, Hirudinea, Crustacea and Insecta. *Rev. Esp. Herp.*, 10: 13-27.

Recibido: 23/02/98

Aceptado: 05/11/98

Chorological analysis and morphological variations of Saurians of the genus *Uromastix* (Reptilia, Agamidae) in western Sahara. Description of two new taxa.

JOSÉ ANTONIO MATEO^{1,3}, PHILIPPE GENIEZ², LUIS FELIPE LÓPEZ-JURADO³ & JACQUES BONIS²

¹ Estación Biológica de Doñana-CSIC, Apartado 1056, E-4108 Sevilla, Spain.

² Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés-EPHE, Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier, France.

³ Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 35017 Las Palmas de Gran Canaria, Spain. E-mail: luisfelipe.lopez@biologia.ulpgc.es

Abstract: The description of a new species of the genus *Uromastix* is proposed on the basis of two specimens from the Adrar Souttuf in Western Sahara. This taxon differs greatly from *U. acanthinura* on account its larger size, the much larger number of scales, the arrangement of tubercles on its upper thighs, the different habitus and colouring. These morphological features mean it closely resembles *U. aegyptia*. The existence of a relictual *U. aegyptia*-group throughout the Sahara is suggested. In addition, the morphological variations in Spiny-tailed agamas (or Mastigures) of the *Uromastix acanthinura* group in the west of the Sahara are briefly analysed. This produces evidence for the existence of a species proper to Western Sahara and surrounding areas, *Uromastix flavifasciata*, represented by two subspecies: *U. f. flavifasciata* in the north and *U. f. obscura* subsp. nov. in the south. The latter new form is characterised by uniformly black colouring, even in active individuals. This work also demonstrates that *Uromastix acanthinura wernerii* does not penetrate Western Sahara and that its distribution is parapatric with that of *U. flavifasciata*. Lastly, the presence of *U. maliensis* is suspected in the Adrar Atar (Mauritania) and the Adrar Souttuf (Western Sahara).

Key words: Agamidae, *Uromastix*, chorology, systematics, Sahara.

Resumen: Análisis corológico y variaciones morfológicas en los saurios del género *Uromastix* (Reptilia, Agamidae) de la región occidental del Sahara. Descripción de dos nuevos taxones.- Se describe una nueva especie del género *Uromastix* sobre la base de dos especímenes procedentes del Adrar Sutuf (Sahara Occidental). Los individuos del nuevo taxón difieren fuertemente de *Uromastix acanthinura* por el gran tamaño que llegan a alcanzar los adultos, su siempre mayor número de escamas, la disposición diferente de los tubérculos en los muslos, y por su diseño y coloración. Sus características generales se asemejan a las de *Uromastix aegyptia*, un hecho que sugiere la posible existencia de lagartos del complejo *U. aegyptia* en poblaciones relicticas a lo largo del desierto del Sahara. Se han analizado también las variaciones morfológicas de los lagartos de cola espinosa del grupo *Uromastix acanthinura* en la región occidental del Sahara, cuyos resultados ponen de manifiesto la existencia de una especie propia al Sahara Occidental y sus alrededores, *Uromastix flavifasciata*, representada por dos subespecies: *U. f. flavifasciata* en el norte y *U. f. obscura* subsp. nov. en el sur. Esta última forma se caracteriza por su coloración negra homogénea incluso en animales activos. Este trabajo también demuestra que *Uromastix acanthinura wernerii* no penetra en el Sahara Occidental y que su distribución es parapátrica con *U. flavifasciata*. Finalmente, nuestras observaciones también dan como posible la existencia de *Uromastix maliensis* en el Adrar Atar (Mauritania) y en el Adrar Sutuf (Sahara Occidental).

Palabras Clave: Agamidae, *Uromastix*, corología, sistemática, Sahara.

INTRODUCTION

The genus *Uromastix*, of the family Agamidae and the subfamily Uromastycinae, comprises ten species (WILMS, 1995; JOGER & LAMBERT, 1996). It has a typically Saharo-Sindian range covering the whole of the Sahara, Somalia, Ethiopia, the Arabian peninsula, Palestine, Syria, Irak, Iran, southern Afghanistan, Pakistan and north-west India (WILMS, 1995). In Africa, lizards of the genus *Uromastix* are not evenly distributed throughout the Sahara and there are whole areas where this animal is unknown. If the range of the genus *Uromastix* in the western half of the Sahara is compared with a map of ergs (Saha-

ran wind- dunes) the two can be seen to complement each other quite closely (Figure 1). As SCHLEICH *et al.* (1996) point out, it is clear that Spiny-tailed agamas (or Mastigures) avoid the ergs which may well constitute barriers for these animals (GRENOT & VERNET, 1972). As is evidenced by the distribution maps of the genus published by WILMS (1995), the emplacement of these ergs probably gave rise to the isolation of *Uromastix* in the west of the Sahara from those in central Sahara. The range of Spiny-tailed agamas in the west Sahara corresponds to an area oriented north-east / south-west starting in south-east Morocco and extending south-westwards over the entire foothills of the Moroccan Anti-

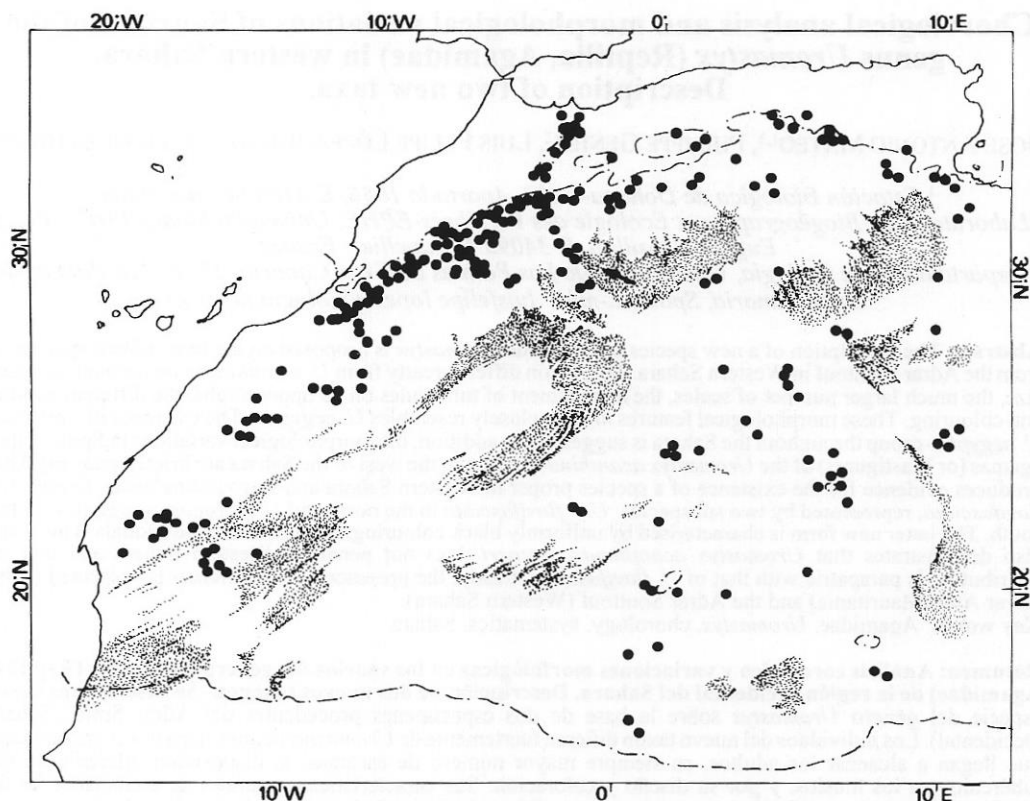


Figure 1.— Distribution map of ergs (in grey) and of *Uromastix* (full circles), all taxons confused. The dashed line is the isoline for 200 mm of anual rainfall.

Figure 1.— Disposición de los ergs (punteado) y de los lagartos del género *Uromastix* (puntos negros). La línea punteada corresponde a la isoyeta de 200 mm anuales.

Atlas, and covering Western Sahara, north-east Mauritania and the Adrar Atar region also in Mauritania. It is limited to the north-west by the Moroccan Atlas axis, to the west by Saharan zones under strong oceanic influences (Saharan bioclimatic zone with warm winters), to the south and east by a succession of ergs which probably constitute an impassable barrier: the Trarza and Ouarane sands (cf. ANGEL & LOTHE, 1938), the Majâbat al-Koubrâ (cf. MONOD, 1958), the Iguidi, Chech and Er-Raoui ergs and, lastly, the Great Western erg (Figure 1).

Historical background to the systematics of Spiny tailed agamas (or Mastigures) in the west of the Sahara

In the north of this western region, i.e. Morocco, PASTEUR & BONS (1962) do not recog-

nise any particular forms and ascribe the forms *nigriventris* Rothschild & Hartert, 1912, *nigerrimus* Hartert, 1913, *wernerii* L. Müller, 1922, and *pluriscutata* Féjerváry, 1927, to manifestations of the species' considerable morphological and chromatic variation. They do not comment on the chromatic differences, observed by VALVERDE (1957), between animals from south Morocco and those from the Western Sahara. In VALVERDE's opinion, Spiny-tailed agamas from the former Spanish colony are sufficiently distinct to deserve a separate subspecific status. Five years later, MERTENS (1962) suggested the existence of three subspecies in the western area: *Uromastix acanthinura acanthinura* Bell, 1825, for north-west Africa, *U. a. wernerii* for north-west Algeria and eastern Morocco (wadi Mou-louya valley) and *U. a. flavifasciata* Mertens,

1962. This last form was described on the basis of a specimen which this author reported to have come from 50 km. north-east of Dakar (Senegal). MERTENS (1962) also mentioned the existence of this taxon in Western Sahara (after the illustrations published by VALVERDE, 1957), and recalled the occurrence of *U. acanthinura* in the Adrar of Mauritania but he stated that it had not yet been established whether or not these Mauritanian populations belonged to the subspecies *flavifasciata*. The terra typica of *U. a. flavifasciata* was rightly questioned by BÖHME (1978) who suggested locating it at Atar, in the Adrar of Mauritania, but without giving reasons for this, possibly the result of a report by GRENOT (1974, p.162). Probably following the two latter authors, WILMS & BÖHME (1993) and SCHLEICH *et al.* (1996) recognised the existence of *Uromastix a. flavifasciata* in the Adrar Atar. Within the species *Uromastix acanthinura*, WILMS & BÖHME (1993) recognised four subspecies: *Uromastix a. acanthinura* in north-west Sahara; *U. a. geyri* in south central Sahara; *U. a. dispar* in southern east Sahara; and *U. a. flavifasciata* only in the Atar region of Mauritania. Curiously, WILMS (1995) considered *Uromastix acanthinura flavifasciata* synonymous with the nominal form and because of lack of information he did not pronounce on the status of *U. a. werneri*. At the same time, he omitted from his *U. acanthinura* distribution map the whole of Western Sahara, a region where Spiny-tailed agamas are well represented (cf. VALVERDE, 1957, and own data). SCHLEICH *et al.* (1996) accepted the validity of the subspecies *flavifasciata*, but they too restricted it solely to the Atar region, and were "unsure" of the validity of the subspecies *werneri*. Lastly, BONS & GENIEZ (1996) ignored *U. a. werneri* and assigned all the Spiny-tailed agamas from north Morocco (as far south as Bas Drâa region) to the nominal subspecies, recognised the existence of *U. a. flavifasciata* which, in their opinion occupies the northern half of Western Sahara and did not pronounce on the status of Spiny-tailed agamas from the southern half of Western Sahara. They observed that animals from the latter region have a uniformly blackish colouring and could therefore be related to the subspecies *nigerrima*.

The conclusion that can be drawn from this bibliographic analysis is that slight contradictions exist between authors as to the taxo-

nomy of Spiny-tailed agamas from the west of the Sahara and, in particular, that in the Western Sahara this is almost completely unknown. The examination of a large sample of Spiny-tailed agamas from the west of the Sahara has enabled us to demonstrate the importance of this region for understanding the phylogeography of this genus, the existence of a new species of the genus *Uromastix* as well as large morphological and chromatic variations within the *Uromastix acanthinura* group.

MATERIAL AND METHODS

We examined 154 Spiny tailed agamas from the following scientific collections: Estación Biológica de Doñana-Sevilla, (E.B.D.), (n=75), Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (M.N.H.N.), (n= 40), Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés de l'E.P.H.E., Montpellier (E.P.H.E.), (n= 37), Departamento de Biología University of Las Palmas (U.L.P.G.C), (n= 2). Of these 154 animals, 124 come from the area of the present publication, namely 60 from Morocco and north-west Algeria, 58 from Western Sahara, 5 from Mauritania and one from the Hamada of Tindouf in Algeria. The other 30 individuals were from regions and taxons which are outside the framework of this study; they were used for purposes of comparison. They are *Uromastix a. acanthinura* (2 specimens from central and east Algeria), *U. a. geyri* (8 individuals from south Algeria and north Niger), *U. a. dispar* (1 from Tchad), *U. maliensis* (1 from south Algeria), *U. ocellata ocellata* (2 from Egypt), *U. ocellata ornata* (2 from Egypt and Arabia), *U. aegyptia aegyptia* (4 from Egypt), *U. macfadyeni* (1 from Djibouti), *U. princeps* (3 from Somalia), *U. benti* (1 from Arabia), *U. loricata* (1 example of unknown provenance), *U. hardwickii* (4 specimens from Pakistan). As well as 69 animals of diverse origins and which are not held in museum collections.

The 177 specimens from scientific collections were photographed, measured and their scales counted. We have used the following abbreviations: SVL: snout-vent length; TAIL: tail length; %TAIL: proportion of tail length to snout-vent length; DORS: number of longitudinal scale rows counted at mid-body; VENL: number of ventral scale rows counted from the gular fold to the inguinal fold; CAUD: number of scaly verticillae on the up-



Figure 2.- a: *Uromastix acanthinura wernerii*, yellow form, from 24 km after Saka towards Guercif (NE Morocco) (photo Ph. Geniez); b: *U. a. wernerii*, orange form, from 25 km after Taidalt towards Aouinet-Torkoz (SW Morocco) (photo M. Geniez); c: *U. flavifasciata flavifasciata* from Rabounet-Tindouf (Algeria) (photo D. Donaire); d: *Uromastix cf. maliensis*, from djebel Koudiat Laghnam (Adrar Souttouff, Western Sahara) (photo E. Mahé).

Figura 2.- a: *Uromastix acanthinura wernerii*, forma amarilla, procedente de una localidad situada a 24 km de Saka en dirección a Guercif (NO de Marruecos) (Fotografía P. Geniez); b: *U. a. wernerii*, forma naranja, de un punto situado a 25 km de Taidalt en dirección a Aouinet Torkoz (Suroeste de Marruecos); c: *U. flavifasciata flavifasciata*, procedente de Rabounet-Tindouf (Argelia) (Fotografía D. Donaire); d: *Uromastix cf. maliensis*, procedente de yebel Kudiat Lajnam-Adrar Sutuf (Sahara Occidental) (Fotografía E. Mahé).

per tail; SUBC: number of transversal SCALE rows on underside of tail; POAN: presence or non-presence of pre-anal pores; PRAN: presence or non-presence of femoral pores; NPOR: total number of pre-anal and femoral pores; SSTV: presence or non-presence of small scales inserted between the tail verticillae; FLAT: tail distinctly flattened or with a nearly circular section; FEPO: presence or non-presence of scaly tubercles or enlarged scales on the flanks; TUBB: presence or non-presence of scaly tubercles on the back.

RESULTS AND DISCUSSION

The examination of our sample of Spiny-tailed agamas from the west of the Sahara (western area, cf. Figure 1) revealed a clear

division into two sets: on one hand, a very large majority of animals can be ascribed to variations of the group *Uromastix acanthinura* (sensus JOGER, 1986); on the other, two very different specimens which are related, at least from a morphological point of view, to species considered much more oriental, in particular *Uromastix aegyptius*.

1.- Spiny-tailed agamas of the group *Uromastix acanthinura* in the west of the Sahara

The north-east of the western area (the west of the Algerian high plateaus and the wadi Moulouya valley in Morocco) is occupied by the form *Uromastix acanthinura wernerii* (MERTENS, 1962; SCHLEICH *et al.*, 1996), characterised by the bright yellow colour of the

Table 1: Meristic and folioid characters of Spiny-tailed agamas. SVL: snout-vent length; TAIL: tail length; DORS: number of scale rows at midbody; VENL: number of transversal rows of ventral scales; CAUD: number of scaly verticillae on upper tail; SUBC: number of transversal rows of sub-caudal scales; NPOR: total number of pre-anal and femoral pores. The holotype of *Uromastix acanthinurus flavifasciatus* (SMF 58032) has been included in *U. flavifasciata flavifasciata*; their meristic and biometric characteristics are the following: SVL: 265 mm; TAIL: 165 mm; %: percent of TAIL LENGTH/SVL LENGTH; DORS: 200; VENL: 108; CAUD: 21; NPOR: 30.

Tabla 1: Caracteres merísticos y folioides de los lagartos de cola espinosa. SVL: longitud cabeza-cuerpo; TAIL: longitud de la cola; DORS: escamas alrededor del cuerpo; VENL: número de filas transversales de escamas ventrales; CAUD: número de verticilos en la cola; SUBC: número de filas transversales de escamas subcaudales; NPOR: número de poros preanales y femorales. El Holotipo de *Uromastix acanthinurus flavifasciatus* (SMF 58032) ha sido incluido en *U. flavifasciata flavifasciata*; sus características merísticas y biométricas son las siguientes: SVL: 265 mm; TAIL: 165 mm; %: porcentaje de Longitud cola/Longitud cabeza-cuerpo; DORS: 200; VENL: 108; CAUD: 21; NPOR: 30.

Species		SVL	TAIL	%	DORS	VENL	CAUD	SUBC	NPOR
<i>U. occidentalis</i>	$\bar{x}$	308	228	74.0	299.0	121.5	23.0	49.0	0
	$\pm$	-	-		1.0	0.3	0.0	0.0	-
	n	1	1		2	2	2	2	2
<i>U. aegyptia aegyptia</i>	$\bar{x}$	270	195	72.2	271.5	133.5	23.0	56.0	31.5
	$\pm$	-	-		12.8	5.2	0.0	1.4	1.8
	n	1	1		4	4	4	4	4
<i>U. acanthinura acanthinura</i>	$\bar{x}$	182.5	113.8	62.4	174.7	81.0	21.0	39.8	28.0
	$\pm$	13.7	7.7		3.5	3.2	0.4	1.9	2.2
	n	2	2		4	4	4	4	4
<i>U. a. geyri</i>	$\bar{x}$	181.3	157.8	86.8	171.0	80.1	23.3	47.7	33.1
	$\pm$	8.5	13.3		8.9	2.6	0.5	1.8	3.6
	n	6	6		8	8	8	8	7
<i>U. a. werneri</i>	$\bar{x}$	186.7	116.4	62.3	168.4	79.7	20.0	40.1	26.1
	$\pm$	12.7	7.8		6.7	2.2	0.4	1.3	1.7
	n	60	60		55	57	58	58	55
<i>U. a. dispar</i>	$\bar{x}$	181	122	67.4	180	89	22	37	34
	$\pm$	-	-		-	-	-	-	-
	n	1	1		1	1	1	1	1
<i>U. flavifasciata flavifasciata</i>	$\bar{x}$	226.6	142.8	63.2	181.7	96.7	19.3	47.9	32.0
	$\pm$	16.0	9.3		3.1	2.1	0.5	1.3	1.3
	n	28	28		34	36	33	31	28
<i>U. f. obscura</i>	$\bar{x}$	231.6	144.6	62.4	183.3	97.7	19.4	47.2	28.7
	$\pm$	15.1	9.1		2.2	3.4	0.4	1.4	1.5
	n	6	6		19	23	19	17	14
<i>U. sp (Mauritania)</i>	$\bar{x}$	166.0	118.5	71.4	188.2	94.0	21.3	46.7	28.0
	$\pm$	10.6	7.8		4.2	4.9	0.6	1.5	2.2
	n	5	5		4	4	4	3	4
<i>U. maliensis</i>	$\bar{x}$	187.4	114.6	61.2	182	88	20.0	40	25.0
	$\pm$	17.2	10.1		-	-	0.7	-	1.6
	n	9	9		1	1	10	1	10
<i>U. ocellata ocellata</i>	$\bar{x}$	134.0	130.0	97.0	244.0	107	28.5	46.5	30.0
	$\pm$	3.0	5.0		1.0	3.5	0.4	1.3	-
	n	2	2		2	2	2	2	1
<i>U. o. ornata</i>	$\bar{x}$	168.0	131.5	78.3	171.0	81.0	22.5	29.0	24.0
	$\pm$	11.5	8.3		11.0	0.0	0.2	1.5	3.0
	n	2	2		2	2	2	2	2
<i>U. macfadyeni</i>	$\bar{x}$	100.0	91	91.0	176	96	26	48	28
	$\pm$	-	-		-	-	-	-	-
	n	1	1		1	13	1	1	1
<i>U. princeps</i>	$\bar{x}$	125	60	48.0	151.3	93.3	13.0	25.5	6
	$\pm$	-	-		3.3	5.2	0.5	1.7	0.8
	n	1	1		3	3	2	2	3
<i>U. benti</i>	$\bar{x}$	162	151	93.2	150	70	27	33	0
	$\pm$	-	-		-	-	-	-	-
	n	1	1		1	1	1	1	1
<i>U. loricata</i>	$\bar{x}$	240	170	70.8	206	93	26	55	21
	$\pm$	-	-		-	-	-	-	-
	n	1	1		1	1	1	1	1
<i>U. hardwickii</i>	$\bar{x}$	152.0	119.5	78.6	212.5	121.7	35.5	99.3	29.5
	$\pm$	9.0	9.3		6.1	2.8	0.9	1.8	1.9
	n	4	4		4	4	4	3	4

adults (Figure 2a).

In south Morocco, from Tafilalet to the foothills of djebel Ouarkiz, polychromatic populations are found, with orange to red animals predominating in some cases, and yellowish green ones in others, together with a not so negligible number of individuals that are both orange and green (Figure 2b; cf. also HOOGLMOED, 1972; 1974; WILMS, 1995; BONS & GENIEZ, 1996) and which, according to SCHLEICH *et al.* (1996) and WILMS (pers. com.), are also related to *U. a. werneri*. The entirely yellow form is relatively rare and is found sporadically within orange and green populations. These polychromatic populations penetrate the south-east along the wadi Guir-Saoura corridor, the only passage southwards between The Chech erg and the Great Western Sandsea, extending as far as the Ougarta mountains (cf. GRENOT, 1974). Because of the colour patterns observed there, this region, located in Algeria, could be the southernmost meeting point between subspecies *U. a. acanthinura* and *U. a. werneri*.

South of the Ouarkiz range, that is to say, in the north of Western Sahara, one strain appears characterised by large-sized individuals (up to 290 mm snout-vent length compared to 230 mm for the largest *Uromastix a. werneri* of our sample), a significantly higher number of transverse rows of ventral scales ($\alpha < 1\%$, Mann-Whitney U test: $Z = 8.18$ for 57 *U. a. werneri* and 51 specimens from Western Sahara) (cf. Table I) which means a proportionally longer body, a higher average number of rows of sub-caudal scales (cf. Table I), and, above all, by its black colouring enhanced by 5 to 7 sharply contrasting greenish to bright yellow transverse stripes on its back. An analysis of the main components (MCA) (Figure 5) based on seven biometric and meristic characteristics taken over 85 adult individuals allows us to clearly separate the strain of the western Moroccan Sahara from the rest thanks, above all, to said characteristics. This MCA reveals, moreover, that the variables used do not allow us to separate the males from the females with any degree of clarity, neither in *Uromastix acanthinura werneri* nor in the Western Sahara strain. Juveniles also have light-coloured transverse stripes on their backs (Figure 2c; cf. also VALVERDE, 1957; MERTENS, 1962; GRENOT, 1974; SCHOUTEN & THEVENOT, 1978). This easily recognisable and scarcely variable

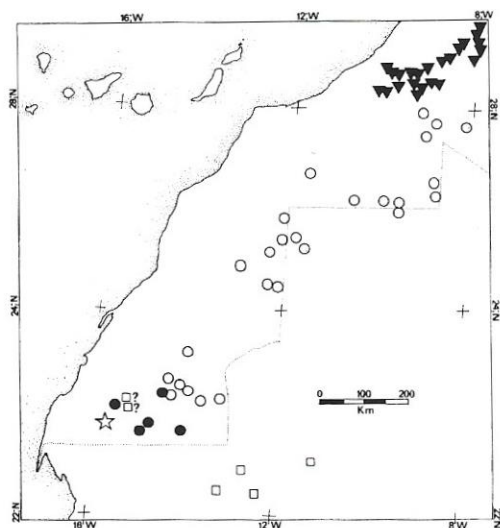


Figure 3.— Distribution of saurians of the genus *Uromastix* in the west of the Sahara. Triangles: *Uromastix acanthinura werneri*; hollow circles: *U. flavifasciata flavifasciata*; full circles: *U. f. obscura*; squares: *U. cf. maliensis*; star: *U. occidentalis*.

Figura 3.— Distribución de los saurios del género *Uromastix* en la región occidental del Sahara. Triángulos: *U. acanthinura werneri*; puntos blancos: *U. flavifasciata flavifasciata*; puntos negros: *U. f. obscura*; cuadrados: *U. cf. maliensis*; estrella: *U. occidentalis*.

strain fits the diagnosis of *Uromastix acanthinura flavifasciata* given by MERTENS (1962) (cf. Table I). This taxon is distributed throughout all Western Sahara, south to around Awserd and Agüenit; it is also found in the region of Tindouf (far west of Algeria), in the Zemmour of Mauritania (GRENOT, 1974; obs pers.), and according BÖHME (1978) and Th. WILMS (Com. pers.), in the Mauritanian region of Atar. Its northern limits are near the southern foothills of djebel Ouarkiz.; In the lower wadi Draâ valley, located immediately north of the Ouarkiz range, only *U. a. werneri* is found represented by orange, green and mixed green and orange forms. We do not know of any morphologically intermediate specimens between *Uromastix a. werneri* and *U. a. flavifasciata*. Djebel Ouarkiz constitutes a sizeable barrier to exchanges between populations from south Morocco and from Western Sahara. Besides the case of these Spiny-tailed agamas, this barrier is a decisive feature in the separation of *Acanthodactylus dumerili* (in the north) from *A.*

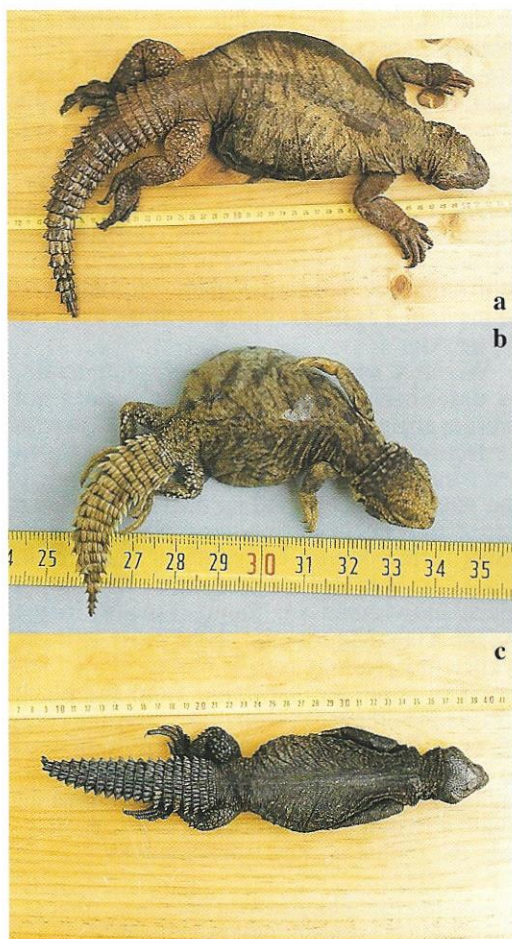


Figure 4.- a: *Uromastix occidentalis* (Holotype) from Aagtel Agmumuit - Western Sahara (Photo. José A. Mateo). b: *Uromastix occidentalis* (Paratype) from Aagtel Agmumuit - Western Sahara (Photo. José A. Mateo). c: *Uromastix flavifasciata obscura* (Holotype) from Zoug - Western Sahara (Photo. José A. Mateo).

Figura 4.- a: *Uromastix occidentalis* (Holotipo) procedente de Aagtel Agmumuit (Fotografía José A. Mateo). b: *Uromastix occidentalis* (Paratipo) procedente de Aagtel Agmumuit (Fotografía José A. Mateo). c: *Uromastix flavifasciata obscura* (Holotipo) procedente de Zug -Sahara Occidental (Fotografía José A. Mateo).

aureus (in the south), as well as between *Sphenops boulengeri* (in the north) and *S. sphenopsiformis* (in the south) (BONS & GENIEZ, 1996). In the Ougarta mountains (Algeria) GRENOT (1974) observed a striped specimen reminiscent of the form *flavifasciata*

(cf. plate II, photo «d» in GRENOT, 1974) but differing on account of its orange background colour and less contrasted transversal stripes.

In the most southerly quarter of Western Sahara, starting in the Awserd region and, still further south, in the Tiris (Figure 3), there occurs another form of Spiny-tailed agama which replaces the form *flavifasciata* from which it differs due to its overall black colouring even in active animals, the absence of light-coloured transversal stripes (R. SORIGUER, pers. com.; M. GENIEZ, pers. com.; pers. obs.) (Figure 4b). It greatly resembles *flavifasciata*, however, due to its large size (max. SLV: 275 mm), a large number of ventral scales (up to 116 transversal rows counted from the gular fold to the inguinal fold), which also means a longer body than *U. acanthinura*, and a larger number of rows of subcaudal scales (cf. Figure 5 and Table 1). In the Awserd region, the contact area between the *flavifasciata* strain and the black strain, mixed populations occur containing striped and entirely black specimens are present (Figure 6). The existence of the striped *flavifasciata* strain in the Mauritanian region of Atar (BÖHME, 1978; TH. WILMS com. pers.) would seem to indicate that this strain is constantly present from the Zemmour to the Atar region and the black strain is restricted to the Southern region of the Western Sahara.

The southern limit of the genus *Uromastix* in the west of the Sahara is in the Adrar Atar, Mauritania, (Figure 3). The four specimens we examined differ from the form *flavifasciata* due to the absence of striped colour pattern (Figure 7b). They differ from the *flavifasciata* and from the black strains on account of their smaller size (cf. Table 1), a proportionally less elongated body, a larger number of scale rows between the eye and the supralabials, and smaller, blunter head scales. They are similar in their overall high number of scales (DORS, VENT, SUBC, cf. Table 1). Their colour pattern is only slightly contrasted, with diffused blackish and yellowish hues; the underside and, in some individuals, the upperside of the fingers are pale yellow, thus contrasting with the blackish forelimbs. Their biometric characters and their colour pattern would appear to relate them to *Uromastix maliensis* (Figure 7a), known from Mali and southern Algeria, i.e. around one thousand kilometers distant from the Adrar Atar. On one of these animals, however, darker barely visible transversal

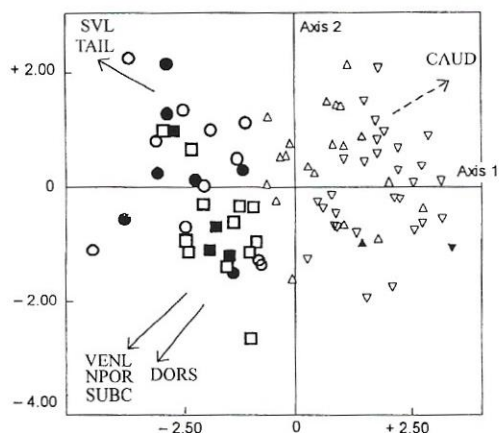


Figure 5.— Principal component analysis for morphological differences between *Uromastyx acanthinura* and *U. flavifasciata*. Empty circles and squares: *U. f. flavifasciata* males and females respectively; black circles and squares: *U. f. obscura* males and females; empty upturned triangles and triangles: *U. acanthinura werneri* males and females; black upturned triangles and triangles: *U. a. acanthinura*. SVL: snout-vent length; TAIL: tail length; DORS: number of longitudinal scale rows counted at midbody; VENL: number of ventral scale rows counted from the gular fold to the inguinal fold; CAUD: number of scale verticillae on the upper tail; SUBC: number of transversal scale rows on underside of tail; NPOR: total number of pre-anal and femoral pores.

Figura 5.— Representación sobre los ejes 1 y 2 de un análisis de componentes principales (PCA) entre *Uromastyx acanthinura* y *U. flavifasciata*. Círculos y cuadrados vacíos: *U. f. flavifasciata* machos y hembras, respectivamente; círculos y cuadrados negros: *U. f. obscura* machos y hembras; triángulos y triángulos invertidos vacíos: *U. a. werneri* machos y hembras; triángulos y triángulos invertidos negros: *U. a. acanthinura*, machos y hembras; SVL: longitud cabeza-cuerpo; TAIL: longitud de la cola; DORS: número de escamas dorsales en la región media corporal; VENL: número de series transversales de escamas ventrales; CAUD: número de verticilos en la zona superior de la cola; SUBC: número de series transversales de escamas subcaudales; NPOR: número de poros preanales y femorales.

stripes can be perceived on the back, which is inconsistent with the diagnosis given by JOGER & LAMBERT (1996). The discovery, some 20,000 years ago (see WILLIAMS, 1984), of the large ergs in the south of the Sahara could explain an allopatric type of distribution for *U. maliensis*. But the small number of specimens examined from the Atar region does not allow us to pronounce with certainty on their systematic status. Further research is ne-

cessary to look for possible morphologically intermediate specimens between the *flavifasciata* strain and the animals from the Adrar Atar. Nevertheless, the confirmation of the presence of *flavifasciata* in this region (cf. BÖHME, 1978) would support the idea that the two species may concur in Mauritania. Lastly, we indicate that an examination of photographic documents (E. MAHÉ, pers. com.) (Figure 2d) suggests the occurrence in the Adrar Souttoug (south of Western Sahara, cf. map I) of Spiny-tailed agamas similar to those from the Adrar Atar.

We have seen that the *flavifasciata* strain, as described by MERTENS (1962), does not present any morphological intergradation with *Uromastyx acanthinura werneri* on the northern fringes of its range. On the other hand, in the south of the striped strain's range mixed population occur (striped and black strains). Even further south, i.e. south of Aswerd, in the Adrar Souttoug, at Zoug and Tichla, only black individuals are found. Finally, in the Adrar Atar, Mauritania, there exist animals whose morphology recalls that of *U. maliensis*. The latter are separated from the black strain of southern Western Sahara by the Aze-fâl ergs. These biogeographical reasons lead us to consider the striped and the black Spiny-tailed agamas to be a distinct species, itself divided into two parapatric subspecies. We suggest the following new combinations:

Uromastyx flavifasciata Mertens, 1962
comb. nat. nov.

comprising two subspecies:

Uromastyx flavifasciata flavifasciata
Mertens, 1962

and

Uromastyx flavifasciata obscura subsp. nov.

Holotype— DB.ULPGC-7 (Fig. 4c), an adult male from Gor el Carrashit (Western Sahara) (21°23'N/14°27'W), collected by M. Hasi, June 10th 1995 and deposited in the collection of the Department of Biology of the University of Las Palmas de Gran Canaria (Las Palmas, Spain).

Paratypes— DB.ULPGC- 10, an adult male from Zoug (21°34'/14°10'W)(SVL: 232 mm;



Figure 6.- Mixed population of *Uromastix flavifasciata* from 10 km after Auserd in the direction of Tichla (Western Sahara). The striped specimens belong to the nominal form and the black ones to the form *obscura* (photo R. Soriguer).

Figura 6.- Población mezclada de *U. flavifasciata* procedente de un punto situado a 10 km de Auserd en dirección a Tichla (Sahara Occidental). Los individuos rayados presentan las características de la subespecie nominal, mientras que los lagartos negros presentan las de *U. f. obscura* (fotografía R. Soriguer).

TAIL: 148 mm - 63.8%; DORS: 180; VENL: 112; CAUD: 21; SUBC: 48; NPOR: 30), and DB.ULPGC-11, an adult female from Gor el Garrashit (SVL: 212 mm; TAIL: 130 mm - 61.3%; DORS: 181; VENTL: 99; CAUD: 21;

SUBC: 45; NPOR: 27). Collected by M. Hasi in June 1995, and deposited in the collection of the Department of Biology (University of Las Palmas de Gran Canaria).

Diagnosis- Agamid of the genus *Uromastix* presenting the following characters: relatively large size; proportionally long body; large number of transversal ventral scale rows (up to 116); average-sized flattened tail (54 to 71 % of snout-vent length), a fairly low number of tail verticillae (18 to 21) and a fairly large number of sub-caudal scale rows (42 to 52);

presence of pre-anal and femoral pores (24 to 34 overall); presence on upper thighs of adjacent spiny enlarged scales; absence of small scales interposed between the caudal verticillae, of a pre-anal plate, and of tubercles on the flanks and back; uniformly black overall colouring; the underside is uniformly dark grey.

Etymology- The name *obscura* is proposed because of the particularly dark colouring of all the animals examined, whether alive or dead, active or at rest.

Description of holotype- Adult male measuring 194 mm SVL; 185 scales round body; 97 ventral scales between gular fold and inguinal fold; 5 rows of subocular scales; short tail (62.37% of SVL), flattened, not tapering

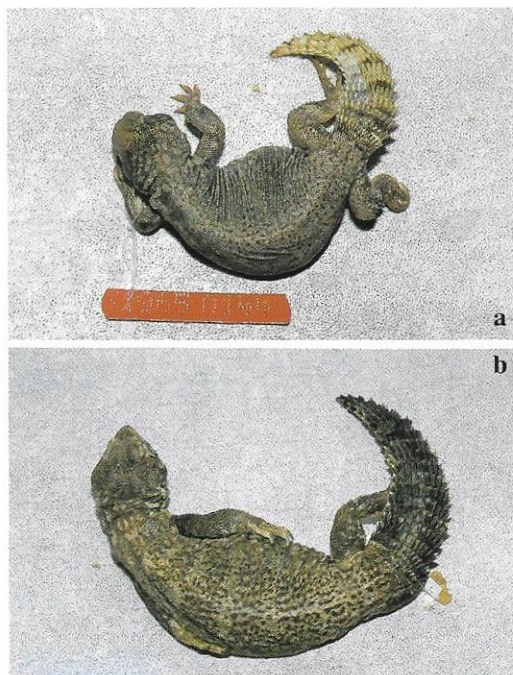


Figure 7.- a: *Uromastix* cf. *maliensis*, from Adrar Atar (Mauretania)(photo Ph. Geniez in MNHN-Paris); b: Paratype of *Uromastix maliensis*, from Taoudart (West side of Hoggar Mountains - Algeria) (photo Ph. Geniez in MNHN-Paris).

Figura 7.- a: *Uromastix* cf. *maliensis*, individuo del Adrar Atar (Mauritania) (Fotografía P. Geniez en MNHN-Paris); b: Paratipo de *Uromastix maliensis* procedente de Taoudart (contrafuertes occidentales del macizo del Hoggar) (Fotografía P. Geniez en MNHN-Paris).

to a point at the end, and possessing 21 verticillae of scales; 46 transversal rows of subcaudal scales; no small scales between verticillae; 28 femoral and preanal pores (14 + 14). Absence of tubercles on the flanks and on the back. The fore-edge of the ear possesses four spiny scales; the back, the tail and the ventral side are uniformly black.

2- The giant Spiny-tailed agama of Adrar Souttouf.- The second group of Spiny-tailed agamas from Western Sahara is represented by a large sized species, which to our knowledge has not been described. We propose the following description:

***Uromastix occidentalis* sp. nov.**

Holotype- DB.ULPGC-5 (Fig. 4a), an adult

male from Aagtel Agmumuit, between Yeloua and Mades (Adrar Souttouf, Western Sahara) [21°52'N, 15°31'W] (Fig. 3), collected by M. Hasi June 25th 1995 and deposited in the collection of the Department of Biology- University of Las Palmas de Gran Canaria. Las Palmas de Gran Canaria (Spain).

Paratype- E.B.D.29495 (Fig. 4b), a juvenile from the same location as the holotype, also collected by M. Hasi on June 25th 1995 and conserved in the collection of the Estación Biológica de Doñana (Seville, Spain).

Diagnosis- Agamid of the genus *Uromastix* presenting the following characters: large size; head proportionally very small; large number of transversal rows of ventral scales (121-122) and round the body (297-301); flattened and relatively long tail (circa 75% of snout-vent length in adults) possessing a fairly large number of scaly verticillae (23); several transversal rows of subcaudal scales per verticilla; 7 rows of sub-ocular scales; 6 large blunt scales on the fore-edge of the ear orifice; presence on upper thighs of tiny scales and spiny tubercles well separated from each other; absence of small scales inserted between the tail verticillae, of tubercles on flanks, of pre-anal plate and of pre-anal and femoral pores; overall colouring of adults dark reddish brown; the young are yellowish brown with scattered darker spots and faint vermiculation.

Etymology- The name *occidentalis* is proposed because of the region where the animals occur (Western Sahara) and more especially because of the geographic location of its range which is the most westerly of the genus *Uromastix*.

Description of holotype- Adult male (well developed testicles and epididymus on the examined specimen), measuring 308 mm SVL and 228 mm tail length. Head proportionally very small (67 mm, i.e. 22 % of snout-vent length). 297 scales round body, 122 ventral scales between gular fold and inguinal fold, 7 rows of sub-ocular scales; fairly long tail (74 % of snout-vent length) horizontally flattened, not tapering to a point at the end, possessing 23 verticillae of relatively blunt scales; 56 transversal rows of sub-caudal scales; no small scales inserted between the verticillae.

Absence of pre-anal and femoral pores, as of tubercles on the flanks and on the back. The upper side of thighs have regularly arranged, well separated spiny tubercles inserted between very tiny scales. The fore-edge of the ear possesses 6 large scales with a relatively rounded profile. Acrodont teeth on the back of the maxilla and dentary; fore region of jaws without teeth, forming a bony beak. The animal is uniformly dark reddish brown, including on the ventral face. Only the rear of the back, the thighs and the base of the tail are a slightly lighter colour.

Description of paratype-juvenile measuring 70 mm snout-vent length and 43.5 mm tail length. 301 scales round body, 121 ventral scales between gular fold and inguinal fold, 7 rows of sub-ocular scales; relatively short tail (62.1 % of body length), ventrally flattened, not tapering to a point at its end, possessing 23 verticillae of relatively blunt scales; 53 transversal rows of subcaudal scales; no small scales inserted between the verticillae. Absence of pre-anal and femoral pores, as well as of tubercles on flanks and back. Upper thighs have regularly arranged, well separated spiny tubercles inserted between very tiny scales. The fore-edge of the ear possesses 6 large scales with a relatively rounded profile. Teeth present on the entire maxilla and dentary. The animal is yellowish brown with scattered darker spots on the back and indistinct irregularly patterned vermiculation.

3) Comparison of *Uromastix occidentalis* sp. nov. with other morphologically similar members of the genus or with specimens whose habitat is the same region.

The differences between *Uromastix occidentalis* sp. nov. and other *Uromastix* genus members, whose names are hereinafter listed, are the following:

- from *Uromastix maliensis* Joger & Lambert, 1996 (south Algeria, Mali), *U. a. acanthinura* Bell, 1825 (Algerian, Tunisian and Lybian Sahara), *U. a. werneri* L. Müller, 1922 (west Algeria and Morocco), *U. a. dispar* Heyden, 1827 (south-eastern fourth of the Sahara) and *U. flavifasciata* (Western Sahara, Hamada de Tindouf in Algeria, and the Mauritanian Zemmour), by more numerous body scales (DORS and VENTL), a longer tail with a larger number of scaly verticillae, the presence on the upper thighs of more regularly

arranged separated spiny tubercles, its larger overall size and the absence of pre-anal and femoral pores.

- from *Uromastix acanthinura geyri* L. Müller, 1922 (south Algeria, Mali), by more numerous body scales, a slightly shorter tail, the absence of tubercles on the flanks, more developed scales on the fore edge of the ear orifice, the presence on the upper thighs of more regularly arranged and separated spiny tubercles, its much larger overall size and the absence of pre-anal and femoral pores.

- from *Uromastix aegyptia aegyptia* (Forskål, 1775) (north Egypt east of the Nile, Sinai, Palestine) by slightly fewer body scales, the absence of tubercles on the flanks, the absence of pre-anal and femoral pores (on occasions, the females of this subspecies do not have these pores or possess them in very small numbers; TH. WILMS, com. pers., and own data) and different colouring.

- from *Uromastix aegyptia microlepis* (Blanford 1874) (Arabian peninsula, Irak, extreme south-west Iran) by the absence of pre-anal and femoral pores (as in the previous case, some females of this sub-species also lack preanal or femoral pores or when such are present, they are reduced in size; TH. WILMS, com. pers.) and different colouring.

Consequently, *Uromastix occidentalis* n. sp. does not resemble any previously described taxon. However, as the following comparative analysis demonstrates, it seems to be related, at least morphologically, to *U. aegyptia*, in particular to the subspecies *microlepis*, the areas of distribution of these are separated, however, by over 5000 km of desert.

CONCLUSION

We have seen that Spiny-tailed agamas from the west of the Sahara can be divided into two distinct groups. The first group comprises Spiny-tailed agamas of the group *Uromastix acanthinura* (sensu JOGER, 1986) and is represented in this region by four taxons:

- Uromastix acanthinura werneri*, in Morocco

- U. flavifasciata flavifasciata*, in the northern three-quarters of Western Sahara, the Hamada de Tindouf in Algeria, and Zemmour and Atar regions in Mauritania.

- Uromastix flavifasciata obscura* in the southern fourth of Western Sahara

- Uromastix* sp. in the Adrar Atar of Mau-

ritania and probably in the Adrar Souttoug in Western Sahara; this taxon may be conspecific with *U. maliensis*.

In its complexity this distribution pattern is comparable with that observed in the Central Saharan zone, i.e. between the High Plateaus of Algeria and Mali, through central Sahara, the Hoggar and Tassili-n-Ajjer mountains. But, unlike in the western area, there is a gradual morphological transition from north to south between *U. a. acanthinura* and *U. a. geyri* giving the latter taxon a subspecific status (WILMS & BÖHME, 1993). *U. a. geyri* is itself sympatric with *U. maliensis* and could be considered the ultimate stage of a character displacement resulting from contact with *U. maliensis*.

The second group is represented by the new species, *Uromastix occidentalis*, a Spiny-tailed agama which is morphologically similar to *Uromastix* of the group *aegyptia* (cf. JOGER, 1986). If a phylogenetic relationship could be demonstrated between *U. occidentalis* and *U. aegyptia*, it would then be particularly important to pursue research in the central Sahara in order to try and discover new populations of *Uromastix* of the same group. Although *U. aegyptia* is not known west of the Nile (around 5,000 km between the range of *U. aegyptia* and that of *U. occidentalis*), it should not be forgotten that several authors have reported this species in north central Sahara. TRISTRAM (1860, apend. VI, p. 406) appears to have been the first person to mention *Uromastix spinipes* (= *U. aegyptia*) west of the Nile in the Sahara. He refers to its presence in « the desert of south Algeria » and we know that on this occasion TRISTRAM did not venture further south than the latitude of Touggourt. This mention was quoted again by STRAUCH (1862). LALLEMANT (1886) included *U. spinipes* in his catalogue of the Reptiles of Algeria; according to this author, it « inhabits the southern desert. A fairly rare species ». Furthermore, OLIVIER (1894) says he found it in Algeria « in hills, north of Biskra, in the neighbourhood of the wadi »; the description he gives coincides perfectly with the diagnosis of *U. aegyptia*. This mention is quoted again by DOUMERGUE (1901) while BOULENGER (1891) considered its existence in « Barbary » as unlikely. What should we think of the comments of TRISTRAM (1860), and more especially of OLIVIER (1894) concerning regions where *U. a. geyri*, the only taxon these

authors could have confused with *U. aegyptia*, is unknown? *Uromastix aegyptia* was reported from the south of Cyrenaica (Lybia) by LE BERRE (1989) while GAUTHIER (1967) observed a very large specimen of *Uromastix* of a « Prussian blue » colour in rocky ground near Béni Abbès in the west of Algeria. The confirmation of the existence of *U. aegyptia* in central Sahara, supported by a demonstration that *U. occidentalis* and *U. aegyptia* are two phylogenetically close species, would suggest the existence of a *U. aegyptia* group comprising *U. a. aegyptia*, *U. a. microlepis* and *U. occidentalis*. This group could then have a relictual existence throughout the Sahara where the dominant species is *U. acanthinura*. This type of pattern, with oriental species persisting here and there in the Sahara is known for other species, for example, *Chalcides ocellatus* (Sauria, Scincidae), the *Trapelus savignyi* group (Sauria, Agamidae), the *Tropicolotes steudneri/nattereri* group (Sauria, Gekkonidae), *Leptotyphlops macrorhynchus* (Serpentes, Leptotyphlopidae), the *Telescopus dhara* group (Serpentes, Colubridae) and *Coluber rhodorachis* (Serpentes, Colubridae). Similar distribution patterns can be observed in Sahelian related species such as lizards of the genus *Philochortus* (Sauria, Lacertidae), *Scincopus fasciatus* (Sauria, Scincidae) *Tarentola ehippiata* and *T. annularis* (Sauria, Gekkonidae), or Mediterranean ones such as *Macropododon cucullatus* (Serpentes, Colubridae).

Acknowledgements

The authors would like to thank Michel Geniez, Pierre-André Crochet, Stéphane Boissinot, Ramón C. Soriguer and M. Hasi for the data they collected during field trips in Morocco and Western Sahara and which has been incorporated into the present work. They are also grateful to Elizabeth Allberry Guilloson for translating the French manuscript into English.

REFERENCES

- ANGEL, F. & LHOTE, H. (1938): Reptiles et amphibiens du Sahara Central et du Soudan recueillis par M.H. Lhote chargé de Mission du Muséum National d'Histoire Naturelle. *Bull. Com. Et. Hist. Sci. Afr. Occ. Fr.*, 21: 345-384.

- BÖHME, W. (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. *Bonn. zool. Beitr.*, 29: 360-417.
- BONS, J. & GENIEZ, P. (1996): *Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara Occidental compris)*. Atlas Biogéographique. Asociación Herpetológica Española., Barcelona, 320 pp.
- BOULENGER, G.A. (1891): Catalogue of the reptiles and batrachians of Barbary (Morocco, Algeria and Tunisia) based chiefly upon the notes and collections made in 1880-1884 by M. Fernand Lataste. *Trans. Zool. Soc. London*, 13: 93-164.
- DOUMERGUE, F. (1901): *Essai sur la faune herpétologique de l'Oranie*. Fouque éd., Oran, 404 pp.
- GAUTHIER, R. (1967): Ecologie et éthologie des reptiles du Sahara nord-occidental (région de Béni Abbès). *Bull. Mus. Royal Afr. Centr., Tervuren (Sci. Zool)*, 155: 1-83.
- GRENOT, C. (1974): Polymorphisme chromatique du lézard agamidé *Uromastix acanthinurus* Bell dans les populations du Sahara nord-occidental. *Bull. Soc. Zoo. Fr.*, 99: 153-164.
- GRENOT, C. & VERNET, R. (1972): Les reptiles dans l'écosystème au Sahara occidental. *C. R. Soc. Biogéogr. France*. 433: 96-112.
- HOOGMOED, M.S. (1972): Doornstaart-agammen. *Het Aquarium*, 43: 2-7.
- HOOGMOED, M.S. (1974): Echsen aus Nordafrik. Herpetologische Impressionen aus Südmarokko. *Aquarien Mag.*, 8: 304-310.
- JÖGER, U. (1986): Phylogenetic analysis of *Uromastix* lizards, based on albumin immunological distances. *Stud. Herp.*, Roček Z. (de.), Prague: 187-191.
- JÖGER, U. & LAMBERT, M.R.K. (1996): Analysis of the herpetofauna of the Republic of Mali, I. Annotated inventory, with description of a new *Uromastix* (Sauria: Agamidae). *Journ. Af. Zool.*, 110: 21-51.
- LALLEMANT, C. (1886): *Herpétologie de l'Algérie ou catalogue synoptique et analytique des reptiles et amphibiens de la Colonie*. F. Savy, Paris, 41 p.
- LE BERRE, M. (1989): *Faune du Sahara. I. Poissons-amphibiens-reptiles*. Lechevalier, R. Chabaud, Paris, 332 pp.
- MERTENS, R. (1962): Bemerkungen über *Uromastix acanthinurus* als Rassenkreiss (Reptila, Sauria). *Senck. Biol.*, 43: 425-432.
- MONOD, T. (1958): Majâbat al Koubrâ. Contribution à l'étude de l'"empty quarter" ouest-saharien. *Mém. I.F.A.N.*, 52: 1-407.
- OLIVIER, E. (1894): Herpétologie algérienne ou Catalogue raisonné des reptiles et des batraciens observés jusqu'à ce jour en Algérie. *Mem. Soc. Zool. Fr.*, 7: 1-36.
- PASTEUR, G. & BONS, J. (1962): Catalogue des reptiles actuels du Maroc. Révision des formes d'Afrique, d'Europe et d'Asie. *Trav. Inst. Sci. Chér. Maroc, ser. Zool.*, 21: 1-132.
- SCHLEICH, H.H., KÄSTLE, W. & KA-BISCH, K. (1996): *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, 630 pp.
- SCHOUTEN, J.R. & THEVENOT, M. (1978): Terrestrial fauna. *Tarfaya Oil Project Environmental Study*, Liverpool University; Schell de. 72-78.
- STRAUCH, A. (1862): Essai d'une herpétologie de l'Algérie. *Mém. Acad. Impériale Sci. St. Pétersbourg*, VII^e sér., 4: 1-86.
- TRISTRAM, H.B. (1860): *The Great Sahara wandering south of the Atlas Mountains*. John Murray Pub., London. 435 p.
- VALVERDE, J.A. (1957): *Aves del Sahara Español. Estudio Ecológico del Desierto*. Inst. Est. Africanos, Madrid. 487 p.
- WILLIAMS, M. (1984): Geology. In J.L. Cloudley-Thompson (Ed.), *Sahara Desert*, pp: 31-39. Pergamon Press, Oxford.
- WILMS, T. (1995): *Dornschwanzagamen. Lebensweise, Pflege und Zucht*. Herpeton-Verlag, Offenbach, 130 pp.
- WILMS, T. & BÖHME, W. (1993): Über die intraspezifische Systematik von *Uromastix acanthinurus* Bell 1825 (Sauria; Uromastycinae). *Zusammenfassungen D.G.H.T. Jahrestagung 1993. Idar-Oberstein*: 8-9.

Recibido: 07/04/98

Aceptado: 03/11/98

La tortuga fósil de la isla de Sal (Archipiélago de Cabo Verde)

LUIS F. LÓPEZ-JURADO, JOSÉ A. MATEO & MARCOS GARCÍA-MÁRQUEZ

Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, 35017 Las Palmas, de Gran Canaria. España. E-mail: luisfeliipe.lopez@biologia.ulpgc.es

Resumen. Se describe una nueva especie de tortuga terrestre fósil para la isla de Sal en función de cuatro restos óseos: un fémur, dos huesos del caparazón y un cráneo incluido en una matriz caliza. La nueva especie, relativamente próxima a la actual *Geochelone sulcata* del Sahel, se caracteriza por presentar un tamaño más pequeño que ésta (longitud del caparazón próxima a los 400 mm) y por ser mucho menos robusta.

Palabras clave. *Geochelone*; Testudinidae; fósil; Cabo Verde.

Abstract. The fossil tortoise from Sal island (Cape Verde archipelago). Morphological traits of one femur, two carapace bone pieces and a complete skull embedded in a limestone matrix were used to describe a new land fossil tortoise species from the island of Sal (Cape Verde archipelago). This new species is closely related to the sahelian *Geochelone sulcata*, but is smaller in size (400 mm for the carapace length) and much more slender.

Key words: *Geochelone*; Testudinidae, fossil, Cape Verde.

INTRODUCCIÓN

Son numerosos los ejemplos de islas y archipiélagos que cuentan o han contado en un pasado más o menos reciente con alguna especie de tortuga terrestre de la familia Testudinidae. La diversidad de formas y taxones encontrados, por ejemplo, en islas del Pacífico como Galápagos (PRITCHARD, 1996) del Índico, como Mascareñas, Seychelles y Madagascar (BOUR, 1984), o del Atlántico, como Canarias (AHL, 1925; LÓPEZ JURADO & MATEO, 1993) muestran precisamente cómo un gran reptil herbívoro de muy bajo metabolismo presenta claras ventajas evolutivas a la hora de colonizar medios altamente inestables como son los insulares (POUGH, 1973).

El archipiélago de Cabo Verde (entre 14° 48' y 17°22' N y entre 22°44' y 25°22' W) no es una excepción a este patrón y desde principios del siglo XX han salido a la luz noticias acerca de la presencia de tortugas terrestres en yacimientos cuaternarios de Sal, una isla de origen volcánico muy llana (406 m de altitud máxima) y que en la actualidad presenta un clima extremadamente árido (menos de 200 mm de precipitación anual) con temperaturas suaves fuertemente tamponadas oscilantes entre 15° y 35° C.

Concretamente, CHEVALIER (1935) cita la presencia de restos abundantes en las paredes del cráter de Pedra Lume de una tortuga terrestre que el autor determina como *Testudo calcarata*, en aquel tiempo un sinónimo de *Geochelone sulcata* (ver BOULENGER, 1889). Esta es una especie africana de gran tamaño (machos hasta casi 700 mm de longitud de caparazón; VILLIERS, 1958) cuya área actual

de distribución se extiende por todo el Sahel, y puntos aislados del Sahara, desde el sur de Mauritania y Senegal hasta Etiopía y Eritrea (ver LOVERIDGE & WILLIAMS, 1957; IVERSON, 1994). Poco tiempo después CHEVALIER *et al.* (1935) describen en detalle el yacimiento y hacen una somera reconstrucción del escenario en el que vivieron estas tortugas basándose en los restos fósiles de plantas encontradas junto a las osamentas de los quelonios. La presencia de *Phragmites* sp. fanerógama asociada a las masas de agua dulce o de *Sideroxylon marmulana*, propia de las zonas húmedas y actualmente ausente de la isla de Sal, pone de manifiesto que las tortugas debieron ser abundantes durante periodos más húmedos que el actual en esta parte del mundo (LIVINGSTONE, 1975). HAZEVOET (1995) cita también la presencia de huevos fósiles asignables a tortugas terrestres en un yacimiento de la isla de Maio (BEBIANO, 1932).

El análisis de cuatro piezas óseas procedentes del yacimiento de Pedra Lume y recogidas por el propio Chevalier en 1932 ha permitido comprobar que existen diferencias morfológicas importantes entre la tortuga terrestre que habitó la isla de Sal y las que viven o han vivido en las vecinas costas de África o en islas relativamente próximas como las Canarias, y nos permiten describir una especie nueva para la que proponemos el nombre de

Geochelone atlantica n. sp.

Holotipo (Figura 1). Ejemplar DBULPGC-17, depositado en la colección del Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y legado por A. Rive-

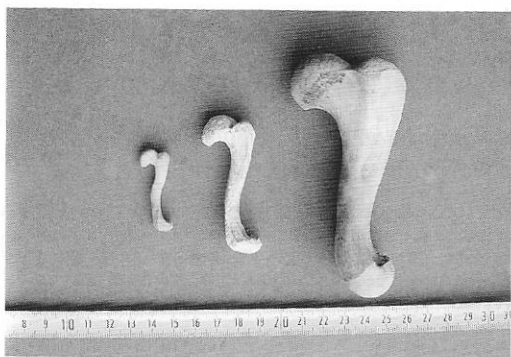


Figura 1.- En el centro fémur fósil de *Geochelone atlantica* (holotipo); a la derecha fémur de *Geochelone sulcata* actual del sur de Mauritania; a la izquierda fémur de *Testudo graeca* actual de España.

Figure 1.- Fossil femur -holotype- of *Geochelone atlantica* (centre); in comparison with femures of extant *Geochelone sulcata* (right, Mauritania) and *Testudo graeca* (left, Spain).

lot. Fémur derecho completo de 64'2 mm de longitud correspondiente a un individuo adulto ya que las epífisis se encuentran perfectamente fusionadas a la diáfisis. Según las regresiones obtenidas entre la longitud del fémur y la del caparazón en 25 tortugas de las especies *Testudo graeca* (n=14), *Geochelone sulcata* (n=4) y *G. carbonaria* (n=7), el fémur hallado en el cráter de Pedra Lume correspondería a un individuo con longitud aproximada de caparazón de 427 ± 11 mm. El diámetro del hueso en la mitad de la diáfisis (a 32 mm de cada extremo) es de 5.7 mm, siendo la relación diámetro de la diáfisis/longitud del fémur igual a 0.092, frente a 0.155 en *Geochelone sulcata*, 0.098 en *G. carbonaria* y 0.099 en *Testudo graeca*.

Además de las evidentes diferencias de robustez observadas entre los fémures de *Geochelone sulcata* y el de la nueva especie, la morfología de ambos fémures presenta comparativamente las siguientes diferencias:

a.- el conjunto formado por cabeza, trocánter, fóvea y cisura trocanterica del tercio proximal del fémur de la nueva especie es morfológicamente muy parecido al de *G. sulcata*.

b.- pese a la similitud anterior, la cabeza del fémur de la nueva especie es relativamente mucho más grande que en *G. sulcata*.

c.- las porciones caudal y craneal del trocánter mayor se encuentran casi al mismo nivel en la nueva especie mientras que en *T. graeca* la porción craneal se encuentra más arriba.

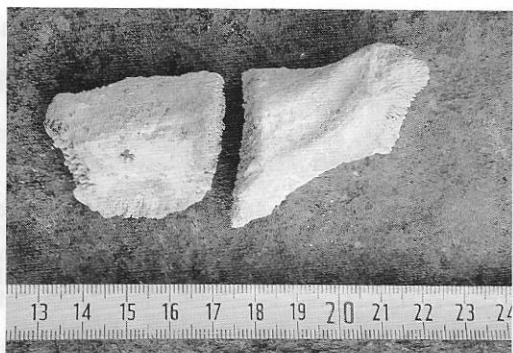


Figura 2: Segundo y tercer hueso periferal (paratipos) de la mitad izquierda del caparazón de un mismo individuo de *Geochelone atlantica*.

Figure 2: Second and third left-side peripheral bones -paratypes- belonging to the same individual of the new species *Geochelone atlantica*.

d.- el nivel al que se encuentra la porción caudal del trocánter mayor en la nueva especie es sobrepasado medialmente por la cabeza del fémur, cosa que no sucede en *G. sulcata*.

e.- la fóvea de la cabeza del fémur es mucho más profunda en la nueva especie y en *G. sulcata* que en *T. graeca*.

f.- el tercio proximal del fémur es morfológicamente muy parecido entre *G. sulcata*, *G. vulcanica* (de la isla de Gran Canaria) y la nueva especie, mientras que los de *T. graeca* y *G. burchardi* (de la isla de Tenerife) son también muy parecidos entre sí.

g.- en el extremo distal del fémur de la nueva especie, los cóndilos medial y lateral son parecidos a los de *G. sulcata* aunque el medial en esta especie es mucho más pronunciado. No existe fosa intercondilar ni en la nueva especie ni en *G. sulcata*.

Paratipo (Figura 2). Ejemplares DBU-LPGC-18 y DBULPGC-19, depositados en la colección del Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria y legados por A. Rivelot. Se trata del segundo y tercer periferal de la mitad izquierda del caparazón pertenecientes al mismo individuo. El segundo hueso periferal presenta la sutura de separación entre la segunda y tercera escama marginal izquierda y la primera escama costal izquierda. El tercer hueso periferal izquierdo incluye la sutura que separa la tercera y cuarta escama marginal izquierda.

En conjunto los huesos pertenecen a una tortuga de tamaño medio menor que los que representan los cuatro individuos adultos de

Geochelone sulcata estudiados, pero mucho mayor que el de los individuos adultos de *Testudo graeca*.

Otro material de referencia. Cráneo aparentemente completo incluido en la matriz caliza de la base del cráter de Pedra Lume (isla de Sal) y conservado en la colección particular de A. Rivelot (Charenton-le-Pont, Francia). Este cráneo, del que sólo puede verse el lado derecho, muestra un pico fuertemente dentado y tricúspide y una cresta supraoccipital relativamente alargada.

Diagnosis. Tortuga terrestre de tamaño medio sensiblemente menor al de *Geochelone sulcata*, con una longitud del caparazón que debió ser próxima a los 400 mm en los animales adultos (aunque quizás pudieran alcanzarse mayores dimensiones) y un porte relativamente ligero, según se desprende del reducido diámetro de la diáfisis. El fémur es muy grácil como correspondería a una tortuga terrestre de relativamente poco peso. Una buena parte de los caracteres estudiados se asemejan a los de *Geochelone sulcata* indicando un muy posible parentesco; mientras que otros revelan en cambio una indudable divergencia motivada por los procesos adaptativos al ambiente insular.

CONCLUSIONES

De la misma forma que ocurre con las tortugas terrestres de las islas Mascareñas incluidas en el género *Cylindraspis* (ver BOUR, 1984) las macaronésicas *Geochelone burchardi* (Tenerife), *G. vulcánica* (Gran Canaria) y *G. atlántica* (Sal) parecen haber tenido su origen en tortugas africanas del género *Geochelone*. Todas estas especies, salvo la de la isla de Sal, se caracterizan por haber alcanzado o al menos mantenido tamaños que podríamos calificar de gigantes dentro de familia Testudinidae. En *G. atlántica*, como hemos visto, el proceso ha sido inverso, de tal manera que su tamaño y robustez se redujeron considerablemente siguiendo unos procesos de miniaturización común a otros vertebrados insulares (ver THALER, 1973).

El periodo durante el que las tortugas de Sal se agolpaban dentro del Cráter de Pedra Lume debió corresponder a uno de los periodos glaciares (pluviales) del cuaternario mucho más húmedo que en la actualidad, durante el cual el nivel del mar estaba considerablemente

más bajo que ahora y no existían por ello filtraciones marinas que elevaran la salinidad dentro del cráter (en la actualidad el cráter de Pedra Lume es una salina). El mismo cráter debía contener una laguna de agua dulce, como atestigua la presencia de restos fosilizados de *Phragmites* y de al menos otra especie de fanerógama de zonas húmedas, actualmente desaparecidas del cráter, de la isla de Sal e incluso del archipiélago (CHEVALIER et al., 1935; datos propios). Sin embargo la tortuga de Sal no parece haber sobrevivido hasta épocas históricas pues los relatos de viajes de los primeros exploradores que llegaron a las islas no hacen en ningún caso referencia a tortugas terrestres y sí en cambio a galápagos y tortugas marinas (DAMPIER, 1729; CRONE, 1937).

La presencia de esta especie o de otra diferente en la isla de Maio (ver BEBIANO, 1932) hace pensar que posiblemente al igual que en las islas Canarias, las tortugas terrestres pudieron estar presentes en varias islas del archipiélago caboverdiano.

REFERENCIAS

- AHL, E. (1925). Über eine augestorbene Renschildkröten der Insel Teneriffa. *Z. Dt. Geol. Ges.* 77A: 575-580.
- BEBIANO, J.B. (1932). A geologia do Arquipélago de Cabo Verde. *Com. Serv. Geol. Portugal* 18: 1-275.
- BOULENGER, G.A. (1889). *Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History)*. B.M.N.H. trusted, London.
- BOUR, R. (1984). Les tortues terrestres géantes des îles de l'océan Indien Occidental: données géographiques, taxonomiques et phylogénétiques. *Studia Geologica Salmanticensia*, special vol. 1984: 17-76.
- CHEVALIER, A. (1935). Les îles du Cap Vert.: Géographie, agriculture, flore de l'Archipel. *Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* 15: 733-1090.
- CHEVALIER, A., L. JOLEAUD & G. PETIT (1935). Les dépôts quaternaires de l'ancien cratère de Pedra Lume (île de Sal, archipel du Cap-Vert). *C. R. Acad. Sci. Paris* 200: 1334-1335.
- CRONE, G.R. (1937). *The voyages of Cadamosto and others documents on Western Africa in the second half of the fifteenth century*. Hakluyt Society. London.
- DAMPIER, W. (1729). *A new voyage round the*

- world. Knapton. London.
- HAZEVOET, C.J. (1995). *The Birds of the Cape Verde Islands*. British Ornithologists' Union Check-list No. 13, Tring.
- LIVINGSTONE, D.A. (1975). Late Quaternary climatic change in Africa. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6: 249-280.
- LÓPEZ-JURADO, L.F. & J.A. MATEO (1993). A new giant land tortoise from the Pliocene of Gran Canaria (Canary Islands). *Rev. Esp. Herp.*, 7: 107-111.
- LOVERIDGE, A. & E.E. WILLIAMS (1957). Revision of the African Tortoises and Turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Tool.* 115: 163-557.
- POUGH, F.H. (1973). Lizards energetics and diets. *Ecology* 54: 837-844.
- PRITCHARD, P.C.H. (1996). The Galapagos Tortoises: nomenclatural and survival status. *Chelonian Research Monographs* 1: 1-85.
- THALER, L. (1973). Nanisme et gigantisme insulaires. *La Recherche* 37: 741-750.
- VILLIERS, A. (1958). Tortues et crocodiles de l'Afrique noire française. *Initiation Africaine* 15: 1-354.

Recibido: 30/09/98

Aceptado: 16/11/98

RESÚMENES DE TESIS

TÍTULO: Ecología de la reproducción en colúbridos del sureste de la Península Ibérica.

AUTORA: Mónica Feriche

AÑO: 1998

Departamento de Biología Animal y Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada. 18071 Granada.

En el sureste ibérico encontramos representación de los seis géneros de la familia *Colubridae* que habitan en la Península Ibérica, las dos especies del género *Natrix*, *N. maura* y *N. natrix*, dos especies de los géneros monoespecíficos, *Malpolon monspessulanus* y *Macroprotodon cucullatus*, y la especie más meridional de cada uno de los géneros biespecíficos, *Coluber hippocrepis*, *Elaphe scalaris*. También encontramos las dos especies del género *Coronella*, *C. austriaca* y *C. girondica*, aunque la primera es aquí de distribución extremadamente puntual.

Se estudian un total de 1493 ejemplares (319 *C. hippocrepis*, 127 *C. girondica*, 326 *E. scalaris*, 149 *M. cucullatus*, 266 *M. monspessulanus*, 267 *N. maura* y 39 ejemplares de *N. natrix*), todos procedentes del sureste ibérico (provincias de Granada, Jaén, Almería y Murcia, y parte de las de Málaga y Córdoba), y del período 1988-1992. En el caso de *M. cucullatus*, debido a sus precarias poblaciones en la región de estudio, y al interés biológico que muestra la especie, hemos ampliado la zona al tercio meridional de la Península Ibérica, que comprende la principal área de distribución de la subespecie aquí presente *M. c. ibericus*.

El objetivo de esta memoria fue estudiar las principales características de la reproducción de los colúbridos, a partir de ejemplares atropellados en las carreteras, muertos por los lugareños, o depositados en colecciones de museos. Concretamente hemos tratado de establecer el tamaño al que alcanzan la madurez, ciclo reproductivo, ciclo de los cuerpos grasos y períodos de actividad en ambos sexos, y fecundidad y frecuencia de reproducción en hembras, así como algunas características sobre la morfología y ecología de los neonatos, dimorfismo sexual y técnicas de sexado.

La madurez sexual se alcanza en todas las especies a un tamaño mayor en hembras con respecto a los machos. Los machos de los colúbridos de probable origen biogeográfico normediterráneo (*C. girondica*, *E. scalaris*, *N. maura*, *N. natrix*), presentan un ciclo espermatogénico postnupcial. En los de origen surmediterráneo hemos encontrado en *C. hippocrepis* espermatogénesis prenupcial y, junto con *M. monspessulanus*, constituyen las dos únicas especies de colúbridos del Paleártico Occidental para las que se conoce este tipo de espermatogénesis. *M. cucullatus* es una excepción a esta regla, pues aunque de origen surmediterráneo, presenta espermatogénesis postnupcial, y muy dilatada en el tiempo. En los machos de las especies estudiadas los niveles de cuerpos grasos no se ven afectados durante la reproducción. Sin embargo en las hembras se observa un acumulo de grasa en primavera temprana y un declive de los niveles de cuerpos grasos paralelo a los períodos de vitelogénesis, ovulación y puesta. La frecuencia de reproducción de las hembras de los colúbridos estudiados es o tiende a ser anual. Las hembras de *M. cucullatus* muestran una frecuencia de reproducción biennial. Hasta ahora constituye el único colúbrido mediterráneo con esta baja frecuencia de reproducción. Junto con *C. girondica*, son las únicas especies en las que no encontramos una correlación significativa entre fecundidad y tamaño corporal de la hembra. Tanto éste como otros aspectos de la historia natural de *M. cucullatus* están relacionados con los hábitos minadores y probable bajo requerimiento energético de la especie. La eclosión de los huevos en todas las especies estudiadas tiene lugar a final del verano y comienzos de otoño. La distribución temporal de las observaciones corresponde a la presencia de ciclos de actividad unimodales en machos, con un marcado pico en primavera, y ciclos de actividad con tendencia a la bimodalidad en hembras, con un pico más marcado en primavera y otro, menos marcado, en otoño.

El dimorfismo sexual ha sido estudiado en siete especies de Colúbridos, con material procedente del área Mediterránea de la Península Ibérica. Han sido consideradas seis variables de su morfología externa: número de escamas ventrales y subcaudales, longitud hocico-cloaca y longitud de la cola, y superficie de una sección transversal del cuerpo y la cola próximas a la cloaca; también se han utilizado algunas relaciones entre estas variables. Para determinar qué variables diferenciaban más claramente los sexos, hemos usado un Análisis Discriminante por

Pasos. Entre los caracteres simples, los únicos en los que encontramos dimorfismo sexual fueron en el número de escamas ventrales y/o subcaudales. En seis de las siete especies estudiadas el número de escamas ventrales es superior en las hembras y el de subcaudales superior en machos. La fiabilidad de ambos rasgos para identificación del sexo en cualquier tamaño/edad de los ejemplares, se debe a que su número es fijo desde el nacimiento, y no está sujeto a cambios durante la ontogenia. Usando el número de escamas ventrales y ciertas relaciones identificamos correctamente el sexo en todos los individuos de *E. scalaris* y *N. maura*, en casi el 100% de los individuos de *C. hippocrepsis* y *N. natrix*, y en el 95% de *C. girondica* y *M. cucullatus*. Por último se propone un índice de dimorfismo sexual que permite la identificación del sexo de especímenes vivos sin necesidad de ser sacrificados, y de animales de colección sin necesidad de diseccionarlos para visualizar las gónadas. Este método no aporta resultados en *M. mopsellanus* debido a que es sexualmente monomórfica en las características aquí usadas, aunque esta especie puede ser fácilmente sexada por tamaño y diseño.

TITLE: Morfología, filogenia y biogeografía de las lagartijas de alta montaña de los Pirineos. *Morphology, phylogeny and biogeography of the high mountain lizards from the Pyrenees (in spanish).*

AUTHOR: Oscar J. Arribas

YEAR: 1996.

Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología. Unidad de Zoología. Fac. de Ciencias. Universidad Autónoma de Barcelona. 08193 - Bellaterra (Barcelona). España.

We study taxonomy, phylogenetics and biogeography of the pyrenean mountain lizards currently assigned to *Archaeolacerta s.l.*

The mountain lizards from Europe and Near East (*Archaeolacerta s.l.*) are a polyphyletic assemblage, which includes almost three monophyletic groups: first, a thyrrenic and balcanic one (*Archaeolacerta s.str.* including *A. bedriagae*, *A. mosorensis* and *A. oxycephala*); second, an unnamed taxon with all the '*Lacerta*' *saxicola*-group (including '*L. derjugini*', '*L. praticola*' and '*L. chlorogaster*'); and third, an unnamed taxon characterized among other characters, by the lack of microchromosomes in his karyotype, that includes the Iberian ('*L. monticola*', '*L. cyreni*'), pyrenean ('*L. bonnali*', '*L. aranica*' and '*L. aurelioi*'), and the eastern alpine-dinaric species ('*L. horvathi*').

Pyrenean species.-

Distribution:

Pyrenees are inhabited by three species of high mountain lizards:

'*Lacerta bonnali*' is present from Arriel massif in the west, to the Sant Maurici-Aigüestortes National Park mountains in the east. It has been found in 26 U.T.M.(10 x 10 Km) squares, from 1700 to 3062 m above sea level.

'*Lacerta aranica*' is endemic from Mauberge Massif. Has been found in four U.T.M. squares from 1900 to 2500 m a.s.l.

'*Lacerta aurelioi*' is endemic from three massifs: Montroig, Coma Pedrosa and Pica d'Estats. This species has been found in six U.T.M. squares, from 2200 to 2940 m a.s.l.

The three species inhabit alpine areas above 2000 m, on rocky substrates. They show an insular-like differentiation model, where the different islands correspond to the alpine areas of each massif, and their isolation degree depends on the height of the uppermost forest limits.

Morphology:

'*L. aurelioi*' is characterized by a yellow belly and a huge dark pigmentation, both in back and venter. Moreover, he shows a small tympanic plate, high number of dorsalia, ventralia and gularia, and smaller femoralia than the other two pyrenean species.

'*L. aranica*' shows white belly, moderate dark pattern and frequently two paravertebral rows of dark dots. It has a big masseteric and tympanic plates, a big wedge-shaped plate among them, and low values of dorsalia, ventralia and gularia.

'*L. bonnali*' shows an habitus similar to '*L. aranica*', but usually with a less extensive dark pattern. His pholidotic scores are intermediate among the other two pyrenean species.

The three species are considered as monotypic. Some populations, as Bigorre ('*L. bonnali*') and Andorra ('*L. aurelioi*') are more differentiated and probably have reached the subspecies level.

Genital morphology:

Hemipenes of the three species are very similar. Those from '*L. aurelioi*' are comparatively smaller, whereas those from '*L. bonnali*' show a sulcal lip more developed.

The hemipenial microornamentation is crown shaped in '*L. aurelioi*', and secondarily reverted to spiny-like in '*L. bonnali*' and '*L. aranica*'.

Osteology:

The three species could be unequivocally separated by the postocular and postfrontal morphology. In '*L. aranica*' the anteromedial process from the postocular and the anterodistal

process from the postfrontal are well developed. '*L. bonnali*' lacks the first, and '*L. aurelioi*' lacks both processes.

'*L. aurelioi*' shows clavicles usually emarginated, and sternal fontanelle frequently reduced or absent. The other two pyrenean species show marginated clavicles and developed sternal fontanelle.

The three pyrenean species usually have ossified ribs associated to the third vertebrae, an unique character among the Eurasian Radiation of Lacertids, also present in other groups of *Lacertidae*.

Karyotypes:

The karyotypes of the three species differ in chromosome number, sex chromosome system and heterochromatine amount. There is not intraespecific variability in the species karyotypes, except for a '*L. bonnali*' specimen from Posets with five mutations in his karyotype, composed of 22 all metacentric chromosomes. Is characteristic from the three species is the existence of robertsonian fusions among acrocentric chromosomes to form metacentric ones.

Males and females of '*L. aranica*' show 26 chromosomes, without differentiated sex chromosomes.

'*L. aurelioi*' has a Z_1Z_2W sex chromosome system. Males have 26 and females 25 chromosomes.

'*L. bonnali*' has also this Z_1Z_2W sex chromosome system. Males have 24 and females 23 chromosomes. This species shows very little heterochromatine amount in respect to the other two pyrenean taxa.

Genetic differentiation:

The electrophoretic study finds differences among the pyrenean species. Six Allozymes out of 15 studied show differences among the western european mountain lizard species. Applying the Nei's formula $1 D_{Nei}$ unit = 5 M.Y. We find a very good correlation of the estimated divergence time of '*L. horvathi*' (about 2.44 M.Y.) with the begin of the Plio-Pleistocenic climatic perturbations separating this species at the east of the glaciating Alps from the remaining Iberian group at the west.

'*L. aranica*' is the most different ibero-pyrenean species (D_{Nei} aranica-bonnali = 0.31; D_{Nei} aranica-aurelioi = 0.22). It's divergence could be dated at the beginning of Pleistocene (about 1.75 M.Y.).

'*L. bonnali*' and '*L. aurelioi*' are sister species (D_{Nei} = 0.06), and probably differenciated in the longest Middle Pleistocene warm period (the Mindel-Riss interglacial).

RECENSIONES BIBLIOGRÁFICAS

TÍTULO: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe

AUTORES: Jean Pierre Gasc *et al.* (eds.)

AÑO: 1997

PRECIO: 65 dólares USA (más impuestos y gastos de envío)

PEDIDOS A: Universal Book Services, Dr. W. Backhuys. P.O. Box 321, 2300 AH

Leiden. The Netherlands. E-mail: backhuys@euronet.nl

EDITADO POR: Societas Europaea Herpetologica y Muséum National d'Histoire Naturelle. París

Uno de los aspectos iniciales a resaltar de este Atlas de distribución es la amplia participación de autores en su confección. Esta participación pone de manifiesto el espíritu de cooperación de los herpetólogos europeos y ayuda al asentamiento de la idea de una Europa unida no ya tanto a nivel político como a nivel científico y de conservación de la fauna del continente.

Otro aspecto no menos destacable es el arduo trabajo que durante más de diez años han llevado a cabo tanto el Dr. J.P. Gasc, como todo el resto de miembros del Comité que ha elaborado este Atlas y que ha culminado con el primer Atlas de distribución de especies silvestres de Europa.

El libro está bien estructurado, con los apartados introductorios adecuados antes de abordar la parte principal, el propio Atlas. Quizá se echa en falta un capítulo referente a la biogeografía, como se ha hecho en otra obra reciente de importancia como es el libro "Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal".

Como Introducción, la parte primera del libro dedica cuatro capítulos a diferentes temas relacionados con la herpetología europea. El primero de ellos aborda los aspectos metodológicos del Atlas. Detalla una sucinta historia del proyecto, el listado de especies tratadas y los tipos de información utilizados para la confección de los mapas de distribución de cada una de las especies. Las fichas que el Comité proporcionó a los científicos recopiladores de datos son completas e incluyen los apartados precisos para consignar los datos adecuados. De acuerdo con ellos se ha conseguido que todas las especies de herpetos de la lista mencionada anteriormente, estén representados en sus respectivos mapas de distribución. El capítulo segundo aborda aspectos de clima y vegetación de Europa y sus consecuencias en la distribución de su herpetofauna. Teniendo en cuenta que el clima integra varios factores como la radiación, la temperatura y la humedad, factores de los cuales depende la distribución de los anfibios y reptiles, este capítulo propone una serie de zonas de vegetación en Europa y una síntesis concreta de subdivisiones climáticas subsecuentes. Estas subdivisiones resultan de utilidad para la comprensión de la corología herpetológica europea. El capítulo tercero resulta imprescindible para comprender las vías de colonización de los herpetos europeos y su actual distribución. Basado en datos paleobiológicos y paleogeográficos, este capítulo nos adentra en la historia paleoherpetológica del continente europeo y camina hacia el conocimiento de la historia herpetológica europea actual teniendo en cuenta los factores que condicionan la composición de una determinada fauna local: la suma de especies autóctonas y especies inmigrantes, y la desaparición de especies. El último capítulo de esta primera parte dedicado a la conservación

de la herpetofauna europea peca, a mi juicio, de excesivamente simplista. Tras recordar unas cuantas razones de índole general que afectan a la reducción de las poblaciones de anfibios y reptiles, el autor justifica la vulnerabilidad de los herpetos en base a sus características ecológicas de sobra conocidas en relación a este hecho. Se echa en falta un análisis más profundo y comentado de todas las posibles causas que pueden afectar a las poblaciones de herpetos europeos.

La parte segunda, que constituye el grueso de la publicación, se dedica al Atlas propiamente dicho. Un primer y escueto aunque correcto capítulo, ilustra el modo de utilización del Atlas pormenorizando la lectura que debe hacerse de cada uno de los apartados que se incluyen en el texto de las diferentes especies estudiadas. Resulta una guía eficaz para el posterior desarrollo y seguimiento de la obra. El segundo y tercer capítulos, Anfibios y Reptiles respectivamente, abordan el estudio individualizado de todas y cada una de las especies que anteriormente (capítulo primero, primera parte) se listaron. Al inicio de cada uno de los dos capítulos se incluye un mapa ilustrativo que detalla la biodiversidad de cada uno de ambos taxones en la totalidad del continente europeo, mediante la utilización de puntos de diferentes tamaños, y ofrece una aproximación a la abundancia relativa de especies de anfibios y reptiles en Europa.

El estudio de cada especie está muy bien estructurado en una serie de apartados que facilitan la lectura del texto. De cada especie se facilita en primer lugar un listado de los principales sinónimos y de los nombres comunes en los principales idiomas de Europa, así como la *terra typica* y la existencia de subespecies europeas. Se echa en falta, en todo caso, una fotografía ilustrativa de cada especie. La distribución propiamente dicha está ilustrada con un mapa en el que se detalla mediante puntos, la presencia de la especie en cuestión en cuadrículas de 50 x 50 km (sistema UTM). Ahora bien, los mapas no están subdivididos en cuadrículas lo cual si bien no impide hacerse una idea global de la distribución de las especies, impide localizar una especie en una cuadrícula concreta. Entendiendo que estéticamente los mapas hubiesen quedado demasiado abigarrados con las cuadrículas y los puntos sobre ellas, quizá una solución hubiese sido proporcionar un mapa cuadrículado superponible que serviría de plantilla y con el que se podría identificar concretamente cada una de las cuadrículas de 50 x 50 km. El texto que acompaña al mapa es conciso y explicativo; proporciona al lector la información adecuada sobre la corología de cada especie. Se agradece también que la distribución altitudinal se detalle como un subapartado independiente. Asimismo, para cada especie se hace un pequeño comentario acerca del estado de sus poblaciones y sus problemas de conservación. El estudio de cada especie finaliza, acertadamente, con un pequeño cuadro en el que, mediante símbolos, se expresa una serie de datos concretos de interés, como el número total de cuadrículas en que está presente la especie, el porcentaje de dichas cuadrículas respecto del total, las citas anteriores y posteriores al año 1970, y las cuadrículas en las que la especie ha sido introducida.

En suma se trata de una obra de calidad científica excelente, llevada a cabo con criterios de colaboración e integración y que expone con claridad y detalle la distribución de los reptiles y anfibios europeos.

Vicente Roca Velasco

Departament de Biologia Animal

Universitat de València

Dr. Moliner, 50 46100 Burjassot, València

TITLE: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe

AUTHORS: Jean Pierre Gasc *et al.* (eds.)

YEAR: 1997

PRICE: 65 US\$ (+ V.A.T. + postage)

ORDER FORM: Universal Book Services, Dr. W. Backhuys. P.O. Box 321, 300

AH Leiden. The Netherlands. E-mail: backhuys@euronet.nl

EDITED BY: Societas Europaea Herpetologica and Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris

One of the outstanding aspects of this distribution Atlas is the large number of participating authors which attests to the cooperative attitude of european herpetologists. The excellence of this collective effort also bears witness to the work conducted for more than ten years by the editor Dr. J.P. Gasc and the members of the Mapping Committee and which resulted in the first comprehensive European wildlife distribution Atlas ever published.

This is a well structured book, with some suitable introductory sections, leading to the main part of the book which is the distribution Atlas. It would have been nice to have a chapter dealing with biogeography, as has been done in other recent book such as "Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles de España y Portugal".

After the Introduction, the opening section contains four chapters dealing with different aspects of the European herpetofauna. The first chapter deals with the methodological aspects of the Atlas; it provides a brief history of the project, a comprehensive list of all the species studied, and the sources of information used for making the distribution maps of each species. The questionnaire for data collection supplied by the Mapping Committee to the participating scientists is very thorough and includes suitable sections to enter the appropriate data. Using these data, all the listed amphibian and reptile species are represented in their distribution maps. The second chapter deals with aspects of the climate and vegetation of Europe and their consequences for the distribution of the herpetofauna. Given that climate includes factors such as radiation, temperature and humidity which affect the distribution of amphibians and reptiles, this chapter proposes a classification of vegetation zones in Europe and their corresponding climatic subdivisions which is useful for understanding the distribution of the European amphibians and reptiles. Chapter three is necessary to understand the colonization routes used by european amphibians and reptiles, and their current distribution. Based in paleobiological and paleogeographical data, this chapter provides a paleoherpetological history of Europe and introduces the reader to the current herpetological history, considering the factors that determine the composition of the local fauna: the addition of autochthonous species and immigrant species, and local extinctions. The fourth chapter of this opening section deals with the conservation of the European herpetofauna, and in my opinion, is a bit simplistic. The author states some of the general reasons for the decrease of the populations of amphibians and reptiles worldwide, and justifies the vulnerability of these vertebrates on the basis of their well known ecological characteristics. I missed in this chapter an in-depth analysis of the possible factors that could be a problem for the conservation of the european populations of amphibians and reptiles.

The second part of the book deals strictly with the Atlas. A first, concise but useful chapter, shows the rider how to use the Atlas. This chapter is a suitable guide for the remainder of the

book. The second (Amphibians) and third (Reptiles) chapters, deal with all the species listed in the opening section, chapter one. At the beginning of each chapter there is an illustrative map showing the biodiversity and relative abundance of both groups (amphibians and reptiles) in Europe.

The study of each species is well structured into several sections which make reading the book easy. For each species, we can find a list of the main synonyms, the common names in the main european languages, the *terra typica*, and the known european subspecies. It would have been nice to have a photograph of each species. The distribution is illustrated with a map in which the presence of the species is indicated on a grid of 50 x 50 km (UTM system). Nevertheless, as the grid is not shown in the maps, it is not possible to pinpoint the localization of the species in a given cell. The text is concise and explanatory, and provides to the reader with suitable information on the chorology of each species. Also, for each species, a brief comment on the status of its populations and its conservation problems, is included. The study of each species ends with a small table showing the total number of cells where the species was found and its ratio to the total number of cells in the Atlas (in %), the number of records before and after 1970, and the number of cells in which the species has been introduced.

In short, this is an excellent book, made with criteria of collaboration. It represents a significant attempt to describe the distribution of European amphibians and reptiles.

Vicente Roca Velasco
Departament de Biologia Animal
Universitat de València
Dr. Moliner, 50 46100 Burjassot, València

EDITORIAL

Réquiem por una revista española

Aunque no es usual la redacción de un editorial por parte de la Revista Española de Herpetología, la Junta Directiva de la AHE sugirió a los editores la elaboración de un editorial sobre un acontecimiento que presenta particular relevancia en el mundillo de la zoología española.

Hace ya algunos meses que se conoció la noticia de la desaparición de la revista Doñana Acta Vertebrata. Como editores de una revista científica, que publica mayoritariamente en lengua castellana, no podemos esconder nuestro desencanto al ver que Doñana Acta Vertebrata, que ha sido uno de los medios de difusión científica más prestigiosos del Estado, desaparezca de la escena después de languidecer durante un período de tiempo más o menos largo. No deja de ser sarcástico que esta desaparición se haya producido a los 25 años de su nacimiento. Así, 1997 figurará en los anales de la pequeña historia como el año que contempló el último número publicado (nº 24).

El primer número de la revista apareció en 1972 y, rápidamente, se convirtió en una de las cartas de presentación de la zoología y de la ecología que se hacía desde España. Durante muchos años esta revista ha visto como algunas personas que actualmente deciden sobre los derroteros de la investigación española publicaban en sus páginas artículos de relevancia, labrándose así un nombre tanto a nivel nacional como internacional.

Muchos y muy variados pueden ser los análisis sobre las causas que han llevado a Doñana Acta Vertebrata a su ocaso. Por una parte cabe aducir la desaparición de las subvenciones oficiales para la publicación de revistas científicas periódicas, que permitían la precaria supervivencia de órganos de difusión del pensamiento científico, de los que este país se encuentra tan necesitado. Por otra, las directrices implícitas en la investigación actual que ha obligado a los investigadores españoles a publicar en revistas prestigiosas extranjeras, dejando de lado revistas consideradas de "segundo orden". Es indudable que la ciencia española ha mejorado ostensiblemente en los últimos tiempos. La apertura hacia las revistas reconocidas y avaladas por un índice de impacto (SCI) elaborado por el ISI ha redundado en una ampliación de miras, en una calidad mucho mayor de los trabajos científicos y en un innegable aumento del prestigio internacional de los investigadores españoles. Sin embargo, el aumento indeseable de una feroz competitividad curricular, la escasez de plazas para los científicos, así como un cierto grado de complicidad entre los investigadores, ha desembocado en una situación de empobrecimiento de la cultura científica en castellano. Muchos autores evitan publicar en revistas españolas ya que parece que, de este modo, se gasta un cartucho que puede ser empleado de manera más rentable (por no hablar de la fragmentación excesiva de artículos en aras de esa mayor rentabilidad). Mucho han cambiado las cosas hoy en día. Parece ser que publicar en revistas españolas (ya sea en castellano o en inglés), no es sinónimo de calidad y tampoco es científicamente aceptable. Es el precio que tenemos que pagar por el pensamiento único y por la tan traída y llevada aldea global, que es más global para un sector del globo que para otro y que, muchas veces, implica la concentración del poder editorial y científico en mano de unos pocos. La disminución de la diversidad es casi siempre negativa y no sólo cuando se trata de biodiversidad, sino también de diversidad cultural plasmada en un elenco amplio de revistas científicas.

La actual política científica española está llevando a una lenta agonía a las pocas revistas científicas en castellano que intentan mantenerse a flote. No es muy difícil imaginar que el espacio disponible para la ciencia es muy amplio y da cabida a todas las tendencias. El publicar en una revista internacional no es siempre sinónimo de calidad (existen artículos que analizan mejor que nosotros este tema), ni publicar en una revista nacional tampoco es sinónimo de un trabajo de calidad mediana o de facilidad de publicación. Hay que recordar que el nivel de rechazos de artículos por parte de una revista española medianamente seria es comparable a los de la mayor parte de revistas extranjeras de reconocido prestigio. Es fácil pensar que esta dramática situación (la desaparición paulatina de revistas científicas españolas) se podría solventar con un giro de timón, tanto en la política científica como en la actitud de los investigadores españoles. Esperemos que esta posible utopía se pueda hacer tangible en un futuro no muy lejano. Por ahora, sólo cabe lamentar de nuevo la desaparición de una revista prestigiosa y entrañable que fue testigo de la formación científica de varias generaciones. Requiescat in Pace.

NORMAS DE PUBLICACION DE LA REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGÍA

La Revista Española de Herpetología publica artículos y reseñas bibliográficas que versen sobre cualquier aspecto del estudio científico de los Anfibios y Reptiles. En cualquier caso deberán ser trabajos originales de investigación o revisión de modo que los autores de los mismos se comprometen a no someterlos a publicación en otro lugar, adquiriendo la Asociación Herpetológica Española, editora de la Revista, todos los derechos de publicación sobre ellos.

Los originales recibidos se someterán a dos revisores y de acuerdo con sus opiniones, se acordará su aceptación con o sin modificaciones, o su rechazo, acuerdo que será notificado a los autores. Los trabajos serán publicados por estricto orden de recepción figurando en los mismos dicha fecha. Deberán ser enviados en castellano o inglés.

Se acompañará el trabajo de un máximo de dos resúmenes, uno en inglés y el otro en castellano. En el caso de autores no hispanoparlantes, la Revista se encargará de realizar la traducción al castellano. Los resúmenes deberán tener una extensión de 200 a 300 palabras. También se incluirá un título resumido, de no más de cinco palabras.

En todos los trabajos debe figurar el título completo (en castellano e inglés), nombre o nombres de los autores, así como su dirección (incluido el país). Asimismo se consignará un máximo de cinco palabras clave en castellano e inglés que hagan referencia directa al contenido del mismo. No existe un límite máximo a la extensión de los trabajos si bien se recomienda la máxima concisión en la elaboración del texto e ilustraciones. Deben consignarse en la bibliografía todas aquellas citas que aparezcan en el texto y solamente éstas.

Los originales provisionales deberán ir mecanografiados a doble espacio con sus hojas numeradas. Serán acompañados por las ilustraciones (figuras) que deberán tener una calidad aceptable. Se entiende por ilustración tanto dibujos como gráficas. Cada figura se identificará en su parte inferior izquierda mediante el número de la misma y el (los) nombre(s) del (los) autor(es). Los pies de las ilustraciones y tablas deben figurar en hoja aparte con su correspondiente traducción al inglés. Se puede también incluir como ilustraciones fotografías en blanco y negro y en color, de buena calidad. El coste de publicación de las fotografías en color se cargará a los autores del trabajo. Los autores señalarán en el texto el lugar exacto donde desean ubicar las figuras. Las tablas deberán ir en hojas separadas.

Las referencias bibliográficas se ordenarán alfabéticamente y, para cada autor, en orden cronológico. Se incluyen a continuación tres ejemplos correspondientes, respectivamente, a un artículo de revista, un libro y el capítulo o parte de un libro:

- ARNOLD, E.N. (1973): Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammotriton* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 25(8): 289-366.
- VALVERDE, J.A. (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografías de Ciencia Moderna (CSIC), Madrid. 217pp.
- PIANKA, E.R. (1977): Reptilian species diversity, pp. 1-34, in: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 7. Academic Press, London & New York.

Tras la aceptación del trabajo, los originales definitivos deberán ir acompañados de soporte informático (Wordperfect, MS-Word o fichero ASCII, para PC preferentemente).

Cada autor o conjunto de autores recibirá 50 separatas gratuitas del trabajo publicado.

Los originales pueden remitirse a cualquiera de los dos coeditores:

Albert Montori Faura
Dpt. Biología Animal (Vertebrates)
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona
Avinguda Diagonal, 645
08028 Barcelona, España
e-mail: llorente@porthos.bio.ub.es

Gustavo A. Llorente Cabrera
Biología Animal (Vertebrates)
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona
Avinguda Diagonal, 645
08028 Barcelona, España
e-mail: llorente@porthos.bio.ub.es

INSTRUCTIONS TO AUTHORS FOR PUBLICATION IN THE REVISTA ESPAÑOLA DE HERPETOLOGIA

The Revista Española de Herpetología is a journal that publishes articles and reviews dealing with any aspect of the scientific study of Amphibians and Reptiles. Such material must necessarily be original research or review papers and authors must undertake not to have them published elsewhere; in this sense, the Spanish Herpetological Association (Asociación Herpetológica Española), which edits the journal, acquires all publication rights.

Papers received will be submitted for review by two referees who will decide upon their eventual acceptance, with or without modifications, or refusal; this decision will be communicated to the author(s). Papers will be published in strict accordance to order of reception, whose data will figure on the articles that are printed. Papers should be written in spanish or english. Also a running title must be included.

Articles should be accompanied by a maximum of two abstracts, one in english, the other in spanish language (200-300 words in length). In the case of no Spanish-speaking authors, the journal will translate the abstract.

All manuscripts should be accompanied by a complete title, the name(s) of the author(s) and the adress of their Institution (including the country). A list of not more than five keywords referring directly to the contents of the work presented, should also be included. There is no maximum limit to the length of the papers submitted though authors are requested to pay attention to conciseness in the text and illustrations. Literature cited should include all and only the references mentioned in the text.

The manuscript should be typewritten with double spacing and pages should be numbered. Originals should be accompanied by the pertinent illustrations which must be of good quality. The term illustration cover drawings, plots, and black and white or color photographs of good quality. Each illustration should be identified by the figure number and the author's names, preferably written below the illustration at the left. Legend to illustrations and tables should appear on a separate sheet. Publication costs of photographs will be charged to the author(s).

Literature cited should be presented in alphabetical order and chronologically for each author. The following are models referring, respectively, to an article from a journal, a book and a part or chapter of a book:

- ARNOLD, E.N. (1973): Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Mus. (Nat. Hist.)*, 25(8): 289-366.
- VALVERDE, J.A. (1967): *Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres*. Monografías de Ciencia Moderna (CSIC), Madrid. 217 pp.
- PIANKA, E.R. (1977): Reptilian species diversity. pp. 1-34, in: Gans, C. & Tinkle, D.W. (eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 7. Academic Press, London & New York.

After the acceptance, the definitive manuscripts should be accompanied, if it is possible, by magnetic support (Wordperfect, Word, ASCII, preferably).

Authors or teams of authors will receive 50 free copies of their published paper.

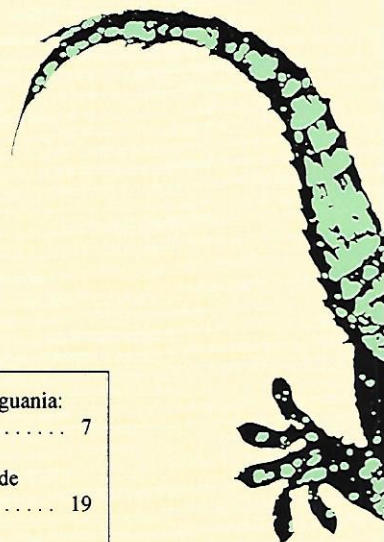
Original and two copies of the manuscript should be sent to one of the coeditors:

Albert Montori Faura
Dpt. Biología Animal (Vertebrats)
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona
Avinguda Diagonal, 645
08028 Barcelona, España
e-mail: llorente@porthos.bio.ub.es

Gustavo A. Llorente Cabrera
Biología Animal (Vertebrats)
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona
Avinguda Diagonal, 645
08028 Barcelona, España
e-mail: llorente@porthos.bio.ub.es







LIONS, M.L. & ÁLVAREZ, B.B.: Desarrollo del esqueleto de <i>Tropidurus etheridgei</i> (Iguania: Tropiduridae)	7
MARTORI, R.; VIGNOLO, P. & CARDINALE, L.: Relaciones térmicas en una población de <i>Liolaemus wiegmanni</i> (Iguania: Tropiduridae)	19
HOYOS, J.M.: A reapraisal of the phylogeny of lizards of the family Gymnophthalmidae (Sauria, Scincomorpha):	27
TROIANO, J.C.; GOULD, E.; MALINSKAS, G.; VIDAL, J.C.; SCAGLIONE, M.C.; GOULD, J.; DINÁPOLI, H.; SCAGLIONE, L.M. & DE ROODT, A.: Valores de bioquímica sanguínea de <i>Bothrops alternatus</i> (Ophidia: Crotalidae) en cautividad	45
ORÓS, J.; TUCKER, S.; PETHER, J.; BERGADA, J. & RODRÍGUEZ, F.: Hipoplasia renal y gota visceral en un ejemplar juvenil de falsa coral de Sinaloa (<i>Lampropeltis triangulum sinaloae</i>).	49
ABDALA, V.: Análisis cladístico de las especies del género <i>Homonota</i> (Gekkonidae)	55
AIASSA, D.; GORLA, L.; ÁVILA, L. & MARTORI, R.: Cariotipo de <i>Liolaemus saxatilis</i> (Squamata: Tropiduridae): Definición y comparación con otros taxones del grupo <i>Chiliensis</i>	63
BARAHONA, F.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & MATEO, J.A.: Estudio anatómico del esqueleto en el género <i>Gallotia</i> (Squamata: Lacertidae)	69
ROCA, V.; GARCÍA, G.; CARBONELL, E.; SÁNCHEZ-ACEDO, C. & DEL CACHO, E.: Parasites and conservation of <i>Alytes muletensis</i> (Sanchiz et Adrover, 1977) (Anura: Discoglossidae)	91
MATEO, J.A.; GENIEZ, P.; LÓPEZ-JURADO, L.F. & BONS, J.: Chorological analysis and morphological variations of Saurians of the genus <i>Uromastyx</i> (Reptilia: Agamidae) in western Sahara. Description of two new taxa	97
LÓPEZ-JURADO, L.F.; MATEO, J.A. & GARCÍA-MÁRQUEZ, M.: La tortuga fósil de la isla de Sal (Archipiélago de Cabo Verde)	111
Resúmenes de tesis	115
Recensiones bibliográficas	119
Editorial	123
Normas de publicación de la Revista Española de Herpetología	125
Instructions to authors for publication in the Revista Española de Herpetología	126