



Ricardo Montero
Analía Autino

Sistemática y Filogenia de los Vertebrados

con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

2018

Sistemática y filogenia de los vertebrados

Con énfasis en la fauna argentina

Tercera edición

Ricardo Montero
Analía G. Autino

Tucumán – Argentina

– 2018 –

Ricardo Montero

uesomontero@gmail.com

Cátedra Vertebrados
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto
Miguel Lillo
Universidad Nacional de Tucumán

Instituto de Herpetología
Fundación Miguel Lillo

Analía G. Autino

agautino@yahoo.com.ar

Cátedra Vertebrados
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto
Miguel Lillo
Universidad Nacional de Tucumán

PIDBA (Programa de Investigaciones de la
Biodiversidad Argentina)
PCMA (Fundación para la Conservación
de los Murciélagos de Argentina)



Los autores sostienen su compromiso con las políticas de Acceso Abierto a la información científica, al considerar que tanto las publicaciones científicas como las investigaciones financiadas con fondos públicos deben circular en Internet en forma libre, gratuita y sin restricciones.



Este libro se encuentra bajo una Licencia de [Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional \(CC BY-NC-ND 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

Cita sugerida:

Montero, R.; Autino, A. G. 2018. Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Tercera edición. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina. 627 pp. ISBN: 978-987-42-9556-9.

Montero, Ricardo

Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina / Ricardo Montero; Analía Gladys Autino. – 3ra ed. mejorada. - San Miguel de Tucumán: Ricardo Montero, 2018.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-987-42-9556-9

1. Biología. 2. Zoología. 3. Vertebrados. I. Autino, Analía Gladys II. Título
CDD 590.72

ISBN 978-987-42-9556-9



Índice

PREFACIO 3.....	7
PREFACIO 2.....	10
PREFACIO 1.....	11
ASPECTOS TEÓRICOS DE LA	14
CLASIFICACIÓN BIOLÓGICA.....	14
¿A QUÉ LLAMAMOS “AVES”?.....	21
CHORDATA.....	23
CEPHALOCHORDATA.....	27
OLFACTORES.....	31
TUNICATA.....	33
COMPETENCIA SALPAS-KRILL EN AGUAS CIRCUNDANTES A LA PENÍNSULA ANTÁRTICA.....	43
CRANIATA.....	47
LA “NUEVA” CABEZA.....	54
EL CAMPO CARDIOFARÍNGEO Y LA EVOLUCIÓN DE LOS VERTEBRADOS	58
MYXINIFORMES.....	69
VERTEBRATA.....	72
PETROMYZONTIFORMES.....	74
OSTRACODERMI.....	77
GNATHOSTOMATA.....	81
ZOOGEOGRAFÍA DE LOS PECES MARINOS.....	87
CHONDRICHTHYES	92
CONDRICTIOS DE ARGENTINA. ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN.....	115
OSTEICHTHYES.....	126
ACTINOPTERYGII.....	135
COMENTARIOS ECOLÓGICOS SOBRE LOS PECES ÓSEOS DE ARGENTINA.....	166
SARCOPTERYGII.....	176
TETRAPODA	186
AMPHIBIA	192
REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO EN ANUROS ARGENTINOS.....	222
DECLINACIONES POBLACIONALES Y	228
EXTINCCIONES EN ANFIBIOS ARGENTINOS.....	228
AMNIOTA	233
REPTILIA	239
LEPIDOSAURIA.....	241
AMPHISBAENIA	267
HISTORIA NATURAL Y ECOLOGÍA DE SAURIOS ARGENTINOS.....	273
SERPENTES.....	287
SERPIENTES ARGENTINAS	300
OFIDIOS VENENOSOS Y SUS VENENOS.....	314
ARCHELOSAURIA	326
TESTUDINES.....	328
LAS TORTUGAS ARGENTINAS	338
ARCHOSAURIA.....	347
DINOSAURIA.....	356
AVES	366
ECOLOGÍA DE AVES ARGENTINAS: UNA SELECCIÓN DE CASOS DE ESTUDIO	414
SYNAPSIDA.....	421
ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE SYNAPSIDA Y ORIGEN DE MAMMALIA	422
MAMMALIA	429
LA MASTOZOLOGÍA EN ARGENTINA, UN PANORAMA HISTÓRICO	532
LITERATURA CITADA	535

Historia Natural y Ecología de saurios argentinos

Félix B. Cruz

INIBIOMA (CONICET-UNCOMA), San Carlos de Bariloche
Rio Negro, Argentina.

La literatura sobre la historia natural (o historia de vida; la serie de aspectos vinculados al crecimiento y reproducción de los organismos), ecología (la relación entre los organismos y el ambiente) y conservación de los saurios (lagartijas) de Argentina se conforma, en su mayoría, de trabajos sobre una sola especie; existen, además, trabajos a nivel de ensambles y trabajos comparativos. La gran mayoría de la información que aquí presentamos corresponde a estudios sobre la dieta, ciclos reproductivos, biología térmica de especies individuales en diferentes áreas del país. En cuanto a los trabajos a nivel de ensamble, podemos mencionar, por ejemplo, una comparación de la dieta de varias especies (Videla, 1983), la fenología en el chaco (Fitzgerald et al., 1999; Pelegrin y Bucher, 2015), el uso de hábitat y los efectos de la degradación del mismo (Pelegrin et al., 2009, 2013; Pelegrin y Bucher, 2012), y la reproducción en un ensamble (Blanco et al., 2015). También hay listas de especies correspondientes a una localidad, región o provincia (para citar algunas, Cruz et al., 1993; Lavilla et al., 1995; Tiranti y Ávila, 1997; Ávila et al., 1998; Vega, 2001, Ávila y Carrizo, 2003; Scrocchi et al., 2010; Fulvio Pérez et al., 2011; Breitman et al., 2014, Minoli et al., 2015). Además, en las últimas dos décadas, se publicaron dos categorizaciones del estado de conservación de las lagartijas en Argentina (Ávila et al., 2000; Abdala et al., 2012), en las cuales se evidencia el dramático crecimiento en el número de especies descritas; también puede consultarse la lista actualizada de las especies de lagartijas de Argentina en Ávila et al. (2013). En cuanto a los trabajos de índole comparativo, podemos mencionar a Cei et al. (2003b) quienes compararon los volúmenes abdominales entre especies vivíparas y ovíparas en el género *Liolaemus*; Espinoza et al. (2004) quienes mencionan que la herbivoría en *Liolaemus* es mucho más habitual que en otros grupos de lagartijas y además a tamaños corporales que contradicen las reglas fisiológicas; Schulte et al. (2004), se constituye como una primera aproximación a la ecomorfología en lagartijas de Argentina, lo que fue continuado por los trabajos de Tulli et al. (2009, 2011; 2012a, 2012b). Existe, además, una serie de trabajos intentando vincular la biología térmica de las especies de *Liolaemus* con la distribución geográfica, la morfología (tamaño, forma y coloración) y aspectos evolutivos; entre los que se puede mencionar a Cruz et al. (2005, 2009, 2011), Bonino et al. (2011, 2015a, 2015b), Medina et al. (2012); Moreno Azócar et al. (2013, 2015, 2016) y Sheldon et al. (2015). Finalmente, hay trabajos de orden global, que incluyen también a miembros de la fauna de lagartijas de Argentina, considerando escenarios futuros en el marco del cambio climático y la conservación (Sinervo et al., 2010; Corbalán et al., 2011; Böhm et al., 2013).

A continuación, se hace un racconto de los géneros de lagartijas, con comentarios y datos de tipo ecológico en forma abreviada.

POLYCHROTIDAE

***Polychrus*:** Las especies de este género corresponden a grupos presentes en registros fósiles del Holoceno (Albino y Brizuela, 2014). En el norte de nuestro país se conoce una sola especie, *P. acutirostris*. Son lagartijas arborícolas de movimientos lentos, además sus ojos pueden moverse independientemente recordando a los camaleones del Viejo Mundo. La reproducción y dieta de esta especie fue estudiada en Brasil por Vitt y Lacher (1981). Nuevos datos de Garda et al (2012), quienes trabajaron con dos poblaciones, mencionan que la dieta no varía tanto entre sitios y se constituye primariamente de materia vegetal y artrópodos blandos obtenidos en las ramas de los árboles. Estos autores, al igual que Vitt y Lacher (1981) mencionan que la reproducción es estacional y observaron que las hembras de ambiente xéricos ponen muchos huevos pequeños, en tanto que las de selva húmeda ponen un número de huevos menor, pero de mayor volumen. Se desconocen datos detallados de su biología para Argentina, probablemente debido a su dificultad para encontrarlos, pudiendo deberse esto a una baja densidad en las poblaciones de Argentina o a sus hábitos secretivos.

LEIOSAURIDAE

***Urostrophus*:** Este género está representado en el país por *U. gallardoi*, especie típicamente chaqueña. Estas lagartijas son típicamente arborícolas, incluso se confunden con la corteza de los árboles que habitan. Está poco representada en colecciones debido a la dificultad de su captura debido a su patrón de coloración críptico y su comportamiento secretivo; aparentemente también debido a su baja abundancia (Cruz et al., 1993; Leynaud y Bucher, 2005). No es una especie agresiva; no obstante, si son perturbados abren su boca exhibiendo una coloración amarilla intensa en las comisuras y a su vez producen un bufido. Son ovíparos y presumiblemente insectívoros. Su temperatura corporal en actividad (33° C) y su temperatura preferida obtenida en laboratorio (30.8° C, DS = 20.5, n = 5), son notoriamente más bajas que otros saurios chaqueños en simpatria. La estructura de sus uñas parece ser una característica adaptativa para la forma de vida arborícola (Tulli et al., 2009).

***Anisolepis*:** Este género era muy poco conocido en nuestro país hasta la inundación provocada por la represa de Yaciretá, durante la cual se colectaron varios ejemplares de una de las dos especies descritas para el país (*A. grilli* y *A. longicauda*; Avila et al., 2013). No obstante, luego de este evento su biología sigue siendo poco conocida. Se los encuentra en el Noroeste del país. Al igual que *Urostrophus*, sus uñas y hábitos son característicos de especies que explotan el ambiente en forma vertical (Tulli et al., 2009).

***Pristidactylus*:** Son saurios de tamaño mediano a grande, caracterizados por sus largas extremidades. Los registros fósiles datan del Mioceno (Albino y Brizuela, 2014), aparentemente este grupo se diversificó a ambos lados de la cordillera de los andes, junto con los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus*. Se reconocen diez especies (Minoli y Ávila, 2017), de las cuales seis habitan Argentina (Cei et al., 2001; Scolaro et al., 2003; Morando et al., 2015; Minoli y Ávila, 2017). Las especies tienen una distribución disyunta formando endemismos, entre los más notables el de Pampa de Achala, lugar donde hay otros endemismos notables. La distribución geográfica del género llega al sur a Chubut (Minoli y Ávila, 2011). Son especies muy vinculadas a ambientes de bosques o matorrales semiáridos (Labra y Rosenmann, 1992; Scolaro et al., 2003). Sólo se conocen aspectos de la biología de dos especies; por ejemplo, la temperatura de preferencia de estas especies es baja (27-29 °C; Labra, 1995) y puede ser afectada por el tamaño del grupo (Labra, 1995). Aparentemente las especies de Leiosauridae se caracterizan por su baja temperatura corporal (Cruz., datos no publicados); posiblemente esta característica los haga vulnerables al cambio climático, tal como sugieren Minoli y Ávila (2017). La dentadura de *Pristidactylus* parece

especializada para romper las conchas de gasterópodos terrestres, aunque una de las especies (*P. achalensis*) alterna la herbivoría con insectivoría (Di Tada et al., 1977); las otras especies son consideradas carnívoras (Scolaro, 2005). Todas las especies son ovíparas y suelen presentar dicromatismo.

***Leiosaurus*:** Son lagartijas robustas, considerando la masa corporal y el largo rostro-cloaca en conjunto. Son lagartijas de cabeza muy grande en proporción a su cuerpo. En ciertas zonas lo llaman “matuastos” y la creencia popular dice que son venenosos. En rigor a la verdad no hay documentación científica acerca de la presencia de saurios venenosos en la Argentina. Únicamente los lagartos pertenecientes al género *Heloderma* son venenosos y habitan Centroamérica y el sur en Norteamérica. Otra especie que presenta una toxicidad que lleva a la muerte son los dragones de komodo (*Varanus komodensis*), del sudeste asiático. Poco es lo que se conoce acerca de la biología de las especies de *Leiosaurus*, la hembra de *L. belli* llega a poner hasta 15 huevos (Ávila y D'herve, 1999), en tanto *L. catamarcensis* pone diez huevos (Blanco y Acosta, 2003). Es probable que haya relación entre el tamaño de las hembras y el de las puestas. Son terrestres como los *Diplolaemus* y *Pristidactylus*, con los que forma un grupo monofilético bien soportado (Abdala et al., 2009; Morando et al., 2015). Suelen ser observados a horas tempranas de la mañana o a última hora en la tarde. Su temperatura corporal es relativamente baja a pesar de ser encontradas en localidades muy cálidas y desérticas. Todas las especies son ovíparas y se caracterizan por ser, además de insectívoras, saurófagas y hasta caníbales (Scolaro, 2005). Además, se observó que los *Leiosaurus* presentan vocalizaciones diferenciables entre el ataque y la advertencia, que además se distinguen de las observadas en *Pristidactylus* (Laspiur et al., 2007).

***Diplolaemus*:** Lagartijas de mediano tamaño, muy robustos y de cabeza grande. De distribución austral (Patagonia y zonas cordilleranas). Cuatro especies conocidas, todas presentes en Argentina. De comportamiento “temperamental”, agresivos, suelen morder tanto a otras especies de lagartijas, como a cualquier organismo que los perturbe. Insectívoros, aunque pueden ingerir otras lagartijas (Scolaro, 2005; Fulvio Pérez et al., 2009; Scrocchi et al., 2010). Son ovíparas y pueden poner siete o más huevos. Debido a la creencia acerca de la toxicidad en las mordeduras de este tipo de animales (junto con *Leiosaurus* y *Pristidactylus*) se estudió su saliva y mucosa bucal con el fin de medir la potencialidad para provocar mordidas con agentes patógenos; si bien la cantidad de bacterias no es alta, los “matuastos” tienen capacidad para provocar infecciones (Ibargüengoytía et al., 2005). Se desconocen detalles de la biología de estas especies. Pueden estar activos a temperaturas ambientales bajas (Scolaro, 2005), incluso tan bajas como 5 °C (Cei et al., 2003a). Además, la temperatura preferida de *D. sexcintus* medida en laboratorio fue de 27.6 °C (SD = 1.5, n = 3). Si bien son considerados terrestres, se los observa comúnmente “perchados” sobre alguna roca, quizás observando la presencia de presas para poder atacar. Estas lagartijas también generan sonidos (sisean), aunque los mismos no han sido estudiados en detalle como en el caso de *Leiosaurus* y *Pristidactylus* (Laspiur et al., 2007).

LIOLAEMIDAE

***Liolaemus*:** Son lagartijas de pequeño a mediano tamaño (Largo rostro-cloaca entre 40 y 115 mm), con un gran número de especies (262, según Abdala et al., 2015). El género *Liolaemus* está compuesto por dos grupos mayores, el chileno (*Liolaemus sensu stricto*) y el argentino (*Eulaelmus*); dentro del primero está el grupo *Liolaemus chiliensis* y en el segundo las secciones *L. lineomaculatus* y *L. montanus*, que a su vez incluye a la serie *montanus* y al grupo *boulengeri* (para más detalles ver Figura 2 en Ávila et al., 2006; Figura 4 en Abdala, 2007, Tabla 3 en Lobo et al., 2010). Cabe destacar que la mayoría de los estudios filogenéticos han sido realizados con técnicas moleculares (e.g. Schulte et al., 2000; Morando et al., 2003, 2004; Breitman et al., 2011, 2013; Olave et al., 2014, 2015), algunos utilizaron información a partir de la anatomía (e.g. Ethe-

ridge, 2000; Lobo, 2001, 2005) y los menos utilizando evidencia total (e.g. Abdala., 2007; Portelli y Quinteros, 2018). Estos trabajos han servido como base para otros estudios, como los de tipo comparativo, los cuales serán mencionados más adelante.

Las especies de *Liolaemus*, además de ser numerosas, presentan una gran variabilidad en cuanto a los tipos de ambientes que utilizan y las regiones que habitan. Muchas habitan los Andes y zonas desérticas, aunque también hay especies que llegan a las costas del Océano Atlántico a nivel del mar desde Río de Janeiro (Brasil) al norte y al sur llegan a las costas de Santa Cruz (Argentina). De norte a sur, considerando la margen oeste de su distribución, se las encuentra desde zonas áridas de Perú llegando hasta Tierra del Fuego (Ceí, 1986, 1993). Se las observa a nivel del mar, como también a elevaciones considerables (más de 5000 m). Si bien se habitan en ambientes áridos generalmente, también pueden ser vistos en bosques templado-húmedos, como la selva valdiviana en zonas ecotonales y bosques costeros de Chile.

Hay tanto especies vivíparas como ovíparas. En cuanto a la viviparidad, la hipótesis de clima frío (Shine, 1983) propone que las especies tienden a la viviparidad en climas rigurosos (de clima frío) en función de brindar mayor estabilidad térmica a los embriones es la más soportada (Schulte et al, 2000; Pincheira-Donoso et al., 2013, 2017; Cruz et al., 2014). La relación entre el viviparismo en los *Liolaemus* parece estar relacionada, en definitiva, con la elevación, el tenor de oxígeno y eventualmente el clima frío (Pincheira Donoso et al., 2017). Además, el ambiente embrionario en hembras vivíparas morigeran la variabilidad ambiental de los climas fríos y rigurosos (Cruz et al., 2014; Fernández et al., 2017). Sin embargo, aún se carece de una confirmación adecuada ya que clados enteros con una sola modalidad reproductiva (o bien son todas las especies vivíparas, o por el contrario ovíparas); por ejemplo, todas las especies del grupo *L. wiegmannii* son ovíparas y todas las especies del grupo *elongatus-kriegi* son vivíparas. Por lo tanto, es difícil discernir si el origen de dicha viviparidad se debe a ancestralidad o a que haya correlación entre variables ambientales y aspectos asociados a la viviparidad. La hipótesis de clima frío es sólo descartada en este género por Medina e Ibagüengoytía (2010). Por otra parte, aún dentro del marco de la hipótesis de clima frío (Shine, 1983), Pincheira-Donoso et al. (2013) consideran que la transición oviparidad-viviparidad es irreversible, lo que constituye un problema en caso de un incremento en la temperatura ambiental como consecuencia del cambio climático global. Otro enfoque para abordar esta temática (la viviparidad en lagartijas), es a través de la relación entre la anatomía y el modo reproductivo, donde las especies vivíparas presentan un espacio entre ingle y axila mayor que las especies ovíparas (Ceí et al., 2003b). No obstante, esta característica no se cumple en todos los casos; por ejemplo, en el grupo *L. darwini* (Cabrera et al., 2013).

La extensión del ciclo reproductivo (estacional) en este género parece estar asociado a la rigurosidad climática; por ejemplo, los ciclos reproductivos pueden ser todos los años (anuales) o saltando años (bienales o incluso trienales); ver Ramírez Pinilla, 1991, Cruz y Ramírez Pinilla, 1996, Martori y Aun, 1997, Ibagüengoytía y Cussac, 1996, 1998; Vega, 1997, Ibagüengoytía, 2004). Martori (2005), ha contribuido con el estudio autoecológico de mayor detalle en *Liolaemus koslowskyi*.

Dado que las lagartijas son ectotérmicas, la biología térmica de estas especies ha sido ampliamente estudiada. Algunos trabajos se observan que las especies de *Liolaemus* que se comportan como termoconformadores (para la definición de termorreguladores-termoconformadores ver Hertz et al., 1983), dado que su temperatura corporal se relaciona con la temperatura del aire o del sustrato; tal es el caso de *L. pseudoanomalus* (Villavicencio et al., 2007), *L. magellanicus* (Ibagüengoytía et al., 2010) y *L. eleodori* (Villavicencio et al., 2012). Otros resultados muestran que estas especies son pobres o moderados termorreguladores (Valor de E entre 0.5 y 0.7, ver Hertz et al., 1983); como *L. bibronii* (Medina et al., 2009); *L. sarmientoi* (Ibagüengoytía et al., 2010); *L. pictus* (Gutiérrez et al., 2010); *L. cuyanus* (Moreno Azócar et

al., 2013), *L. wiegmannii* en ambientes alterados (Stellatelli et al., 2013a) y *L. elongatus* (Duran et al., 2017). Finalmente se observó que varias especies son termorreguladores eficientes (valor de E superior a 0.7; ver Hertz 1983), como es el caso de; *L. canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. donosobarrrosi*, *L. fitzingerii*, *L. goetschi*, *L. josei*, *L. mapuche*, *L. melanops*, *L. morenoi*, *L. xanthoviridis* (Moreno Azócar et al., 2013), *L. albiceps*, *L. irregularis*, *L. multicolor*, *L. yanalcu* (Valdecantos et al., 2013); *L. multimaculatus* y *L. wiegmannii* en ambientes naturales (Stellatelli et al., 2013a). Se presume que algunas otras especies son buenas termorreguladoras, como *L. koslowskyi* (Martori et al., 2002); *L. olongasta* (Cánovas et al., 2006), *L. vallecurensis*, *L. ruibali* (Castillo et al., 2015), *L. tandiliensis* (Stellatelli et al., 2018). De todas maneras, hacen falta más datos y estudios más detallados para determinar la naturaleza de la capacidad termorregulatoria en este género de lagartijas y qué relación existe con otras variables (morfología, medio ambiente, filogenia, etc.), aunque se puede ver que cuando los depredadores están presentes en bajo número o ausentes (como en la puna y zonas de la Patagonia) y cuando la competencia es presumiblemente baja, la posibilidad de termorregular parece acrecentarse.

Estudios comparativos realizados en Chile mencionan que los *Liolaemus* están adaptados al clima, específicamente a las temperaturas locales (Labra et al., 2009), independientemente de la filogenia. A su vez, se menciona que la fisiología térmica de estas especies es flexible, lo que probablemente les permitió colonizar una amplia gama de ambientes térmicos (Rodríguez Serrano et al., 2009). Por otra parte, estudios en Argentina indican que la temperatura de preferencia (Tsel) es más alta de lo esperado y significativamente más alta que la temperatura del aire y la temperatura corporal en campo, probablemente una condición primitiva (Medina et al., 2012). A pesar de que no se puede desestimar un efecto de la filogenia, se observa que algunos aspectos de la biología térmica de los *Liolaemus* pudieron haber sido modeladas por el ambiente, mientras otros (como la Tsel y la temperatura crítica máxima) parecen ser más conservativas (Moreno Azócar et al., 2013). Por otra parte, en un grupo exclusivo de la Patagonia se observa una mezcla en las respuestas de las variables térmicas, algunas resultaron flexibles y otras conservativas (Bonino et al., 2011); aparentemente, como consecuencia de una colonización reciente de los ambientes patagónicos extremos (Fernández et al., 2011). Para culminar, se observa que la biología térmica de los *Liolaemus*, además de su relación con el ambiente y su historia filogenética, muestra alguna relación con la morfología, como en el caso del melanismo (Moreno Azócar et al., 2015, 2016; Escudero et al., 2016).

En lo referente a la dieta también hay mucha variación en este interesante grupo de lagartijas; hay insectívoros, omnívoros y especies que se alimentan de flores y otras partes vegetales (herbívoros); incluso, se han encontrado casos de canibalismo. Con respecto a la herbivoría, se observó que ésta surgió independientemente en varias ocasiones en *Liolaemus* y particularmente a una tasa muy superior considerando otros linajes de lagartijas (Espinoza et al., 2004; Kohl et al., 2016). A su vez, se observó que el largo relativo de partes del tracto digestivo está en relación con el tipo de dieta (O'Grady et al., 2005) y que hay elementos de la flora bacteriana y enzimas que ayudan a la digestión de materia vegetal (Kohl et al., 2016). *Liolaemus* tiene a la especie herbívora más pequeña hasta el momento registrada en el globo (Valdecantos et al., 2012). Un aspecto a tener en cuenta es que ciertas especies omnívoras pueden pasar a herbivoría y viceversa (Sehman et al., 2013). Como mostrara Espinoza et al. (2004), los *Liolaemus* rompen reglas ecofisiológicas, y no hay un patrón claro en cuanto al tamaño corporal y la distribución de estas especies, ya que hay tanto especies de clima frío o de gran tamaño que claramente no son herbívoras (Moreno Azócar y Acosta., 2011; Robles y Halloy, 2011; Astudillo et al., 2015), aunque hay especialistas como *L. pseudoanomalus* (Kozykariski et al., 2011). En cuanto al canibalismo, las referencias son escasas y no es posible esclarecer un patrón en base a una veintena de casos en un grupo de más de 250 especies (Pincheira-Donoso, 2012). Si bien los trabajos sobre dieta son

en general descriptivos, es una información importante que en forma detallada puede ser muy útil para desentrañar algunos de los misterios que generan los *Liolaemus*.

En la última década se ha estudiado la relación entre rasgos morfológicos y fisiológicos con la distribución de las especies de este género y los resultados no carecieron de controversia. Por ejemplo, la regla de Bergmann (1847) que predice que en ambientes fríos las especies (o poblaciones) presentan mayor tamaño corporal que en ambientes más cálidos, fue puesta a prueba en *Liolaemus* y se encontraron voces a favor (Cruz et al., 2005; Moreno Azócar et al., 2015) y en contra (Pincheira-Donoso et al., 2007; 2008). Dos aspectos que contribuyen a la controversia son la escala filogenética y la selección de taxa. Desde el punto de vista teórico, Pincheira-Donoso y colaboradores (2008) sostienen que la inercia térmica (Carothers et al., 1997) sería desventajosa para ectotérmos en clima frío; sin embargo, la hipótesis de melanismo térmico predice que los ectotérmos de clima frío deberían tener piel oscura para favorecer el calentamiento. En *Liolaemus*, esta teoría se puso a prueba, siendo parcialmente aceptada (Moreno Azócar et al., 2015; 2016). Por otra parte, la distribución geográfica y los rangos de la misma pueden estar relacionados en lo que se denomina la regla macroecológica de Rapoport (Stevens, 1992); en este caso, Pincheira Donoso (2011) encontró relación entre el rango de distribución y la latitud (no así con la elevación) en un estudio amplio en este género. Se espera que esta relación encontrada por los autores antes mencionados se sustente con la biología térmica en virtud de la tolerancia térmica que tengan las especies; es decir que aquellas especies que presentan mayor rango de distribución presenten mayor rango de tolerancia térmica. Bien, las especies de *Liolaemus* que han sido estudiadas en este sentido, no muestran una relación clara y concluyente (Cruz et al., 2005; Sheldon et al., 2015); aunque, si se observa que las especies que presentan mayores rangos de distribución muestran mayor plasticidad a nivel termofisiológico (Bonino et al., 2015a). Estos estudios ponen de manifiesto, además, que las especies de *Liolaemus* que presentan mayor grado de endemismo corren mayores riesgos en virtud de los efectos negativos del cambio climático global (Sinervo et al., 2010; Pincheira Donoso et al., 2011; Bonino et al., 2015b; Kubisch et al., 2016). Recientemente se ha observado que la diversificación morfológica en *Liolaemus* evolucionó alrededor de varios valores “óptimos” (60, 80 y 90 mm de largo rostro cloaca), abriendo nuevas puertas a estudios que puedan integrar biogeografía y macroecología (Pincheira-Donoso et al., 2015).

Un rasgo llamativo es la escasa relación entre la morfología y el uso del ambiente en las especies de *Liolaemus* (Jaksic et al., 1980; Schulte et al., 2004). Esto puede estar vinculado a la selección de los caracteres morfológicos estudiados, ya que evidencia reciente sí encuentra relación entre la forma y largo de las uñas y las preferencias ambientales (Tulli, 2009), como también la relación entre la morfología con diferentes aspectos de la performance; por ejemplo, las uñas y tramos de las extremidades en relación con la fuerza de sujeción de estas lagartijas con el substrato (Tulli et al., 2011); no ocurre lo mismo con la velocidad de carrera, la cual parece no estar relacionada al tipo de substrato en el que habitan las especies de *Liolaemus* (Tulli et al., 2012b). Paralelamente, se han observado diferencias entre los sexos en cuanto a la fuerza de mordida y variables morfológicas (Vanhooydonck et al., 2010), sugiriendo que la fuerza de mordida está más relacionada a la selección sexual que a los tipos de alimentos ingeridos.

En cuanto al comportamiento hay diferentes aspectos a tener en cuenta, como por los patrones en los movimientos de inmersión en especies arenícolas (Halloy et al., 1997), la comunicación (química y visual, fundamentalmente), los rangos de acción (Home range en inglés) y el stress. Recientemente, se publicó un dossier sobre los avances en la investigación del comportamiento en *Liolaemus* y *Phymaturus* (Halloy et al., 2013), el cual hace un buen racconto de esta disciplina. En cuanto a aspectos de comunicación social, se observó que las frecuencias de movimientos de cabeza (*head bobbing*) y otras formas de comunicación (Vicente y Halloy, 2015, 2016, 2017; Vicente, 2018), a pesar de ser simples comparados con otros géneros, muestran

variabilidad, evidenciando que dichos mecanismos evolucionaron independientemente (Martins et al., 2004). Por otra parte, no hay una fuerte relación entre el ambiente y estos comportamientos, a pesar de que Fox y Shipman (2003) mencionan esta relación en un contexto diferente y difícil de comparar. También, se ha observado que los machos realizan más “cabeceos” que las hembras (Halloy, 2012) y estos se intensifican en interacciones macho-macho (Labra et al., 2007; Vicente y Halloy, 2015). El rango de acción de los machos es en general mayor que el de las hembras en especies del género *Liolaemus* (Stellatelli et al., 2016), aparentemente esto se da porque las hembras suelen basar su territorio en recursos tróficos (Halloy y Robles, 2002; Frutos y Belver, 2007; Frutos et al., 2007; Robles y Halloy, 2010) y en el caso de los machos la poliginia puede jugar un papel importante. También se ha observado cuidado parental potencial en estas lagartijas (Halloy et al., 2007). Finalmente, se observó que la presencia de una silueta de depredador generó respuestas (stress) en *L. koslowskyi*, tanto a nivel de comportamiento como a nivel de afinidad a ciertos receptores neurofisiológicos (Soloaga et al., 2017).

Desde el punto de vista de la conservación, en la última recategorización de las 152 especies descritas hasta 2012 para este género, *Liolaemus rabinoi* (Cei, 1993; Ávila et al., 2000; Abdala et al., 2012), se considera en peligro (incluso, durante mucho tiempo se consideró extinta) y otras tres especies (*L. tandiliensis*, *L. lentus* y *L. ditadai*) se consideran dentro de la categoría amenazadas, por tratarse de microendemismos de ambientes muy particulares. Nuevos modelos fisiológicos reportan extinciones locales de poblaciones, al menos en una especie de *Liolaemus* (e.g. *L. lutzae*; Rocha et al., 2009; Sinervo et al., 2010). De la misma manera, otros autores proyectan riesgo de extinción en al menos el 15 % de las poblaciones en dos especies de *Liolaemus*, vinculada al cambio climático global (Kubisch et al., 2016). No obstante, en Patagonia, utilizando otra metodología, se observó que el riesgo de extinción en 16 especies de *Liolaemus* tiene un impacto dispar (Bonino et al., 2015b), pudiéndose observar contracciones y expansiones en su distribución geográfica. Por otra parte, se sugiere que la red de áreas protegidas es insuficiente para la conservación de la herpetofauna, particularmente para aquellas especies que son microendémicas (Corbalán et al. 2011; Nori et al., 2016). El potencial vínculo entre la región que estas lagartijas habitan y su rango de distribución (Bonino et al., 2015a, b), la pérdida de hábitat (Vega et al., 2000), efectos ligados al sexo y la edad (Kacoliris et al., 2013) o la introducción de especies que modifican el ambiente (Stellatelli et al., 2015) pueden tener efectos nocivos para la conservación de diferentes especies de *Liolaemus* y lagartijas en general, los cuales deben ser seguidos con atención. A escala local y regional se ha observado que las especies de *Liolaemus* responden de manera diferente a la introducción de especies que modifican el hábitat (Stellatelli et al., 2013a, 2013b, 2014, 2015).

Como se ve, la información acopiada en los últimos años en *Liolaemus* (que aquí se resumió sólo en forma parcial - por lo que estoy siendo injusto con muchos autores), ha crecido notoriamente en concordancia con la gran diversidad de hábitos y número de especies.

Phymaturus: Este género presenta cerca de 50 especies reconocidas (Lobo et al., 2018). Son formas andinas y patagónicas que en aspecto recuerdan a un *Liolaemus*, aunque mucho más robustos y de un largo rostro cloaca mayor a ellos (100 a 110 mm largo rostro cloaca y casi 40 g de peso). La cola de estas lagartijas es robusta y espinosa y su cuerpo está ensanchado, probablemente como consecuencia de la dieta herbívora y por presentar un tracto digestivo proporcionalmente más largo (O’Grady et al., 2005). El cuerpo también es bastante chato, probablemente en relación a sus hábitos saxícolas, ya que suelen refugiarse en grietas o debajo de piedras planas. En este género también se han hecho aportes concretos para el conocimiento de sus relaciones filogenéticas, tanto a nivel morfológico (Lobo y Quinteros, 2004; Lobo et al., 2012), como a nivel molecular (Morando et al., 2013; Lobo et al., 2016, 2018; Reaney et al., 2018). Estos estudios constituyen un marco de referencia importante para los estudios de tipo comparativo.

En los últimos años se han estudiado los ciclos reproductivos de varias especies de *Phymaturus*; por ejemplo, (Habit y Ortiz, 1996; Ibargüengoytía, 2004; Boretto e Ibargüengoytía, 2006, 2009; Boretto et al., 2007, 2010, 2012, 2014a b, c; 2015; Cabezas Cartes et al., 2010). Se observa además que las hembras de estas especies de lagartijas suelen saltar años en su reproducción, incluso llegando a reproducirse una vez cada tres años. En el caso de los machos se han observado picos hormonales a mitad del verano (Boretto et al., 2010), asincrónicamente con los ciclos de las hembras. Algunas especies del grupo *P. palluma* de este género (e.g. *P. punae*, *P. antofagastensis*) tienen una expectativa de vida muy alta, llegando a los 20 años, presentan una frecuencia reproductiva baja y una gran inversión durante la preñez y posteriormente (Boretto et al., 2015; 2018). En el grupo *P. patagonicus* también presenta ciclos anuales-bianuales (Boretto e Ibargüengoytía, 2009), con una madurez reproductiva retardada por la rigurosidad climática y una expectativa de vida media (Boretto et al., 2014b; Cabezas Cartes et al., 2015), por lo que su potencial reproductivo parece ser menor. De todas maneras, en general el potencial reproductivo de los *Phymaturus* es bajo, dado que las hembras se reproducen bienal o trienalmente, por lo que todas las especies tienen una categorización de “vulnerables” (Abdala et al., 2012). Por otra parte, las especies de *Phymaturus* parecen tener un comportamiento de protección maternal en relación con su alta inversión reproductiva (Cabezas Cartes et al., 2017), lo que puede ayudar en la supervivencia de las crías.

En el caso de las especies patagónicas, se ha observado que luego de una erupción volcánica seguida de una gran lluvia de cenizas en 2011 (Volcán Puyehue-Cordón Caulle), el porcentaje de hembras reproductivas y la calidad de los recién nacidos fue baja (el 88% de las hembras no se reprodujo ese año) y se observó que las cenizas de alguna manera dificultaban el desempeño locomotor (Cabezas Cartes et al., 2014). Sin embargo, al año siguiente de la erupción los valores se recuperaron y superaron las medias previas al evento eruptivo (Boretto et al., 2014c), lo que permite ver que, si bien las especies son sensibles, tienen una capacidad de recuperación importante en virtud de catástrofes naturales (Boretto et al., 2014c). Los efectos de la erupción de 2011 tuvieron diferentes efectos en diferentes especies de *Phymaturus* de la región, con consecuencias menos nocivas que las observadas en especies no nativas (Ibargüengoytía et al., 2016).

La dieta de estas especies incluye mucha materia vegetal (más de 90%, Espinoza et al., 2004; O’Grady et al., 2005), por lo que son consideradas técnicamente como herbívoras y son potencialmente buenos dispersores de plantas (Celedón-Neghme et al., 2008), aunque no son muy competitivas por el recurso trófico cuando habitan en simpatria (Corbalán y Debandi, 2014). Estudios recientes mencionan dentro de esta alimentación herbívora una composición importante en estructuras vegetales, tanto reproductivas y vegetativas (Castro et al., 2013; Córdoba et al., 2015). No obstante, se encontró en una especie de *Phymaturus* un porcentaje de materia animal, por lo que algunos autores sugieren que puede haber omnivoría (Ibargüengoytía et al., 2008).

En cuanto a su biología térmica, los valores de temperatura corporales varían poco (Cruz et al., 2009); sin embargo, no se establece un patrón claro entre las temperaturas de actividad observadas y la distribución en sentido latitudinal (Ibargüengoytía et al., 2008). Se observó que cuando dos especies (*Phymaturus roigorum* y *P. payunia*) comparten el ambiente térmico, la especie más pequeña queda restringida a usar determinados parches térmicos u horarios de altas temperaturas y la de mayor tamaño podía estar asoleándose por períodos más largos (probablemente como consecuencia de la inercia térmica) y por ello puede mantenerse activa aún en días nublados (Corbalán y Debandi, 2013). Además, la especie de mayor tamaño mostró ser menos selectiva del tipo de rocas utilizadas (Corbalán y Debandi, 2013; Corbalán et al., 2013).

En el caso de especies de *Phymaturus* sintópicas con especies de *Liolaemus*, se han observado diferencias en algunas variables térmicas (Cruz et al., 2009) entre las especies de ambos géneros, particularmente a nivel de su capacidad termorregulatoria, la cual se considera moderada o baja en el caso de *Phymaturus* (Ibargüengoytía et al., 2008; Gómez Alés et al., 2017).

Se ha observado que la superposición de nicho climático no es equivalente entre especies correspondientes a cada uno de los dos grupos en que se compone el género (*P. palluma* y *P. patagonicus*); no se puede rechazar taxativamente la hipótesis de similitud (o divergencia), dada la disponibilidad de hábitats (Debandi et al., 2012), como tampoco se puede establecer un área ancestral única (Díaz Gómez 2009).

Las especies de estos dos grupos (*P. palluma* y *P. patagonicus*) presentan una relación entre el dimorfismo sexual (Boretto y Ibargüengoytía., 2009; Valdecantos et al., datos no publicados) y la diversificación corporal (Reaney et al., 2018). Se observa que cada grupo tiene un tamaño corporal determinado (dentro de un margen o régimen acotado), lo que puede ser consecuencia de selección estabilizadora (Reaney et al., 2018). Además, las tendencias en cuanto a dimorfismo sexual en tamaño son diferentes según el grupo filogenético (Boretto y Ibargüengoytía., 2009; Valdecantos et al., datos no publicados); por ejemplo, en las especies del grupo *palluma* los machos son más grandes que las hembras y en el grupo *patagonicus* es al revés. Esta forma de diversificación contrasta con la que pueden tener las especies de *Liolaemus*, probablemente por lo conservativas que son las especies de *Phymaturus* en cuanto a la dieta, modo reproductivo y uso del ambiente. En cambio, los *Liolaemus* son más diversos en cuanto a esos mismos parámetros, y probablemente están expuestos a una batería de fuerzas selectivas más diversa que los conservativos *Phymaturus* (Cruz et al., 2009; Reaney et al., 2018).

TROPIDURIDAE

Tropidurus: El género está representado en la Argentina por cinco especies: *T. catalanensis*, *T. etheridgei*, *T. torquatus*, *T. melanopleurus* y *T. spinulosus*. Son lagartijas robustas de cabeza grande; las últimas dos especies presentan una cresta dorsal más evidente en machos, grupos de escamas erizadas a los lados de cabeza y parte del cuello. Las especies de *Tropidurus* presentan la escama interparietal mucho más grande que las que la rodean y una cola casi espinosa. *Tropidurus etheridgei*, *T. catalanensis* y *T. torquatus* tienen una coloración dorsal marrón parduzco con manchas transversales oscuras y escamas blancas con distribución irregular; *T. spinulosus* es gris verdoso, a veces (en época reproductiva) con mayor tonalidad de verdes y azules; *T. melanopleurus* presenta tal dicromatismo sexual que machos y hembras fueron confundidos como especies diferentes.

Estas lagartijas tienen patrones de comportamiento muy marcados, realizando movimientos rituales de cabeza (*head bobbing*) muy característicos y estereotipados. Se conoce con cierto detalle la dieta; son mayormente insectívoros, aunque incluyen materia vegetal y pueden ser dispersores de plantas también. Además, hay cambios ontogenéticos y entre sexos en la composición de la dieta en algunos casos (Pérez-Mellado y de la Riva, 1993; Cruz, 1998; Cruz et al., 1998b; Fialho et al., 2000; de Carvalho et al., 2007).

Son especies ovíparas y se observan variaciones a nivel latitudinal en el tamaño de la puesta en las especies estudiadas en Argentina, como también en el número de puestas por ciclo y tamaño de puesta relativo en tres de las especies *T. etheridgei*, *T. torquatus* y *T. spinulosus* (Vitt, 1991, Martori y Aun, 1994b; Cruz, 1997, 1998; Cruz et al., 1998a, b; Ortiz et al., 2014). También se observa asincronía entre los ciclos reproductivos de machos y hembras. En el caso de *T. torquatus* en Corrientes, el tamaño de puesta relativo es el mayor en el género (Ortiz et al., 2014). Se observa dimorfismo sexual siendo de mayor tamaño los machos y en algunos casos más coloridos (Pérez-Mellado y De la Riva, 1993; Cruz, et al., 1998). Algunas especies de *Tropidurus* muestran morfologías bastante extremas, como el caso de *T. semitaeniatus* que se especializa en

grietas estrechas en los lugares que habita, esta morfología limita aspectos de la dieta (tipos de presa) y aspectos de la reproducción (Vitt y Congdon, 1978; Pelegrin et al., 2017).

Recientemente se observó en *T. spinulosus* que las hembras ovígeras presentan mayores temperaturas y con menos variabilidad (menor coeficiente de variación) que las hembras no reproductivas y los machos, sugiriendo que el estado reproductivo influye sobre la selección de parches térmicos en laboratorio (López Juri et al., 2018). Por otra parte, se observó que las especies de *Tropidurus* presentan diferentes comportamientos termorregulatorios, siendo algunas termorreguladoras y otras termoconformadoras (las primeras tienen temperaturas corporales independientes de la temperatura del ambiente circundante y las segundas dependen de éste), donde las especies de baja altitud en ambientes tropicales o subtropicales, tienden a ser termoconformadoras (Cruz, 1998; Cruz et al., 1998b; Piantoni et al., 2016).

Stenocercus: Dentro de este género están los anteriormente conocidos como *Proctotretus*, *Ophryoessoides* y *Stenocercus*. *Stenocercus doellojuradoi* habita principalmente en bosques nativos por lo que la pauperización de esos bosques conlleva a una baja en sus poblaciones (Leynaud y Bucher, 2005). Sin embargo, en el Chaco serrano esta especie es medianamente abundante, ya que junto a *Teius teyou* constituyen más del 60% de las capturas, estando activos de septiembre a marzo (Pelegrin y Bucher, 2015).

PHYLLODACTYLIDAE

Homonota: Comprende especies de mediano a pequeño tamaño, sin párpado visible (en realidad los párpados están fusionados y son transparentes), y con pupila vertical. Por su aspecto y debido a falsas creencias son perseguidas o temidas. A su vez, varias especies suelen estar relacionadas a asentamientos y viviendas humanas. Son hábiles trepadores, pudiéndose observar en las paredes de las viviendas y sobre troncos. Tienen un tamaño de puesta fijo, que es de un huevo (Cruz, 1994a; Aun y Martori, 1994a; Gómez y Acosta, 1998; Marori et al., 2002; Ibargüengoytía y Cassalins, 2007; Blanco et al., 2009; 2015; Nieva et al., 2013). No obstante, hay variación en la frecuencia reproductiva por ciclo, variando de menos de una puesta por año a tres (Ibargüengoytía y Cassalins, 2007; Nieva et al., 2013, respectivamente). En algunas especies los ciclos reproductivos en los machos son continuos (siendo las hembras marcadamente estacionales) y en otras hay una tendencia a sincronizar ciclos con las hembras. Son insectívoros, aunque en algún caso los machos pueden tener materia vegetal en sus estómagos (Blanco et al., 2009). Se observó una relación entre el uso de refugios y la exposición de los mismos al sol, mostrando que si bien evitan sobrecalentamiento en La Rioja (Cruz et al., 2004), en localidades del sur argentino buscan las laderas con exposición al sol en horarios de la tarde (ladera Oeste, Aguilar y Cruz, 2010). La temperatura corporal en cautividad y la temperatura óptima de desplazamiento son relativamente bajas; en el caso de la temperatura óptima en *H. darwinii* es menor a 25 °C (Ibargüengoytía et al., 2007). Las temperaturas críticas y el rango de tolerancia en cuatro poblaciones de *H. darwinii* a lo largo de su distribución geográfica (de Neuquén a Santa Cruz) son variables, pero no correlacionada a la latitud (es decir que la latitud no es una buena predictora de la temperatura operativa; Weeks y Espinoza, 2013). A su vez, la tolerancia térmica está relacionada a la variabilidad térmica del ambiente. La temperatura crítica mínima en varias de las localidades muestreadas estuvo por debajo de cero °C, por lo que se supone que poseen algún mecanismo fisiológico o característica en sus fluidos corporales para evitar el congelamiento (Weeks y Espinoza, 2013).

Phyllopezus: En la Argentina representada únicamente por *P. pollicaris*. Es una lagartija mediana, de cuerpo deprimido. Ojos sin párpados visibles, dedos bien dilatados en la región distal. Coloración grisácea, que puede virar, con bandas oscuras. Con tubérculos distribuidos unifor-

memente en todo el dorso. De hábitos nocturnos y arborícolas, pudiendo ser estas las causas del desconocimiento de esta especie en el país.

Tarentola: Es un género africano que recientemente ha ingresado a nuestro país a través de los puertos internacionales. Ha sido propuesta como especie para controlar vectores de enfermedades endémicas de Sudamérica (Castello y Gil Rivas, 1980).

GEKKONIDAE

Hemidactylus: Los representantes de este género corresponden a introducciones involuntarias relativamente recientes en el país a través de ciudades portuarias o mediante transporte aéreo o terrestre. *Hemidactylus mabouya* está ampliamente distribuida en Sudamérica y año tras año va colonizando nuevas localidades; está muy asociada a asentamientos humanos.

SCINCIDAE

Aspronema y Notomabuya: Comprende a dos especies en Argentina, *Aspronema dorsivittata* y *Notomabuya frenata*. La coloración dorsal es castaña oscura, con escamas cicloides que le brindan aspecto brillante. Extremidades cortas y el tamaño es mediano. Poco se conoce de su biología en el país, son vivíparas e insectívoras. Sus escamas son muy particulares y le confieren cierta rigidez a la piel de estas lagartijas. En el chaco occidental se encuentran generalmente en relación con los árboles, troncos caídos y plantas de *Opuntia*. Son muy ágiles y trepan con rapidez. En otras regiones están asociadas a pastizales y bosques, muy estudiadas en Brasil (Vrcibradic y Rocha, 1996).

TEIIDAE

Dentro de este grupo se están describiendo nuevas especies continuamente, como también se está estudiando las relaciones filogenéticas (para más detalles ver Tucker et al., 2016; Arias et al., 2018) en la cual se reconocen ocho géneros. Se ha encontrado una fuerte relación entre el tamaño corporal de los machos y el dimorfismo sexual por tamaño en este grupo de lagartijas. Por ejemplo, a medida que el tamaño corporal de las especies aumenta, la diferencia entre el tamaño de los machos y las hembras se hace más marcada en función de un crecimiento alométrico; lo que se denomina la regla de Rensch (Frýdlová y Frynta, 2015). Hay una relación inversa entre el tamaño medio de cada especie y la prevalencia de la autotomía entre las especies de este clado, sugiriendo que esto podría deberse a que la cola de estas lagartijas juega un papel importante en la locomoción, el cortejo y la defensa (Casas et al., 2016). Por lo visto la morfología de estas lagartijas abre interrogantes para preguntas interesantes, poco exploradas en esta disciplina a nivel comparativo.

Ameiva: Comprende a una sola especie en el país que puede pertenecer a un complejo de especies aún no resuelto, conocidas bajo el nombre de *A. ameiva*. Son grandes, superando los 250 mm de largo rostro-cloaca. Coloración dorsal verde en la mitad anterior y castaño o verde en la posterior. Presenta cinco dedos en las patas posteriores y más de una hilera de manchas claras en forma de ocelo en el lado del cuerpo a manera de damero. Los machos son mayores y más coloridos. Es una especie poco común en el chaco occidental y más abundante en el oriental. En una población de Brasil, cercana a Río de Janeiro, se observa que los machos son más largos, más pesados y poseen cabezas más robustas que las hembras (Rocha, 2008). Son insectívoros, aunque también comen vegetales. Son ovíparos. Su periodo de actividad en el chaco occidental está restringido a la época de lluvias. El ciclo reproductivo es continuo a pesar de la marcada estacionalidad climática (Rocha, 2008). Estas lagartijas de mediano a gran tamaño se ven beneficia-

das por los extensivos desmontes y los claros y aumentos en la temperatura del suelo en zonas de Brasil; además se considera que, en parte, su distribución actual obedece a las redes viales (Sartorius et al., 1999). En el chaco occidental se las ve, paradójicamente, en manchones de alta densidad arbustiva y generalmente debajo de arbustos (Pelegrin et al., 2009), aunque con mayor densidad en ambientes degradados (Pelegrin et al., 2009).

Teius: En nuestro país se conocen tres especies, *T. teyou*, *T. oculatus* y *T. suquiensis*. Son lagartijas de mediano a gran tamaño. Tienen cuatro dedos en la pata trasera. Coloración variada con un fondo que varía desde el verde brillante a verde pálido o castaño; hay una serie de manchas irregulares negras a los flancos y unas bandas blancas seguidas por una serie de manchas del mismo color; la parte inferior de los flancos es azulada. Ventralmente las hembras y juveniles son blanquecino-azulado y en los machos el vientre es azul (fundamentalmente en *Teius teyou*). *T. suquiensis* es partenogenético (Avila y Martori, 1991). *Teius teyou* es una especie muy común en el chaco y relativamente común en el Monte. Su actividad es estacional y está relacionada con los ciclos de lluvias (Fitzgerald et al., 1999). Son animales muy veloces que pueden erguirse y correr sobre sus patas traseras para lograr más velocidad. La dieta es variada, pudiendo consumir insectos (siendo las termitas muy importantes en la dieta), arácnidos, miriápodos, gasterópodos y vegetales. El ciclo reproductivo en el chaco occidental es fuertemente estacional, con una puesta por ciclo y el tamaño de la misma varía entre tres y siete huevos (Cruz et al., 1999). La biología de *T. oculatus* es bastante conocida (Martori y Acosta, 1990; Acosta y Martori, 1990; Acosta et al., 1991) y se conoce la dieta de *T. suquiensis* (Ávila et al., 1992). A su vez, la biología de *T. oculatus* en Brasil es muy similar a lo que se observa en Argentina, con reproducción estacional y dieta oportunista mayormente insectívora (Cappellari et al., 2007; 2011). *T. teyou* es un genuino dispersor de semillas del mistol (*Zyziphus mistol*), un árbol típico del chaco seco (Varela y Bucher., 2002). La distribución de *T. teyou* y *T. oculatus* parece estar determinada por el clima y la estacionalidad (Cicciali et al., 2016).

Ameivula, Aurivela y Contomastix: Las especies de estos géneros estaban hasta hace muy poco incluídas en el género *Cnemidophorus* (Ávila et al., 2013). Hoy la identidad de ese género ha cambiado, por lo que las seis especies argentinas se encuentran en los géneros *Ameivula*, *Aurivela* y *Contomastix* (Tucker et al., 2016). Todas estas especies son formas de mediano tamaño (aproximadamente 60-70 mm largo rostro-cloaca). La coloración de fondo es predominantemente verde en cuatro de las especies y negro con tonos rosáceos en los dos restantes (*Aurivela longicauda* y *A. tergolaevigata*). Tienen cinco dedos en las patas traseras por lo que se diferencian de *Teius* y la lengua carece de vaina basal a diferencia de *Ameiva*.

Se conocen aspectos de la reproducción en *Ameivula abalosi* (antes conocida como *C. ocellifer*) del chaco salteño (Salta, Argentina); con tamaños de puesta de aproximadamente dos huevos por vez; es probable que realicen más de una puesta por año en el chaco, pero su reproducción está restringida a los meses comprendidos entre septiembre y febrero, en tanto que presentan reproducción continua en las caatingas (Vitt, 1983, Cruz, 1996). Se alimentan principalmente de insectos y arácnidos. Además, esta especie parece ser sensible a la degradación del ambiente (Pelegrin et al., 2009). En *Aurivela tergolaevigata* se observó que a mayor temperatura se corresponde mayor actividad en el Monte de La Rioja (Bever y Ávila, 2001).

Salvator: Comprende a los lagartos de mayor tamaño en el país, llegando a medir 1.3 m con cola. Son explotados en Argentina y Paraguay por el valor de sus cueros; anualmente Argentina exportaba 1.9 millones de cueros y Paraguay 350 mil (Fitzgerald et al., 1994). Se realizaron programas de monitoreo con la finalidad de lograr el manejo de las especies de Argentina que aún continúan. En Paraguay se comenzó hace más de una década un programa similar del cual se espera obtener datos demográficos a partir de cueros en barracas locales (los cueros pueden ser

identificados a nivel de especie, medidos y sexados, por lo que así se puede conocer si se están cosechando hembras menores al tamaño de madurez y diagramar vedas de ser necesario) y la colaboración indirecta de cazadores de áreas rurales, esto último para estimar el esfuerzo de caza. En Argentina se conocen dos especies: *S. merianae*, que es de color negro y blanco (o crema) y habita el centro-noreste del país (aunque llega al centro de la provincia de Buenos Aires), y *S. rufescens*, que es rojiza con blanco (o crema), se encuentra en zonas áridas y semiáridas del centro-noroeste, llegando a las zonas costeras de Río Negro (Scolaro, 2005).

La reproducción en estas especies es marcadamente estacional. Los primeros en emerger del letargo invernal son los machos de gran tamaño que salen en busca de hembras para la reproducción (Fitzgerald et al., 1991). La gran actividad que despliegan en este período los hace más vulnerables a la caza por parte de los lugareños, por lo que debe tenerse en cuenta la época y certificar que los individuos hayan alcanzado su madurez sexual para la implementación de normas de manejo en estas especies (Naretto et al., 2015). Recientemente se han estudiado el dimorfismo sexual a nivel externo y variables vinculadas a los espermatozoides como barreras pre y postcopulatorias de importancia evolutiva en estas especies (Blengini et al., 2014, 2016, 2017; Naretto et al., 2014, 2016; Cardozo et al., 2015), y observaron un trade-off entre las características pre y post copulatorias en estos lagartos (Blengini et al., 2016). En el caso de *S. rufescens* del chaco occidental, las hembras alcanzan su madurez a los 320 mm y son reproductivas a los 350 mm (Fitzgerald et al., 1993, 1994); en el Oeste de Córdoba *S. merianae* tiene valores similares en el tamaño de primera madurez, pero en promedio las hembras reproductivas son de mayor tamaño, llegando a 38.6 mm (Naretto et al., 2016).

Salvator rufescens tiene una dieta omnívora-generalista, pudiendo ingerir vertebrados, artrópodos, gasterópodos, frutos y carroña; siendo incluso caníbal en algunas oportunidades (Williams et al., 1993). *S. merianae* también es omnívoro, aunque esta especie puede consumir peces y mayor proporción de gasterópodos que en *S. rufescens* (Fitzgerald et al., 1991). Por otra parte, se observaron diferencias en la dieta de ambas especies a nivel de diversidad trófica y una influencia notoria por parte del sexo y el grado de madurez de los individuos (López Juri et al., 2015). La actividad general es altamente estacional, restringiéndose a la época lluviosa en estos termorreguladores eficientes (Ceccheto y Naretto, 2015).

***Kentropyx*:** Este género presenta dos especies en el país, una en el chaco occidental y la otra en el oriental. La biología es poco conocida. Se diferencia de otros teídos por las escamas carenadas en la región ventral; su coloración dorsal es principalmente verde. Se observa dimorfismo sexual en *K. viridistriga*, en la que los machos presentan cabezas relativamente más grandes y las hembras una mayor distancia entre extremidades anteriores y posteriores (Ortiz et al., 2016). En el noroeste su distribución parece estar restringida a cursos de agua. Son ovíparos y realizan puestas comunales (Tulli y Scrocchi, 2005). En el noreste se observó que las hembras de *K. viridistriga* son estacionales en su ciclo reproductivo y los machos presentan un ciclo continuo. Además, puede haber más de una puesta por ciclo (Ortiz et al., 2016).

GYMNOPHTHALMIDAE

***Proctoporus*:** Lagartijas de pequeño tamaño, esbeltos. En Argentina se encuentra *Proctoporus xestus* en ambientes de yungas. Se conocen algunos datos de su comportamiento y rasgos de la dieta. Se desconoce su ciclo reproductivo para las especies del país; no obstante, se sabe que realizan puestas comunales (40 a 60 huevos; cada hembra pone uno o dos huevos), probablemente con una subespecie de *Cercosaura simpátrida*.

***Cercosaura*:** Se conocen cuatro especies en el país de *C. schreibersii*, presentan una coloración dorsal habano. Las especies se distinguen por la coloración y escamación cefálicas. Son abun-

dantes en San Miguel de Tucumán; sin embargo, se desconoce su biología en detalle. Son insectívoros, ovíparos y pueden tener hábitos semiacuáticos (Cacciali y Bauer, 2011).

Vanzosaura: En Argentina una sola especie: *V. rubricauda*. Saurio de pequeño tamaño con rasgos en el esqueleto que denotan miniaturización (Guerra y Montero., 2008). Con párpados no visibles, cuerpo cilíndrico y cuatro dedos en las extremidades anteriores. Coloración dorsal, fondo castaño oscuro con una serie de 10 líneas longitudinales crema, cola rosada. Ventralmente blanquecina, en los machos se advierte una tonalidad rosada en la región gular. Esta especie presenta actividad a lo largo de todo el año en el Chaco, aunque ésta decae en la época seca (Fitzgerald et al., 1999). En la caatinga tiene actividad anual y reproducción continua, en tanto que en el chaco la reproducción es estacional (Vitt, 1982, Cruz, 1994b). En ambos casos el tamaño de puesta es fijo y de dos huevos, pudiéndose realizar más de una puesta por año. En el chaco se encuentran entre la hojarasca que cubre el suelo en las zonas de bosque y debajo de troncos caídos, en caatinga son activos en áreas abiertas.

DIPLOGLOSSIDAE

Ophiodes: Se conocen tres especies en Argentina, las que se distribuyen en el centro y norte del país. Se las conoce como víboras de cristal, aunque son saurios con reducción total de sus patas anteriores y con rudimentos de las posteriores. Se desplazan serpenteando en pastizales; suelen ser muy ágiles. Poco es lo que se conoce de su biología, son insectívoros y vivíparos. El ciclo reproductivo de *Ophiodes intermedius* presenta ovulación y cópula en verano, con nacimientos (4 a 9 crías) en marzo (Ortiz et al., 2017). Las hembras tienen un ciclo anual extendido y los machos muestran un ciclo continuo (Ortiz et al., 2017). Esta especie difiere de sus congéneres en el número de crías y la extensión del ciclo reproductivo.

Serpentes

DIAGNOSIS

- Cuerpo alargado con numerosas vértebras del cuerpo (entre 120 y hasta 400) (algunos lagartos serpentiformes pueden tener hasta 200 vértebras totales, pero la mayoría son caudales).
- Cintura pectoral completamente ausente. Cintura pélvica y miembros posteriores reducidos (se pierden totalmente en Colubroidea).
- Con brillo (placa transparente que recubre el ojo, formado por la fusión, en estado embrionario, de los párpados inferior y superior) (carácter compartido con Xantusiidae, Pygopodidae, Gekkota, y algunos Lacertidae, Gymnophthalmidae y Scincidae). Sin osículos esclerales (carácter peculiar entre los Reptilia).
- Acomodación del ojo por movimiento (no deformación) del cristalino, que es esférico y pigmentado de amarillo; músculos ciliares ausentes. Córnea plana, con irrigación sanguínea (en lugar de convexa y sin vasos sanguíneos). Gotas de aceite de la retina sin pigmentos.
- Sin tímpano ni cámara del oído medio.
- Encéfalo encerrado por procesos descendentes del frontal y parietal.
- Pérdida de huesos del cráneo y el hioides. Carecen de yugal, cuadradoyugal, lacrimal, epipterigoides, escamosal y postfrontal.
- Mandíbulas articuladas libremente con respecto al cráneo. Sin sínfisis mediana.
- Pulmón izquierdo reducido (como *Gymnophiona* y la mayoría de los Squamata alargados, excepto *Amphisbaenia*). Hay un "pulmón traqueal".
- Vértebras procelas, con centros de articulación suplementaria (zigantros-zigosfenos).
- Sin autotomía caudal (con algunas pocas excepciones).
- Ambos arcos zigomáticos ausentes.

Los ofidios han llevado a cabo una gran radiación adaptativa, y ocupan la mayoría de los ambientes posibles, encontrándose formas arborícolas, cavadoras y acuáticas. Entre estas últimas existe un grupo (*Hydrophiinae*) que incluye los únicos reptiles vivientes que han abandonado completamente la tierra.

Actualmente, no hay dudas que Serpentes se ha originado a partir de algún grupo de Squamata; sin embargo, la mayor discusión es sobre qué grupo de lagartijas está más relacionado a Serpentes. Se lo ha vinculado con *Toxicofera* (*Iguania* + *Varanoidea*; Zheng y Wiens, 2016), *Anguimorpha* (Estes et al., 1988; Gauthier, 2012), *Varanoidea* (Greene, 1997; Rest et al., 2003), *Scincidae* (Conrad, 2008), *Amphisbaenia* (Douglas et al., 2006), y *Dibamidae* (Hallerman, 1998).

Hay dos puntos de vista predominantes sobre el escenario del origen de los ofidios. Uno postula un origen terrestre del grupo (“terrestristas”), más específicamente de algún grupo nocturno o cavador similares a *Scolecophidia*, que serían primitivos en Serpentes (Greene y Cundall, 2000; Rieppel et al., 2003; Vidal y Hedges, 2004; Martill et al., 2015). Otro punto de vista postula el origen marino del grupo (“marinistas”), relacionado con un grupo de saurios marinos fósiles, *Aigialosauridae* y *Mosasauridae* (que son varanoideos del Cretácico) (Lee y Caldwell, 2000; Lee et al., 1999; Caldwell y dal Sasso, 2004; Caprette et al., 2004; Lee, 2005).

**REDUCCIÓN DE MIEMBROS EN SERPENTES
LOS GENES HOX Y LA CRESTA APICAL**

La pérdida de los miembros anteriores y posteriores en los ofidios se llevó a cabo por medio de dos mecanismos distintos.

En el caso de los miembros y cinturas anteriores están totalmente ausentes en todas las Serpentes, inclusive en los fósiles, por lo que parece ser una desaparición súbita y no una reducción paulatina. En todos los *Gnathostomata*, los miembros anteriores se desarrollan en la región cervical, determinada por la expresión del gen *HoxB-5* y la inhibición del gen *HoxC-6*. En pitones se ha demostrado que luego de la cabeza se expresan de manera continua los genes *HoxB-5*, *HoxC-6* y *HoxC-8* que determinan la región torácica, es decir que no tienen región cervical diferenciada (Cohn y Tickle, 1999). Dado que la interfase entre la región cervical y del tronco no existe en serpientes, no se desarrollan ni la cintura pectoral ni las extremidades asociadas.

Distinto es el caso de las extremidades posteriores, ya que éstas están presentes en los grupos más primitivos de ofidios (*Scolecophidia*, *Boidae*, entre otros), con distinto grado de reducción. Los esbozos de los miembros posteriores de las pitones aparecen en el sitio donde termina la expresión del *HoxC-8*, como en todos los vertebrados. Sin embargo, estos esbozos no se desarrollan completamente porque en serpientes falta la cresta apical ectodérmica (AER en inglés; Petit et al., 2017) en los esbozos embrionarios de los miembros, que están regulados por otros genes, como Sonic hedgehog (*Shh*), Distal-less (*Dlx*), *Fgf2* y *Msx* (Cohn y Tickle, 1999). Específicamente se ha demostrado que la mutación en la secuencia reguladora del promotor del *Shh* (ZRS) provoca la reducción de las extremidades posteriores (Kvon et al., 2016). En realidad, el gen *Shh* se manifiesta en el comienzo del desarrollo, pero su expresión se interrumpe, dejando el esbozo sin desarrollar completamente; inclusive en el desarrollo temprano de las pitones se han detectado todos los esbozos cartilagosos necesarios para el desarrollo de un miembro posterior completo (fémur, tibia, fibula y autopodio), que posteriormente degeneran (Leal y Cohn, 2016). Esto explicaría la paradoja de que algunas serpientes fósiles (como *Haasiophis* y *Pachyrhachis*), relacionadas a ancestros ápodos, “readquirieron” los miembros posteriores: las estructuras nunca se perdieron, solo se inhibieron su desarrollo, por lo que la supresión de la inhibición posibilitaría la “reaparición” de las patas perdidas (Leal y Cohn, 2016). Las serpientes más avanzadas (Colubroides) no tienen expresión del promotor ZRS, por lo que no tienen ni siquiera esbozos de los miembros posteriores (Petit et al., 2017).

EL ORIGEN DE SERPENTES Y LAS COLECCIONES PRIVADAS

Se ha descrito un fósil del Cretácico inferior, *Tetrapodophis amplexus* (Martill et al., 2015), que tiene cuatro miembros, aunque reducidos. La identidad de este fósil ha despertado debates. Algunos señalan que tiene características que indican su afinidad a las serpientes actuales, como un gran número de vértebras, escamas ventrales agrandadas, dientes recurvados y hábitos probablemente fosoriales, reclamándola como un fósil transicional (Martill et al., 2015). Sin embargo, otros (Lee et al., 2016) consideran que tiene adaptaciones para la vida acuática, quizás marina, y que no estaría relacionado con Serpentes sino a Dolichosauridae, que son Squamata fósiles de vida marina cercanos a Mosasauridae. Este debate se encuadra en la discusión entre los “terrestres” y los “marinistas” en relación al origen de las serpientes.

Este fósil estaba en exhibición en una muestra de un museo de Alemania (Bürgermeister-Müller-Museum), perteneciente a una colección privada. Luego de que Lee et al. fotografaran en detalle al fósil en este museo para desafiar la descripción original, éste fue retirado por el dueño, y su paradero actual es desconocido. Por lo tanto, nuevas observaciones sobre el mismo (que podrían zanjar el debate sobre su identidad filogenética) son imposibles de realizar hasta que el fósil vuelva a hacerse disponible o aparezcan nuevos ejemplares de la especie.

Pero el problema se complica: las características del sedimento indican que el fósil proviene de la formación Crato, en Ceará, Brasil; además, se puede inferir que provienen de una cantera explotada posteriormente a 1960. Desde 1942 la exportación de fósiles de Brasil está prohibida, por lo que, si el fósil fue llevado a Europa posteriormente a esa fecha, es un claro caso de contrabando ilegal y debería retornar a Brasil. Legislaciones similares a las de Brasil existen en otros países, como Argentina, Mongolia, China y Marruecos. El debate continúa sobre las responsabilidades que le caben a los museos y a los científicos sobre la legalidad de los materiales en estudio, con opiniones encontradas (publicadas en revistas de alto impacto como Science o Nature entre otras).

Este problema pone a la luz la cuestión de las colecciones privadas, tanto biológicas como arqueológicas. Como tales, los especímenes están disponibles para el escrutinio de los científicos solo cuando el dueño lo permite. La libre accesibilidad de los especímenes es una condición indispensable para la ciencia porque permite la verificación y la repetibilidad de los resultados de otros autores, permitiendo corroborar o falsear hipótesis. La única manera de garantizar la libre y permanente accesibilidad es depositar los ejemplares de estudio (o sus *vouchers*) en colecciones de acceso público. Por lo tanto, las colecciones privadas de materiales científicos deben ser desalentadas. Muchas revistas científicas exigen que los objetos de estudio de los trabajos que publican estén en colecciones públicas, o en repositorios de acceso público (como GeneBank, para secuencias genéticas, o Morphosource, para imágenes tridimensionales de CT-scans, etc.).

Sin embargo, hay voces en contrario que argumentan que muchas colecciones públicas no tienen el mantenimiento necesario ni la capacidad de conservar los especímenes por largo tiempo, mientras que muchas colecciones privadas están mejor mantenidas. Por otra parte, las instituciones públicas muchas veces carecen de los fondos necesarios para adquirir material valioso, que necesariamente pasan a manos privadas.

Lo importante, en realidad, es que el material científico esté bien preservado y disponible libremente para el estudio de los científicos.

Los mejores fósiles de serpientes basales muestran la retención de miembros posteriores. Proviene de depósitos de Argentina: *Dinilysia patagonica* (Smith Woodward, 1901) y *Najash rionegrina* (Apesteguía y Zaher, 2006) y de Medio Oriente. Estos últimos han generado un fuerte debate, ya que provienen de sedimentos marinos y también tienen restos de miembros (*Pachyrhachis*, *Haasiophis*, *Eupodophis*). Algunos postulan que estos fósiles son basales respecto al resto de las serpientes (Caldwell y Lee, 1997; Scanlon y Lee, 2000), lo que apoyaría el origen marino del grupo, mientras que otros proponen que son mucho más derivados, y las serpientes estarían entonces incluidas dentro de grupos de lagartos terrestres con reducción de miembros (Zaher, 1998; Coates y Ruta, 2000; Tchernov et al., 2000; Greene y Cundall, 2000; Zaher y Rieppel 2002; Rieppel et al., 2003; Apesteguía y Zaher, 2006). Sin embargo, el reciente reconocimiento de restos de serpientes aún más antiguas, como *Eophis*, *Portugalophis* y *Diablophis*, del Jurásico de Inglaterra, Portugal y Norteamérica (Caldwell et al., 2016), procedentes de tres ambientes diferentes, sugieren un origen aun mas viejo y en un ambiente aun desconocido.

La presencia de miembros posteriores en las serpientes basales es tomada como un relictos, pero no se descarta que pudieran haberlos adquirido secundariamente, algo que es plausible si los genes reguladores del desarrollo de las extremidades se hubiesen desactivado y activado alternativamente (Cohn y Tickle, 1999); otro evento de readquisición de caracteres complejos ha sido demostrado con los dedos de las lagartijas del género *Bachia* (Kohlsdorf y Wagner, 2006), y posiblemente en la readquisición de miembros anteriores en *Bipes*.

Serpentes comprende a dos grandes grupos, Scolecophidia y Alethinophidia (Figura 205); la monofilia de estos grupos nunca estuvo en duda, y es apoyada por caracteres tanto moleculares como morfológicos (Slowinski y Lawson, 2002; Lee et al., 2007; Zaher et al., 2009).

SCOLECOPHIDIA

Cráneo acinético con los elementos sólidamente unidos entre sí. Boca relativamente pequeña, vértice del ángulo de apertura bucal por delante de la región occipital. Con dientes reducidos en número y a veces faltante en varios huesos (Figura 207). Cuadrado largo inclinado hacia adelante. Con hueso coronoides presente en la mandíbula. Ojos vestigiales, cubiertos por un escudo cefálico irregular no homólogo al brillo; retina compuesta sólo por bastones. Supratemporal vestigial o ausente. Con numerosos órganos táctiles en las escamas, sobre todo de la cabeza, que pueden llegar a verse a simple vista como poros más claros. Sin gastrostegos; las escamas ventrales son similares a las dorsales y lisas de aspecto cicloide. Cintura pélvica con distintos grados de reducción o ausente. Miembros vestigiales, cuando los hay no son visibles externamente.

Aunque casi no existen dudas sobre la monofilia de Scolecophidia, las relaciones entre los grupos que lo componen son controvertidas (Figura 205). Typhlopidae tiene la distribución más amplia, siendo casi cosmopolita; Leptotyphlopidae tiene una distribución más restringida (en Asia, África y América del Sur) y Anomalepididae la distribución más restringida de todas (exclusivamente neotropicales); Gerrhopilidae (Sudeste asiático) y Xenotyphlopidae (Madagascar) fueron hasta hace poco tiempo considerados como Typhlopidae.

Scolecophidia es considerado como serpientes subterráneas, aunque es muy posible que no tenga la capacidad de generar sus propios túneles, sino que se aprovechen del sistema radicular de las plantas, los espacios en suelos poco compactos y las cuevas de otros animales (Kley, 2003); también son frecuentes entre la hojarasca y en troncos sobre el suelo. Su cráneo es muy compacto y sólido, particularmente en comparación con otras serpientes. Se alimentan de huevos, pupas y larvas de hormigas y de termitas.

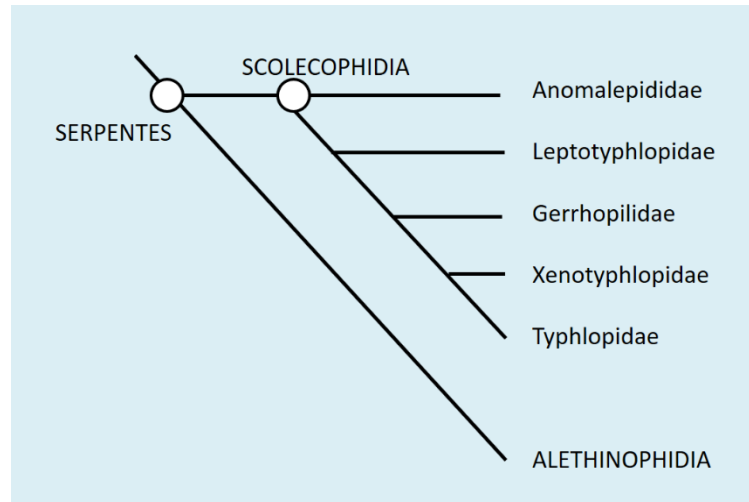


Figura 205: Filogenia de Scolecophidia (basada en Zheng y Wiens, 2016; Figueroa et al., 2016). La posición de Anomalepididae es incierta.

TYPHLOPIDAE.— Con un único diente en la parte anterior de la mandíbula superior; sin dientes en la mandíbula inferior (a veces un diente en el extremo de ambas mandíbulas). Hioides en forma de Y. En general son mucho más robustas que las otras Scolecophidia. Cosmopolitas excepto América del Norte (Figura 206); la mayor diversidad del grupo está en el Viejo Mundo. En el centro y norte de Argentina *Amerotyphlops brongersmianus* (Giraudo, 2004; Scrocchi et al., 2006; Giraudo et al., 2012).

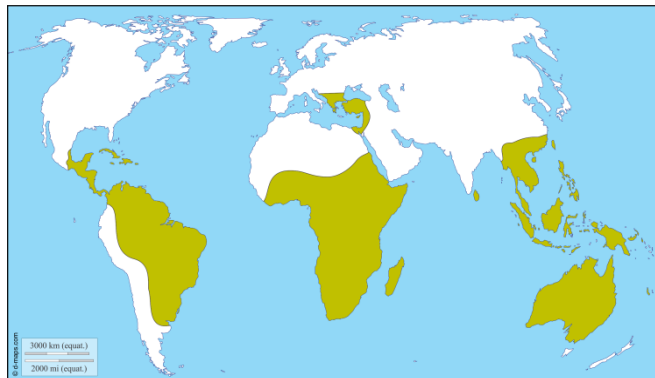


Figura 206: Distribución de Typhlopidae (Modificado de Pough et al., 2016).

LEPTOTYPHLOPIDAE.— Con dientes únicamente en la mandíbula inferior, dirigidos hacia adentro (Figura 207); maxila móvil respecto al cráneo. De muy pequeño tamaño, son particularmente delgadas respecto de su largo. Hioides en forma de Y. Con cintura pélvica relativamente completa y restos de miembros posteriores, que en algunos casos pueden observarse como una pequeña uña por fuera de la piel. Dos grupos, Leptotyphlopinae (de África y cercano y medio oriente en Asia) y Epictinae (en América) (Figura 208). En Argentina nueve especies de los géneros *Epictia*, *Siagonodon* y *Rena* (Scrocchi et al., 2000; Kretzschmar, 2006; Giraudo et al., 2012).



Figura 207: Cráneo *Leptotyphlops dulcis* (Leptotyphlopidae). Tomado de Digimorph (Dr. Nate Kley, The Deep Scaly Project, 2004)

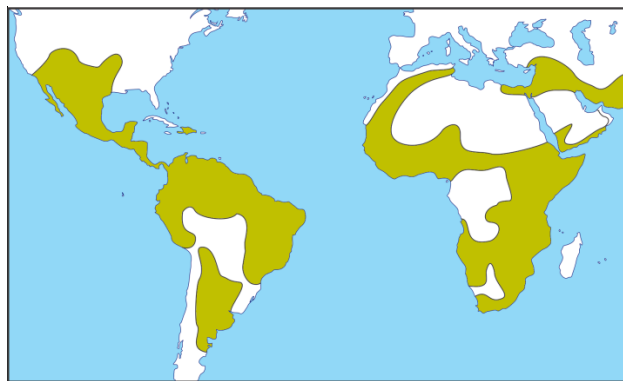


Figura 208: Distribución de Leptotyphlopidae (Modificado de Pough et al., 2016)..

ANOMALEPIDIDAE.— Con dientes en ambas mandíbulas; maxila móvil respecto al cráneo. Con hioides en forma de M. Con huesos peculiares en la órbita que contribuyen con la suspensión de la mandíbula superior (Kley, 2003). Sin vestigios de cintura pélvica (excepto algunas especies de *Liotyphlops*), ni de pulmón izquierdo; con pulmón traqueal. Con cuatro géneros. Exclusivamente neotropicales (Figura 209); en Argentina *Liotyphlops ternetzii* (Kretzschmar, 1998; Giraudo, 2004; Giraudo et al., 2012).



Figura 209: Distribución de Anomalepididae (Modificado de Pough et al., 2016)..

ALETHINOPHIDIA

Cráneo cinético. Boca proporcionalmente grande, vértice de la boca por detrás de la región occipital. Con dientes en maxilas, palatinos y pterigoides; acrodontes. Cuadrado corto vertical o

largo dirigido hacia atrás. Con brillo. Supratemporal bien desarrollado. Escudos ventrales mucho más grandes que las escamas dorsales (gastrostegos), pero no tan anchos como el cuerpo. En Colubroidea son del ancho del cuerpo. Las formas menos especializadas presentan dos pulmones igualmente desarrollados, vestigios de cintura pélvica y de miembros visibles exteriormente como espinas a los lados de la cloaca.

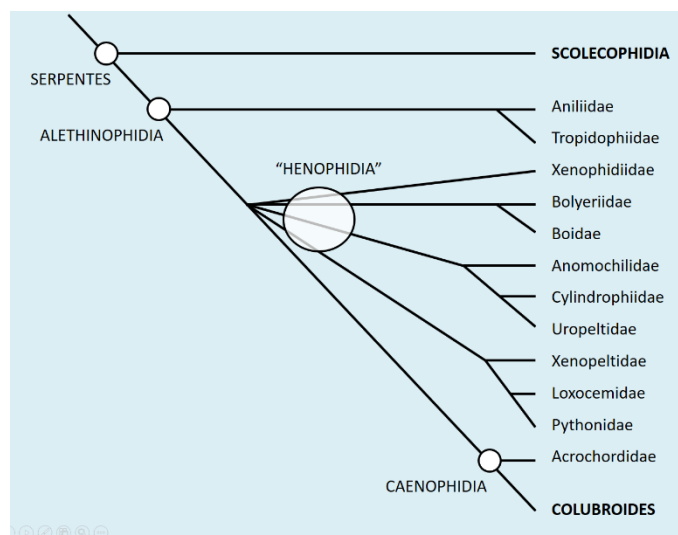


Figura 210: Filogenia de Alethinophidia.

Los **Aniliidae** y **Tropidophiidae** aparecen como monofiléticos en muchos análisis moleculares (Pyron et al., 2013; Figueroa et al., 2016; Zheng y Wiens, 2016), y se los denomina Amerophidia por su distribución americana (O’Shea, 2018); los dos grupos son muy poco diversos (Aniliidae con una sola especie y Tropidophiidae con dos géneros y 34 especies). El grupo hermano de Amerophidia es Afrophidia (Caenophidia + “Henophidia”) que, si bien tiene una distribución cosmopolita, se piensa que la radiación tuvo origen en África (O’Shea, 2018).

Dentro de Alethinophidia también se reconoce como grupo monofilético a Caenophidia, formado por Colubroidea y Acrochordidae (Slowinski y Lawson, 2002; Lawson et al., 2005; Vidal et al., 2007; Zaher et al., 2009).

Las relaciones filogenéticas del resto de los grupos son muy controvertidas (ver Streicher y Wiens, 2016), por lo que aquí las presentamos como indeterminadas (Figura 210); este grupo parafilético es denominado a veces como “Henophidia” (grupo parafilético) (e.g. Figueroa et al., 2016). En “Henophidia” hay varias familias muy particulares y de distribución restringida que solo vamos a mencionar aquí; varios de los grupos están limitados al viejo mundo, particularmente la región del sureste asiático: **Anomochilidae** es de Borneo; **Uropeltidae** es una radiación de serpientes cavadoras, del sur de la India; **Cylindrophiiidae** y **Acrochordidae**, se distribuyen desde India hasta el norte de Australia; la única especie de **Bolyeriidae** vive en islas cerca de Madagascar; **Xenopeltidae**, con una especie, **Xenophidiidae** y **Anomochilidae** son del sudeste asiático. Otros grupos relictuales son americanos: **Aniliidae**, con una sola especie, son de la región Amazónica; **Tropidophiidae**, con dos géneros, se distribuye en Antillas y norte de América del Sur y en Borneo; **Loxocemidae** es de América Central. **Pythonidae** y **Boidae** tienen una distribución más amplia, en África, Asia y Australia, y entre sus representantes están las serpientes más grandes.

BOIDAE.— Escamas de la cabeza pequeñas e irregulares, poco diferenciadas de las del tronco. Vestigios de miembros posteriores, en forma de uña, que se ven externamente anteriores a la abertura cloacal; en las hembras estos vestigios son más pequeños o casi invisibles externamente. Sin aparato de veneno (aglifas) y dentición homodonte (Figura 213); matan a sus presas por

constricción. Se alimentan principalmente de vertebrados homeotermos. Todos los Boidae (excepto tres especies) son vivíparos.

Existen formas terrestres (*Boa* = Ampalagua, *Epicrates*), acuáticas (*Eunectes* = Anaconda) y arborícolas (*Corallus*). La anaconda (*Eunectes murinus*) es una de las serpientes más grandes que se conocen, y llegan a medir más de 7 metros y pesar 100 kg de peso; por su tamaño pueden llegar a comer presas voluminosas, como yacarés, capibaras e inclusive tapires pequeños, pero no existen evidencias en la literatura científica de que hayan devorado personas.

Boidae (y Pythonidae) tienen órganos termorreceptores en las escamas labiales. Sin embargo, no todos los Boidae tienen estos órganos (por ejemplo, faltan en *Boa constrictor*, mientras que sí los tiene *Epicrates cenchria*); las fosetas termorreceptoras están ubicadas entre las escamas labiales en Boidae (mientras que en Pythonidae se encuentran en el centro de cada escama). Algunas especies de *Boa* y *Eunectes* tienen habilidades termorreceptoras aun sin tener fosetas (Barker y Barker, 2003).

Es muy interesante el hecho que pareciera haber habido una transferencia horizontal de genes desde Boidae hacia Ruminantia (un clado de Artiodactyla), posiblemente mediada por parásitos comunes a ambos grupos como las garrapatas (Kordis y Gubensek, 1999).

Boidae es de origen gondwánico (Noonan y Chippindale, 2006), actualmente son casi cosmopolita, estando en América, África, Asia central e islas del Pacífico sur (Figura 211). En general, los bóidos, por su tamaño y piel, están amenazados o en peligro de extinción (Giraudo et al., 2012). En Argentina se encuentran *Boa constrictor occidentalis* (ampalagua), *Epicrates alvarezii*, *E. crassus* (boa arco iris), y *Eunectes notaeus* (curiyú).

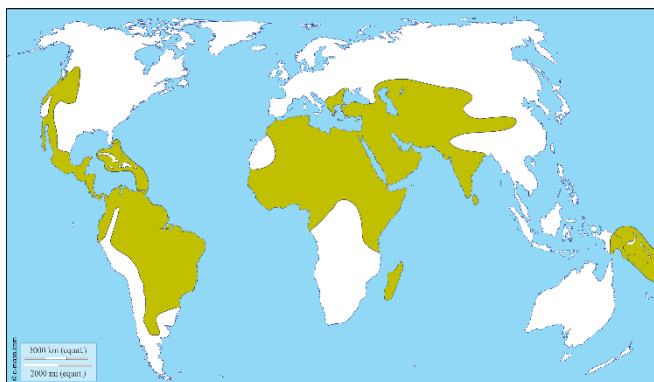


Figura 211: Distribución de Boidae.

COLUBROIDES

Sin hueso coronoides ni dientes premaxilares. Dientes en maxilares, palatinos, pterigoides y dentarios. Escamas ventrales casi siempre tan anchas como el cuerpo. Pulmón izquierdo reducido a menos de 1/10 del pulmón derecho y a menudo ausente. Sin miembros ni cintura pélvica. Con una sola carótida.

Es un grupo muy heterogéneo, cuyas relaciones filogenéticas están siendo dilucidadas en la actualidad. Se han encontrado muchos grupos monofiléticos, pero las categorías a las que se les asigna (familias, subfamilias, etc.) varían según los trabajos. Zaher et al. (2009) denominan a este grupo como "Colubroides", circunscribiendo el nombre de Colubroidea a un grupo de familias anteriormente incluidas en la heterogénea y parafilética familia "Colubridae" (Figura 212). El tradicional grupo "Colubridae" resultó ser polifilético, y actualmente está dividido en otros grupos con rango de familia como **Pareatidae** (Lawson et al., 2005), **Homalopsidae**, **Calamariidae**, **Pseudoxenodontidae**, **Natricidae** (Zaher et al., 2009), **Xenodermatidae**, **Lamprophiidae**, **Psammophiidae**, **Dipsadidae** (Grazziotin et al., 2012; Figueroa et al., 2016). Las relaciones de los grupos dentro de Colubroidea no están resueltas y son tema de intensos deba-

tes (Zaher et al., 2009; Vidal et al., 2009; Pyron et al., 2013; Zheng y Wiens, 2016; Figueroa et al., 2016).

Varios de los grupos actualmente reconocidos de Colubroides tienen distribución restringida y contienen pocas especies; por estas razones no van a ser desarrolladas aquí. Entre estos grupos encontramos a varios del sudeste de Asia: **Xenodermatidae**, **Pareidae** (también denominada Pareatidae; Savage, 2015), **Homalopsidae**, **Pseudoxenodontidae**, **Calamariidae**. Otras son principalmente africanas y del medio oriente: **Atractaspididae**, **Lamprophiidae**, **Psammophiidae**, **Natricicidae** (típicamente laurásica: Eurasia, América del Norte, norte de África, norte de Australia). El grupo Elapoidea sigue la sistemática de Kelly et al. (2009) y Grazziotin et al. (2012).

Otros grupos que tienen una distribución mucho más amplia: **Viperidae**, **Elapidae** y **Colubridae** (sensu stricto). También describiremos a **Dipsadidae**, que es un grupo exclusivo de América.

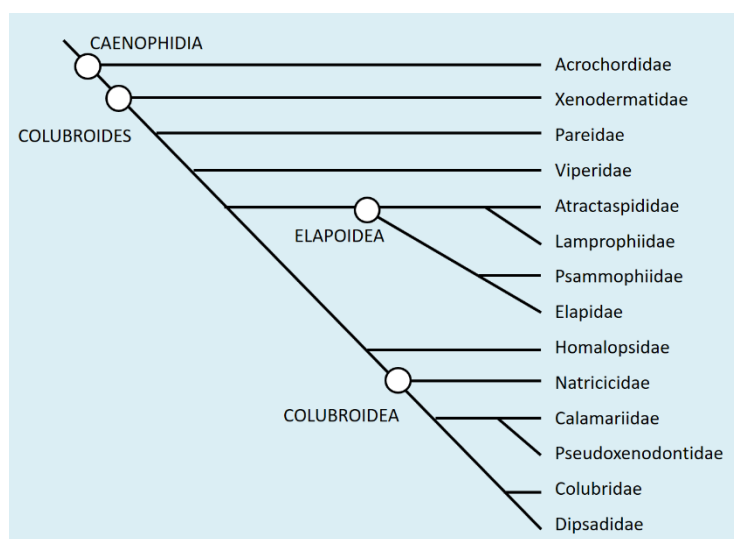


Figura 212: Filogenia de Colubroides (basada en Grazziotin et al., 2012).

La dentición de Colubroides es muy variada (Figura 213). Puede clasificarse según sea homodonta (todos los dientes iguales) o heterodonta (algún diente agrandado en forma de colmillo), o según carezca de aparato de veneno (aglifas) o lo tenga (glifodontas). Las serpientes aglifas, generalmente homodontas, también pueden ser heterodontas, como el caso de *Waglerophis merremii* que es opistodonta (presenta un diente posterior agrandado que utiliza para perforar los pulmones de los sapos y desinflarlos cuando se alimenta).

Las serpientes glifodontas pueden presentar aparatos de inyección de veneno de tres tipos diferentes: las **opistoglifas** tienen un colmillo acanalado en la parte posterior del maxilar (como por ejemplo el género *Philodryas*); las **proteroglifas** tienen un colmillo acanalado (aunque el canal puede estar cerrado por tejido ligamentoso), ubicado en la parte anterior del maxilar y que permanece erecto continuamente (aparato típico de Elapidae); las **solenoglifas** tienen un colmillo con un conducto cerrado para la inoculación del veneno y tienen un sistema complejo para girar el maxilar plegando el colmillo hacia atrás (aparato típico de Viperidae). El maxilar de Viperidae es muy corto y hay evidencias embriológicas que indican que es homólogo a la parte posterior del maxilar de "Colubridae"; por lo tanto, aunque tienen el colmillo ubicado en la parte anterior de la boca, parece ser homólogo al colmillo posterior de las opistoglifas y no al anterior de las proteroglifas. Las glándulas de veneno de Elapidae y Viperidae son modificaciones de las glándulas de Duvernoy y no de glándulas salivales. Las glándulas de Duvernoy se diferencian de las salivales tanto por sus características histológicas como por su origen embriológico.

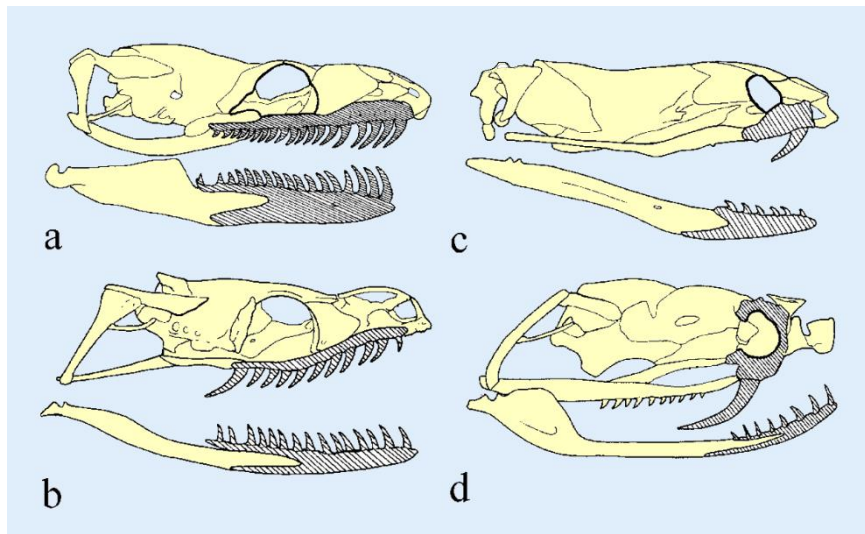


Figura 213: Dentición en ofidios; sombreados el maxilar y el dentario. a) Dentición homodonta y aglifa: *Epicrates alvarezii*. Denticiones glifodontas: b) Dentición opistoglifa: *Philodryas baroni*. c) Dentición proteroglifa: *Micrurus pyrrhocryptus*. d) Dentición solenoglifa: *Bothrops diporus*.

VIPERIDAE.— Maxilar muy corto y ancho verticalmente, unido de manera móvil al prefrontal y ectopterigoides. Escamas de la cabeza pequeñas, similares a las de muchos bóidos, muchas veces quilladas. Cabeza de forma triangular con cuello muy conspicuo. Pupilas generalmente elípticas verticales.

La dentición es típicamente solenoglifa (Figura 213). Los colmillos sólo están erectos cuando atacan, mientras que en descanso están plegados sobre la mandíbula superior; este mecanismo de plegado dentro de la boca permite que los colmillos sean mucho más largos que los de otras serpientes. Los colmillos tienen un conducto interno para la inoculación del veneno. Los venenos de Viperidae son por lo general predominantemente hemotóxicos, aunque también contienen componentes neurotóxicos; particularmente la cascabel sudamericana (*Crotalus durissus*) tiene fuertes componentes neurotóxicos, como la crotovina y la crotamina.

Las especies pequeñas y los juveniles generalmente se alimentan de lagartijas o anfibios; los adultos de las especies grandes, en cambio, se alimentan de mamíferos o aves. Casi todas son vivíparas y pueden nacer numerosas crías de cada madre.

La monofilia de este grupo nunca fue cuestionada. Internamente, se reconocen tres grupos monofiléticos a los que se los distinguen como subgrupos (Castoe y Parkinson, 2006; Alencar et al., 2016): Viperinae, Azemiopinae (solo dos especies), y Crotalinae. Viperidae es cosmopolita, excepto en Australia, donde es dominante Elapidae. El grupo se originó en Asia, y Crotalinae colonizó América recién al comienzo del Mioceno, a través de la Beringia, y posteriormente colonizó América del Sur a través del estrecho de Panamá (Alencar et al., 2016).

Viperinae.— Sin foseta loreal; del Viejo Mundo (África y Eurasia; Lenk et al., 2001); *Viper* (áspid europeo); *Bitis gabonica* (de África).

Crotalinae.— Con foseta loreal, una cavidad en el maxilar que se abre al exterior entre el ojo y el orificio nasal externo; tiene una delgada membrana que contiene termorreceptores muy sensibles, con cuya ayuda estas serpientes pueden localizar sus presas con gran exactitud. Distribuidas en el Nuevo Mundo (214) y el este de Asia (donde se superponen con Viperinae). A las 239 especies de serpientes con foseta loreal a veces se las trata como un grupo independiente (Crotalidae). El género *Crotalus* tiene un típico cascabel en el extremo de la cola, formado por escamas modificadas que se superponen en cada muda; el encastre laxo entre las escamas permite que se produzca un sonido característico. La mayoría de las 43 especies del género *Crotalus*

se encuentran en América del Norte y México; en América del Sur sólo encontramos una especie de muy amplia distribución, *Crotalus durissus*, con por lo menos ocho subespecies (Wüster y Bernils 2011). En Argentina encontramos *Crotalus durissus terrificus* (cascabel) y diez especies de *Bothrops* (yará) (Giraud et al., 2012); las especies de yará más ampliamente distribuídas en Argentina son *Bothrops diporus*, *B. alternatus* y *B. ammodytoides* (Carrasco et al., 2012).



Figura 214: Distribución de Crotalinae en América (Modificado de Pough et al., 2016).

ELAPOIDEA

Comprende varios grupos del viejo mundo (África y Eurasia), que a veces son considerados en conjunto como Lamprophiidae, y a Elapidae (Figura 212).

ELAPIDAE.— Proteroglifas (Figura 213); los colmillos se mantienen erectos constantemente y se guardan en una cavidad por fuera de la mandíbula pero por dentro del labio, cuando la boca está cerrada. Maxilar acortado y no es movable; colmillo en la parte posterior. Cabeza recubierta con escamas agrandadas.

Este grupo está incluido en Elapoidea (Figura 212), pero las relaciones filogenéticas son controvertidas (Kelly et al., 2009; Lee et al., 2016). Aunque son de amplia distribución (Figura 215), cada uno de los principales grupos filogenéticos tiende a tener una distribución más restringida; en América se encuentra el grupo de las corales (**Micrurinae**), en África son predominantes las mambas, en Asia las cobras (**Elapinae**); en Australia representa el grupo dominante de serpientes terrestres, con una gran diversidad.

Las serpientes marinas (**Hydrophiinae**) se encuentran en el Índico y el Pacífico, pero no se las encuentra en el Atlántico; son derivadas de ancestros terrestres australianos (Lee et al., 2016) en la región indoaustraliana, y su dispersión al Atlántico fue impedida por el istmo de Panamá (ya formado) y por las aguas frías y sin precipitaciones del sur de África y de América (Lillywhite et al., 2017).

El veneno de Elapidae es predominantemente neurotóxico. Aunque en América las corales son muy venenosas, no producen muchos accidentes ofídicos a causa de su baja agresividad. El veneno de las mambas africanas, algunas serpientes marinas y de varios elápidos australianos están entre los más potentes y son causa de la mayor parte de los envenenamientos mortales en África, India, el sudeste asiático y Australia.

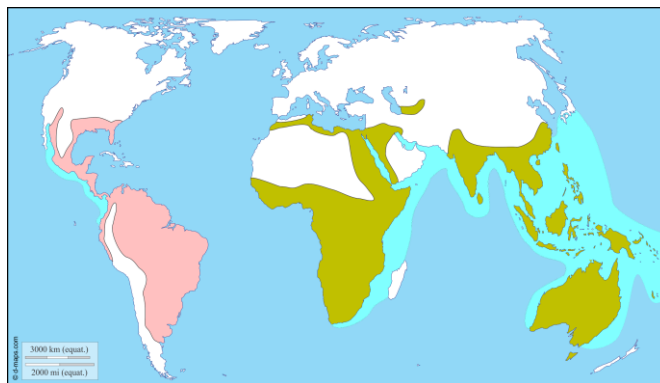


Figura 215: Distribución de Elapidae: Elapinae en verde; Micrurinae en rosa; Hydrophiinae (Elapidae marinos) en celeste claro.

Elapinae.— cobras y mambas del Viejo Mundo (África, Asia y Australia).

Micrurinae.— corales, neotropicales; con sólo dos géneros: *Micrurus* y *Micruroides*. Generalmente tienen colores llamativos, aposemáticos, en bandas negras, rojas y amarillas; hay también algunas especies de corales de colores uniformes. Varias serpientes no venenosas mimetizan estos colores aposemáticos, como por ejemplo *Xenodon semicinctus*, *Oxyrhopus rhombifer*, y los géneros *Lampropeltis* y *Erythrolamprus*. La dieta se compone de vertebrados alargados, como otras serpientes y amfíbénidos. En Argentina se encuentra el género *Micrurus* con siete especies (Giraudo et al., 2012), seis de ellas restringidas al litoral, y *Micrurus pyrrhocryptus* es la más ampliamente distribuida.

Hydrophiinae.— Grupo monofilético que incluye a las serpientes terrestres de la región Australo-Papúa, y sus derivadas a las serpientes marinas; hay dos grupos que invadieron el mar independientemente (Lukoschek y Keogh, 2006): el grupo de serpientes totalmente marinas (*Hydrophis*, que es vivípara), y las parcialmente terrestres (*Laticauda*, que deja los huevos en tierra) (ver Sanders et al., 2008; Lee et al., 2016). En todo caso, las serpientes marinas se originaron de ancestros terrestres de la región australásica hace unos diez millones de años (Sanders et al., 2008). No hay serpientes marinas en el Atlántico (Figura 215).

COLUBROIDEA

El grupo comprende los siguientes subgrupos: **Calamariidae**, **Dipsadidae**, **Homalopsidae**, **Lamprophiidae**, **Natricidae**, **Pareatidae**, **Psammophiidae**, **Pseudoxenodontidae**, **Xenodermatidae**. Algunos consideran a Colubroidea como la familia Colubridae y sus subgrupos como subfamilias (Zheng y Wiens, 2012; Figueroa et al., 2016). La propuesta de elevar los subgrupos a nivel de familias es de Grazziotin et al. (2012). Aglifas u opistoglifas (Figura 213).

COLUBRIDAE.— Nunca dientes en el premaxilar. Maxilar normal en general. Cosmopolitas. Cerca de 1100 especies en más de 100 géneros (Uetz y Hošek, 2017). En general son ovíparas. En Argentina especies de *Tantilla*, *Mastigodryas*, *Chironius*, *Drymarchon*, *Leptophis* y *Spilotes* entre otras (Giraudo et al., 2012).

DIPSADIDAE.— Grupo exclusivamente americano, con casi 100 géneros y 800 especies (Uetz y Hošek, 2017). Hay tres grandes clados, **Heterodontinae** (de México y América del Norte), **Dipsadinae** (principalmente América Central) y **Xenodontinae** (de América del Sur). La monofilia está basada en evidencia principalmente molecular (Grazziotin et al, 2012), y no hay apomorfias morfológicas evidentes. Algunas especies pueden secretar venenos peligrosos para los seres humanos, como las sudamericanas *Tachymenis*, *Clelia*, *Phalotris*, *Imantodes*, *Leptodeira*, *Leptophis*, *Philodryas*, entre otras. La mayoría son ovíparas, pero hay algunas vivíparas como *Helicops*, *Tachymenis* y *Tomodon* entre otras.

RESUMEN

- Lepidosauria incluye a formas con patas (lagartijas) o con reducción o ausencia de miembros (e. g. las serpientes). Comprende más de 10000 especies.
- Se caracterizan por la muda sincrónica de la piel, la abertura cloacal transversal y la autotomía caudal.
- Las filogenias morfológicas y moleculares del grupo resultan en hipótesis irreconciliables por el momento.
- Los Squamata tienen hemipenes y hemiclítoris, ausencia del arco temporal inferior y estreptostilia.
- La reducción o inclusive la pérdida de miembros es un evento que se ha producido muchas veces de manera independiente en los Scleroglossa.
- Las serpientes son un grupo particular de Squamata, pero que tiene una gran cantidad de peculiaridades.

SISTEMÁTICA

Lepidosauria
 Rhynchocephalia
 Squamata
 Iguania
 Scleroglossa
 Gekkota
 Autarchoglossa
 Scincomorpha
 Anguimorpha
 Anguinoidea
 Varanoidea
 Amphisbaenia
 Serpentes
 Scolecophidia
 Alethinophidia
 Colubroides

Literatura recomendada

- Gans, C. (Ed.) 1969 - 2005. The Biology of the Reptilia. 22 Volúmenes. Varios editores.
 Hutchins, M.; Murphy, J. B.; Schlager, N. 2003. Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volume 7, Reptiles. Farmington Hills, MI: Gale Group.
 O'Shea, M. 2018. The Book of Snakes: A life-size guide to six hundred species from around the world. Ivy Press.
 Pough, H. F.; Andrews, R. M.; Crump, M. L.; Savitzky, A. H.; Wells, K. D.; Brandley, M. C. 2017. Herpetology. Fourth Edition. Sinauer Associates.
 Vitt, L. J.; Caldwell, J. P. 2013. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press.

Links de interés

- [The Reptile Database](#) – La mayor y más actualizada base de datos de las especies de reptiles. Uetz, P., Freed, P. y Jirí Hošek (eds.).
[Lifemap – The tree of life](#) – Aplicación para Android para explorar el árbol de la vida. Señala grupos, relaciones filogenéticas, mapea el ancestro común de dos grupos, etc. (De Vienne, 2016).
[Asociación Herpetológica Argentina](#) – Sitio oficial de la Asociación.
[Cuadernos de Herpetología](#) – Revista argentina de herpetología, la más antigua de América del Sur.
[South American Journal of Herpetology](#) – Revista periódica de Herpetología.