

REDESCRIPCIÓN DEL NEOTIPO DE *PHYMATURUS PALLUMA*: UN APORTE A LA DELIMITACIÓN DE SU TIERRA TÍPICA (REPTILIA, SAURIA, LIOLAEMIDAE)

J. Alejandro Scolaro

Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Facultad de Ciencias Naturales, Julio A. Roca 115, 1° Piso - 9100 Trelew, Chubut, y CENPAT-CONICET, Puerto Madryn, Argentina; scolaro@cenpat.edu.ar

RESUMEN

Se redescrive y analizan los caracteres morfométricos del neotipo de *Phymaturus palluma* (Bell, 1843) comparando con ejemplares de poblaciones de *Phymaturus vociferator*, *P. gynechломus* y *Phymaturus aff. palluma* (Sierra de Uspallata, Mendoza). Mediante el análisis discriminante de variables morfométricas se identifica la posición estadística del neotipo (hembra). Los resultados de este estudio permiten sugerir dos conclusiones. Primero, se propone identificar la población de Uspallata-Paramillos como la especie colectada por Darwin en su viaje, debido a sus similitudes cuantitativas con el neotipo del Museo Británico de Londres. Segundo, se rechazan las afirmaciones cualitativas de un estudio previo en que *Phymaturus gynechломus* fue sinonimizado con *Phymaturus palluma*. Por lo tanto *Phymaturus gynechломus* es reconocida como especie válida.

Palabras Clave: *Phymaturus palluma*, Tierra típica, Argentina, Taxonomía.

ABSTRACT

The neotype of *Phymaturus palluma* (Bell, 1843) is redescribed and its morphometric traits are analyzed in comparison with the congeneric species *Phymaturus vociferator*, *P. gynechломus* and *Phymaturus aff. palluma* (Sierra de Uspallata, Mendoza) from Argentina and Chile. The statistic position of the neotype (a female) is classified by means of an discriminant analysis of morphometric variables. These analyses suggest two primary conclusions. First, the population from Uspallata-Paramillos is identified as the species collected by Darwin during his trip, given the phenotypic similarities observed with the specimen housed in the British Museum of Natural History in London. Second, these results reject qualitative conclusions from a previous study where *Phymaturus gynechломus* was considered conspecific with *Phymaturus palluma*. Therefore we recognize *P. gynechломus* as a valid species.

Key Words: *Phymaturus palluma*, Type locality, Argentina, Taxonomy.

INTRODUCCIÓN

La historia de las lagartijas sudamericanas de la familia Liolaemidae ha producido sorprendentemente patrones de diversificación y radiación asimétricos a través de los tres géneros conocidos *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus* (Pincheira-Donoso *et al.* 2008). Mientras que el primer linaje es conocido sobre la base de una especie (central y sur de Perú) (Etheridge 1995), *Liolaemus* ha logrado una de la más alta riqueza taxonómica reportada entre los vertebrados vivientes con alrededor de 220 especies descritas (Etheridge y Espinoza 2000; Pincheira-Donoso *et al.* 2008; Avila *et al.* 2009). En medio de estos extremos queda el género *Phymaturus*, un grupo de lagartos Andino-Patagónicos cuya diversidad fue subestimada hasta recientes estudios. Este género fue poco estudiado en el pasado, cuya diversidad se estimó en una especie polimórfica única de amplia distribución Andino-Patagónica entre Argentina y Chile (Donoso Barros 1966; Peters y Donoso Barros 1970).

En los años recientes un florecimiento en el interés por estos lagartos de zonas frías ha resultado en la identificación de varias especies. Actualmente el género *Phymaturus* comprende 29 especies (*P. dorsimaculatus* fué recientemente desplazado a sinonimia de *P. vociferator*, ver Pincheira-Donoso *et al.* 2008), principalmente distribuido en Argentina, pero alcanzando marginalmente áreas andinas y centrales de Chile donde se reconocen dos especies formalmente descritas (Ceí y Videla 2003; Scolaro y Ceí 2003; Pincheira-Donoso 2004; Lobo y Quinteros 2005a, 2005b; Scolaro e Ibargüengoytía 2007, 2008; Scolaro y Pincheira-Donoso 2010; Lobo *et al.* 2010).

Las especies argentinas de *Phymaturus* se distribuyen desde las altas cumbres andinas en Catamarca hasta el borde norte de la Cuenca del Río Deseado en el límite sur de Chubut, e incluyendo las mesetas volcánicas de la Patagonia central y norte (Chébez *et al.* 2005; Scolaro 2005, 2006).

El aumento de estudios revela que este clado presenta un interesante caso de diversificación filogenética a través de un amplio rango geográfico de distribución de relativamente similares ambientes. Aunque numerosos aspectos de la ecología básica del género *Phymaturus* permanecen pobremente conocidos, abundante evidencia sugiere que estos lagartos exhiben una clara tendencia a la similitud de las principales características de sus nichos. De hecho, todas las poblaciones actuales registradas son primariamente saxícolas, herbívoras y vivíparas (Ceí 1986; Lobo y Quinteros 2005b; Pincheira-Donoso *et al.* 2008c). Esta similitud ecológica parece tener también un duro impacto sobre la variación morfológica de estos lagartos, invariablemente caracterizados por ser robustos, de cuerpo aplanado que les permite refugiarse en pequeñas grietas entre las rocas (Ceí 1986; Scolaro 2005, 2006). Esta tendencia filogenética a la conservación de nichos y a la posible vinculación con la propensión a conservar morfologías corporales similares entre especies contrasta fuertemente con los patrones de diversificación observados dentro de *Liolaemus*, su género hermano, cuyas diferencias en la alometría de dimensiones de tamaño corporal son fuertemente diferentes (Pincheira-Donoso *et al.* en prensa).

Otra característica interesante observada comúnmente en *Phymaturus* es la tendencia de sus especies a mostrar un marcado aislamiento geográfico, con sólo cuatro excepciones. Ello significa que en numerosos casos, las especies son endémicas de un área restringida sin observarse solapamientos entre sus áreas de distribución, lo que brinda al grupo un interés especial (Ceí 1986; 1993).

Recientes estudios filogenéticos (Espinoza *et al.* 2004; Lobo y Quinteros 2005b) han permitido comprender las relaciones evolutivas entre los principales clados y especies de este género. En ambas hipótesis, los mismos grupos andinos y patagónicos fueron considerados líneas evolutivas independientes. Como resultado (y según la clasificación propuesta por Etheridge 1995, las especies de *Phymaturus* se ordenan taxonómicamente en dos grupos de acuerdo a sus caracteres morfológicos: el grupo *palluma* (= *flagellifer*) y el grupo *patagonicus* Ceí 1986; 1993; Etheridge 1995. Al grupo *palluma* se adscriben hasta el presente 10 especies (ver nuevas especies en Núñez *et al.* 2010, en este volumen). Los rasgos distintivos del grupo muestran: escamas superciliares no imbricadas; las suboculares fragmentadas en 3-5 escamas; 3-4 hileras de escamas lorilabiales, entre la subocular y las supralabiales; escama mental más estrecha que la rostral y usualmente en contacto con las infralabiales, y dos anillos de escamas espinadas por segmento en la cola. Son reconocidas como miembros de este grupo: *P. palluma* (Molina, 1782), *P. mallimacci* Ceí 1980, *P. punae* Ceí, Etheridge y Videla 1983, *P. antofagastensis* Pereyra 1985, *P. verdugo* Ceí y Videla 2003, *P. vociferator* Pincheira-Donoso 2004, *P. roigorum* Lobo y Abdala 2007, *P. gynechlomus* Corbalán, Scolaro y Debandi 2009, *P. querque* y *P. laurenti* Lobo, Abdala y Valdecantos 2010.

Por su parte, el grupo *patagonicus* exhibe escamas superciliares alargadas y yuxtapuestas, comúnmente con única escama subocular alargada, no fragmentada, escamas caudales lisas o débilmente espinadas y el surco de Meckel fusionado y cerrado (Ceí 1986; Etheridge 1995). Este clado, actualmente restringido a mesetas extraandinas y volcánicas patagónicas (Argentina) comprende 19 especies: la nominal *P. patagonicus* Koslowsky 1898; *P. agilis* Scolaro, Ibargiengoytia y Pincheira-Donoso 2008; *P. calcogaster* Scolaro y Ceí 2003; *P. castillensis* Scolaro y Pincheira-Donoso 2010; *P. ceii* Scolaro e Ibargiengoytia 2007; *P. desuetus* Scolaro y Tappari 2009; *P. etheridgei* Lobo, Abdala y Valdecantos 2010; *P. excelsus* Lobo y Quinteros 2005; *P. felixi* Lobo, Abdala y Valdecantos 2010; *P. indistinctus* Ceí y Castro 1973; *P. manuelae* Scolaro e Ibargiengoytia 2008; *P. nevadoi* Ceí y Castro 1973; *P. payunia* Ceí y Castro 1973; *P. somuncurensis* Ceí y Castro 1973; *P. spectabilis* Lobo y Quinteros 2005; *P. spurcus* Barbour 1921; *P. tenebrosus* Lobo y Quinteros 2005; *P. videlai* Scolaro y Pincheira-Donoso 2010 y *P. zapalensis* Ceí y Castro 1973.

Pese al creciente interés por este género, existe sin embargo, una extraordinaria dificultad asociada a su estudio taxonómico. El primer espécimen de *Phymaturus* que fue capturado y depositado en una colección científica, y cuyo registro está actualmente disponible, corresponde a un individuo recolectado por Charles Darwin durante su viaje entre las ciudades de Santiago (Chile) y Mendoza (Argentina). Durante esta prospección por los Andes (Marzo y Abril de 1835), el animal fue capturado en un área cuya localización es desconocida, lo que ha llevado a una prolongada disputa por identificar a cuál de las especies conocidas en ese trayecto andino corresponde. El espécimen conocido como el holotipo del género y de la especie *Centrura flagellifer* (considerada sinónimo de la controversial especie "*palluma*", mientras que *Centrura* es un sinónimo de *Phymaturus*), ha sido por lo tanto un punto de partida de numerosas confusiones. Desafortunadamente, muchos taxónomos han tomado la decisión arbitraria de darle una designación a este espécimen sin haber jamás tenido a su disposición información precisa y detallada del mismo, lo que ha generado aún mayor confusión, sobre la base de especulaciones carentes de bases empíricas de cualquier tipo. Una conclusión clara es que mientras no se disponga de tal información, el sugerir proposiciones sobre el estatus de este espécimen es irresponsable y poco beneficioso para el estudio de estos complejos organismos.

Luego de una prolongada controversia acerca de la posición taxonómica de la especie tipo del género (basada en el mencionado espécimen de Darwin y en previas referencias a una especie antes descrita que se cree podría corresponder a *Phymaturus*), recientemente la Comisión Internacional sobre Nomenclatura Zoológica (2005) resolvió la designación del holotipo de *Centrura flagellifer* Bell (1843) como el lectotipo de *Phymaturus palluma* Molina (1782). Un resumen histórico y de la profusa literatura vinculada al problema puede encontrarse en Ceí y Scolaro (2006) y Etheridge y Savage (2006).

Sin embargo la decisión de la ICZN dejó sin resolver la localidad tipo de la especie. Aunque Bell (1843) no designó una localidad para el tipo de *Centrura flagellifer*, tanto Gray (1845) como Boulenger (1885) consideraron al ahora neotipo (The British Museum of Natural History BMNH 1946.8.29.84, previamente etiquetado: “xxiii.b.120”), como habiendo sido entregado al Museo por Charles Darwin con “Chili” (Chile) como localidad de procedencia.

En relación a ello, en su propuesta, Etheridge y Savage (2003) sugieren que *P. palluma* habría sido colectado en la Sierra de Uspallata, acompañando una fotografía de un ejemplar macho. No obstante, previamente Pereyra (1992) propuso para la población de esa localidad el nombre de *Phymaturus adrianae*, con una descripción que sin explicitar la designación de un holotipo o sintipo (ICZN Code, Art. 16.4.), sería considerado un *nomen nudum* como proponen Lobo *et al.* (2010).

Recientemente, Lobo *et al.* (2010) en una muy controvertida propuesta de estudios futuros consideran a *Phymaturus gynechloinus* Corbalán, Scolaro y Debandi 2009, como un joven sinónimo de *P. palluma*. Sin embargo, como se indicó precedentemente, la propuesta de Lobo *et al.* (2010) carece de valor debido a que se sostiene puramente sobre una especulación de lo que ellos consideran podría ser el animal de Darwin. No obstante, dado que estos autores no han tenido acceso a información detallada sobre este espécimen, parece claro que carecen de los elementos necesarios para elaborar sus conclusiones.

En el presente estudio se analiza la descripción del neotipo y se compara con los ejemplares conocidos de *P. gynechloinus*, *P. vociferator* y ejemplares de *Phymaturus* sp. de Uspallata. El objetivo es determinar si el neotipo de *P. palluma* es identificable con alguna de las poblaciones comparadas y en este caso con la población encontrada en Sierra de Uspallata y Paramillos (Argentina), luego esa población deberá ser considerada como *Phymaturus palluma*.

MATERIAL Y METODOS

Considerando que todas las especies del grupo “*palluma*” poseen un marcado dimorfismo sexual (Ceí 1986, 1993, Etheridge 1995), y dado que el neotipo de *P. palluma* es una hembra, para investigar la posición de los ejemplares de las poblaciones arriba mencionadas se llevó a cabo análisis exploratorios involucrando sólo especímenes de este sexo. Los ejemplares fueron medidos con un calibre digital (precisión 0,01 mm) de acuerdo a los caracteres morfológicos propuestos para estudios en el género *Phymaturus* (Etheridge 1995, Lobo y Quinteros 2005b, Scolaro *et al.* 2008) y mediante un estereomicroscopio de disección para las observaciones de recuentos de escamación. Los datos fueron registrados únicamente sobre ejemplares adultos, categorizados como sexualmente maduros luego de analizar la presencia de gónadas maduras o de desarrollo funcional de caracteres sexuales secundarios (con excepción de ejemplares neotipo y paratipos pertenecientes a Museos).

Un total de 23 caracteres continuos y merísticos fueron medidos. Estas variables fueron empleadas para llevar a cabo un análisis discriminante (SPSS 15.0, 2006) con el objeto de investigar patrones multivariados de diferenciación entre las poblaciones de especies. Del total de variables mencionadas fueron seleccionadas 9 variables con mayor poder discriminante. El logaritmo neperiano de las variables fue utilizado con el objeto de reducir el sesgo (Zar 2009). Los caracteres que mostraron significativas diferencias entre los grupos fueron analizados para normalidad por medio del test F de Snedecor. Si su distribución se ajustaba a la normalidad gaussiana, sus medias fueron comparadas mediante modelos lineales o test t de Student. Cuando la distribución no era normal, las comparaciones se realizaron mediante el test U de Mann-Whitney o test-z. A los efectos comparativos las medias aritméticas y los Desvíos Standard se muestran en el Cuadro 1.

Los ejemplares medidos y el neotipo se encuentran depositados en las siguientes colecciones herpetológicas: BMNH, The British Museum of Natural History (Londres, Reino Unido), MNHN, Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile), IBA, Instituto de Biología Animal (Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza), IADIZA, Colección Herpetológica, (Instituto de Investigaciones de las Zonas Áridas, CONICET, Mendoza), MLP-R, Museo de La Plata (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina), JMC-DC (J.M. Ceí, Colección Diagnóstica), en Universidad Nacional de San Luis, JAS-DC (J.A. Scolaro-Colección Diagnóstica), CHDPD (Colección Herpetológica de D. Pincheira-Donoso) y VC-GD (V. Corbalán y G. Debandi Colección Diagnóstica).

RESULTADOS

Redescripción de *Phymaturus palluma* (Bell 1843)

Figura 1.

Neotipo. *Phymaturus flagellifer*. BMNH (*typus*) xxiii.b.120; previamente, BMNH 1946.8.29.84. Hembra. "Chili", Ch. Darwin coll. (En la descripción original no identificado el sexo).

Redescripción. Datos entregados por Daniel Pincheira-Donoso (com. pers. 2009), quien tuvo a su disposición el material de Darwin luego de una visita académica al Darwin Centre del British Museum of Natural History de Londres.

Hembra. Longitud hocico-cloaca: 86,2 mm, longitud axila-ingle: 44,0 mm, longitud extremidad anterior: 34,9 mm, longitud extremidad posterior: 46,9. No tiene poros precloacales.

Pliegue cervical prominente. Escudos cefálicos regulares y lisos. Rostral pequeño y hexagonal, ligeramente más ancho que el mental. En contacto con cinco escudos, dos de ellos son los supralabiales anteriores, los tres restantes son postrostrales. Nasal 1,5 veces más grande que rostral, con nostril ovalado y orientado hacia atrás. Ocupa aproximadamente 75% del escudo nasal. Nasal derecho rodeado de nueve escudos, y de ocho el izquierdo.

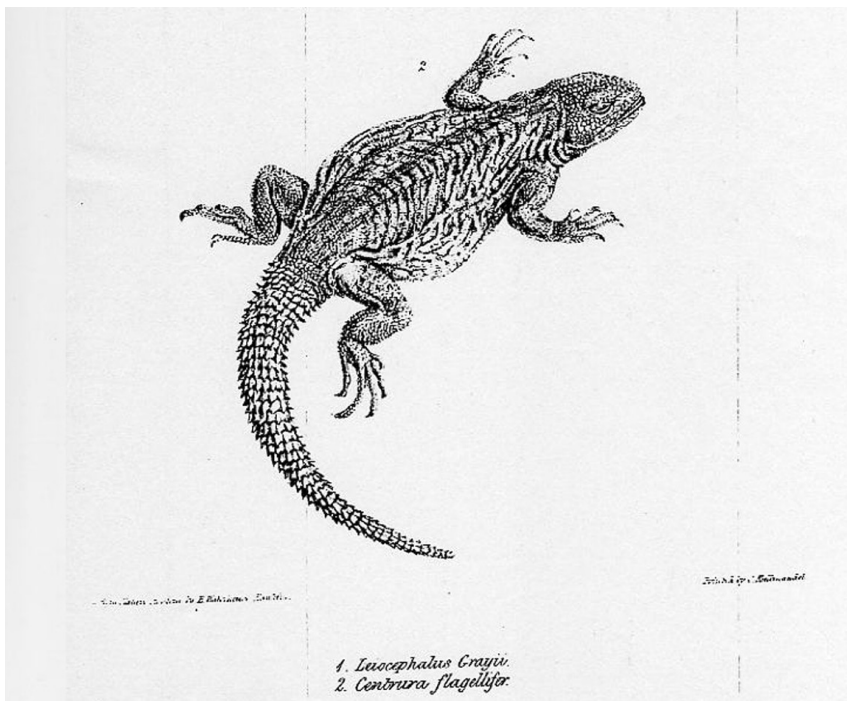


FIGURA 1. Reproducción de la figura original de Bell (1843): Plate 14 fig.2.

Escamas frontonasales numerosas y poligonales, de tamaño semejante o algo mayor que rostral. Regiones frontal, prefrontal y postrostral indistinguibles, recubiertas de escamas semejantes a los frontonasales. Interparietal octogonal, más grande que la mayor parte de las escamas de la zona frontal, con una impresión pineal pequeña y redondeada, de posición casi perfectamente central. Está rodeado por ocho escudos. No se distinguen los escudos parietales. Las escamas de la región parietal y temporal superior no se diferencian mayormente de las escamas del área frontal. Hacia las zonas temporales se tornan evidentemente convexas, sobresalientes, a veces esbozando una terminación aguzada, sobre la cual se localizan conspicuos organelos sensoriales lentiformes. Semicirculos supraorbitarios casi indistinguibles, aunque es posible advertir sus límites debido a la presencia de un arco circum-orbitalis conformado por escudos ligeramente más pequeños o de igual tamaño que aquellos de las áreas frontal, postfrontal y prefrontal. Circum-orbitalis derecho compuesto de 14 escudos, y de 15 el izquierdo. Sobre cada uno

de los semicírculos supraorbitarios se observan dos filas regulares de escudos supraoculares de forma hexagonal y alargados transversalmente. La hilera de supraoculares más próxima a los circum-orbitalis se compone de escamas mayores que las de la segunda fila y que aquellos del propio circum orbitalis. Entre los supraoculares y los superciliares se disponen escamas ligeramente más pequeñas que las supraoculares, que no forman hileras evidentes, tienen disposición irregular, y tienden a ordenarse en 2-3 filas. Escudos superciliares más pequeños que los supraoculares, dispuestos en forma yuxtapuesta. En el lado derecho hay 13, y 11 en el izquierdo. Escudo subocular único y alargado, contacta anteriormente con único subocular anterior de forma irregular. Anterior cantal y preoculares largas, área loreal plana y recubierta por tres escamas de formas y tamaños irregulares. Escudos supralabiales de forma pentagonal y regular, 15 a cada lado, normalmente más pequeños o iguales que los lorilabiales, que se disponen en tres hileras entre aquellos y los suboculares. Estas hileras de escamas pueden aparecer bastante irregulares y confusas. Abertura auditiva ovalada y vertical, menor que el ojo, con un esbozo de escama auricular y con 1-3 pequeñas escamas timpánicas sobresalientes.

Mental más larga que ancha, rodeada de seis escudos menores que ésta (dos infralabiales, dos sublabiales y dos postmentales). Infralabiales semejantes o ligeramente mayores que las supralabiales. En el lado derecho existen 11 y 9 en el izquierdo. Hileras de postmentales 7-9, diferenciadas, tienden a decrecer progresivamente hacia atrás. Tres hileras irregulares y asimétricas de escudos sublabiales. Región gular recubierta de escamas pequeñas, granulares y yuxtapuestas. Los pliegues cervicales se proyectan en forma de dos pliegues gulares paralelos y parcialmente completos. Las escamas que los recubren son granulares y yuxtapuestas. No existen escamas superdesarrolladas sobre los pliegues gulares.

Escamas dorsales pequeñas, granulares, lisas y yuxtapuestas, tienden a hacerse mayores hacia el área vertebral, donde incluso llegan a disponerse en forma subimbricada. En la región del occipucio las escamas son similares a las del dorso, aunque ligeramente más pequeñas y convexas. Hacia los flancos las escamas son semejantes a las del área gular (*i.e.*, granulares y diminutas). Ventrals lisas, redondeadas o subcuadrangulares, dispuestas en forma subimbricada. Son mayores que cualquiera de las escamas dorsales. Hasta dos veces mayores que las del área vertebral. Entre las extremidades anteriores y posteriores se prolonga un pliegue lateral sumamente prominente.

La extremidad posterior proyectada hacia delante no alcanza la axila, aunque se aproxima considerablemente. La anterior proyectada hacia atrás apenas sobrepasa el punto medio de la longitud del flanco. El dorso del brazo y antebrazo está recubierto de escamas redondeadas a subtriangulares, mayores que las dorsales e imbricadas. Las del antebrazo tienden a tornarse algo más convexas, como las temporales, aunque de menor desarrollo. Sobre el dorso de la mano las escamas son redondeadas, imbricadas y lisas. Hacia el vientre del brazo son granulares y yuxtapuestas, tornándose más alargadas, puntiagudas y subimbricadas hacia el antebrazo. Escamas de la palma irregulares y de superficie rugosa. Lamelas subdigitales evidentemente alargadas lateralmente, y provistas de 4-5 quillas conspicuas pero de moderado desarrollo. Lamelas en el cuarto dedo de la mano derecha: 21.

En el dorso del muslo las escamas son redondeadas y convexas, sobresalientes a causa de una conformación aguzada semejante a aquella de las escamas temporales. Sobre el dorso de la tibia las escamas son semejantes, aunque mayores y sobresalen de forma más exagerada que las del fémur. En el dorso del pie son más bien poligonales, lisas e imbricadas. En la cara ventral de la pierna son lisas, imbricadas y redondeadas a subtriangulares, mayores hacia el área de la tibia. Cara posterior de los muslos perfectamente granular, como en la zona gular. En la planta del pie las escamas son subtriangulares y de superficie rugosa. Lamelas subdigitales iguales a las de la mano. Existen 27 en el cuarto dedo de la pata derecha.

Las escamas de la cola se disponen en anillos sumamente regulares, todas sobresalen de forma muy exagerada, debido a una formación aguzada muy desarrollada. En las escamas del dorso de la cola existen numerosas estrías muy conspicuas y desarrolladas, que tienden a disponerse en forma longitudinal. Las escamas se tornan más alargadas hacia la punta de la cola. En el vientre caudal son más planas, delgadas y alargadas. Hacia el extremo de la cola tienden a desarrollar una especie de aguijón semejante al observado sobre el dorso de la cola, pero considerablemente menos pronunciado.

Descripción del color del Neotipo según Bell (1843)

Una breve descripción del ejemplar precede y seis medidas morfológicas son proporcionadas en pulgadas: largo de la cabeza, del cuello, del cuerpo, cola, extremidad anterior y extremidad posterior. Lo más destacable es la lámina (Plate 14, Figure 2.), donde se ilustra bastante fidedignamente el ejemplar hembra, dibujándose las manchas oscuras sobre el dorso. Se reproduce la ilustración original en la Figura 1.

Color. El color solo puede ser parcialmente descrito pues el espécimen ha estado largo tiempo en alcohol. El color es marrón oscuro en el dorso, con pocas (destacadas) líneas oscuras sobre el cuerpo. Cerca de la cabeza hay rastros de (color) verde. La cola y las extremidades son de marrón intenso, y las partes ventrales apagadas, pálidas oscuras.

CUADRO 1. Medias y Desviación Standard de las variables seleccionadas para evaluar diferencias entre *Phymaturus palluma* Neotipo, con *P.gynechlomus*, *P.palluma* Uspallata y *P.vociferator*. Medidas en mm y número de escamas.

Variable	<i>P. palluma</i> Neotipo	<i>P. palluma</i> Uspallata (n = 8)	<i>P. gynechlomus</i> (n = 7)	<i>P. vociferator</i> (n = 5)
Largo hocico-cloaca	86,20	91,38 ± 9,9	87,29 ± 11,6	99,55 ± 10,9
Distancia axila-ingle	44,00	45,23 ± 7,40	42,05 ± 5,95	51,86 ± 7,80
Largo extremidad anterior	34,90	28,52 ± 1,62	33,05 ± 1,14	35,58 ± 2,83
Largo extremidad posterior	46,90	39,46 ± 3,56	42,76 ± 1,96	47,75 ± 0,89
Escamas contacto interparietal	8	6,85 ± 1,57	7,67 ± 0,33	7,33 ± 0,33
Escamas mitad cuerpo	n/d	211,0 ± 9,9	210,1 ± 21,6	227,0 ± 12,5
Escamas ventrales	n/d	181,0 ± 9,6	173,8 ± 7,46	201,8 ± 11,2
Lamelas 4° dedo mano	21	20,28 ± 1,60	18,58 ± 1,02	19,87 ± 1,43
Lamelas 4° dedo pie	27	24,14 ± 1,46	22,75 ± 1,54	23,50 ± 1,73
Hileras lorilabiales	3	2,14 ± 0,24	2,16 ± 0,40	2,12 ± 0,47
Escamas suboculares	2	4,00 ± 1,65	5,25 ± 1,03	4,00 ± 1,08
N° escamas supralabiales	15	9,07 ± 0,23	9,25 ± 0,82	9,37 ± 1,10
N° escamas infralabiales	10	7,78 ± 1,28	7,83 ± 0,40	9,00 ± 1,47
Escamas contacto mental	6	5,14 ± 0,89	6,83 ± 0,75	4,75 ± 0,95

CUADRO 2. Valores de las funciones discriminantes utilizando datos estandarizados con la varianza común

Variable	Axis I	Axis II
Largo hocico-cloaca	-2,86	-1,82
Distancia axila-ingle	4,30	2,32
Lamelas 4° dedo mano	-0,18	0,08
Lamelas 4° dedo pie	-1,29	-0,34
Escamas contacto mental	-1,64	0,76
Escamas suboculares	0,17	-0,61
Hileras lorilabiales	-0,17	0,74
N° escamas supralabiales	0,42	-0,69
N° escamas infralabiales	0,95	0,51
Escamas contacto interparietal	0,51	-0,29
Coseno Cuadrado de los Centroides		
<i>Phymaturus palluma</i> Uspallata	-2,13	0,45
<i>Phymaturus gynechlomus</i>	0,71	-1,28
<i>Phymaturus vociferator</i>	2,67	1,13
Neotipo	-1,36	0,16

Descripción complementaria del Neotipo según Gray (1845)

The Palluma. *Phymaturus Palluma*, Gravenh. Act. Nat. Cur. 1837, xviii. 750, t.55 f.2. *Lacerta Palluma*, Molina Saggio. Daud. Rept. Iv. 46. *Centrura flagellifer*; Bell, Zool. Beagle, Rept. 25, t. 13, f.2.

Color: verde grisáceo, con manchas negras, inferiormente blanco grisáceo; escamas de la cola moderadas.

a. En alcohol. Decolorado. Cuerpo hinchado, flancos simples. Cloaca con una serie de poros delante. Chili. Origen: colección Mr. Cumming.

b. En alcohol. Cuerpo deprimido, con un gran pliegue formado de la piel suelta sobre cada lado, poros femorales y preanales ningunos. Chili. Presentado por C. Darwin, Esq. *Centrura flagellifer*, Bell, Zool. Beagle, Rept. 25, t.13, f. 2.

Cabe notar que nuevamente se menciona en la coloración dorsal un patrón de manchas oscuras sobre un fondo verde grisáceo y se menciona nuevamente la figura original (reproducida en Figura 1).

Resultados del Análisis Discriminante

Tanto el análisis univariado como el multivariado llevado a cabo sobre las variables morfométricas y merísticas, revelaron sustanciales diferencias entre los grupos considerados (poblaciones de especies de

Phymaturus). Las comparaciones entre la morfología general de las hembras (incluyendo SVL como variable independiente) mostró significativas diferencias entre las especies (MANOVA, Wilks' $\lambda = 0,08$, $\chi^2 = 23,57$, $p < 0,01$). El resultado del test de igualdad de matrices de covarianza ($F = 0,61$, $p = 0,725$) indica que las variables consideradas presentan una distribución normal y similitud de varianzas entre ambos grupos.

La correcta clasificación del individuo Neotipo (T en Figura 2) de *Phymaturus palluma* y su relación individual con las poblaciones de *P. vociferator* (N = 5), *P. gynechlomus* (N = 7) y *Phymaturus aff. palluma* de Uspallata-Paramillos (N = 8) fue el propósito perseguido en este análisis (Cuadro 1).

El análisis discriminante proveyó dos ejes canónicos significativos para los tres grupos considerados. El eje canónico I absorbe el 79,5% de la varianza total y el eje canónico II el 20,5% de varianza remanente. El eje canónico I permite la separación de la población de casos de *P. vociferator* de los restantes grupos, asociando en su sector positivo la mayoría de las variables que muestran en esta especie mayor expresión en comparación con los restantes taxa, tales como ancho de cabeza HW ($p < 0,01$, t Student), distancia ojo-hocico END ($p < 0,05$, test U Mann-Whitney), largo extremidad anterior FLL ($p < 0,001$, t Student), largo del cuarto dedo de la mano FFL ($p < 0,05$, t Student test), escamas alrededor de la mitad del cuerpo EAC ($p < 0,01$, t Student test) y número de escamas ventrales EVE ($p < 0,01$, test U Mann-Whitney). En su sector negativo el eje canónico I asocia la variable distancia axila-ingle AGD ($p < 0,05$, t Student test) que exhibe mayor valor en *P. vociferator* y la variable número de escamas suboculares (fragmentos) ESO que exhibe mayor valor en *P. gynechlomus* ($p < 0,05$, test Z Kolmogorov-Smirnov) (Cuadro 2).

El eje canónico II asocia en el sector positivo otras variables que muestran mayores valores en *P. vociferator* cuando es comparado con *P. gynechlomus* y *P. aff. palluma* tales como número de escamas infralabiales ILS ($p < 0,05$, test U Mann-Whitney) y número de escamas alrededor de la interparietal ERI ($p < 0,05$, test U Mann-Whitney). Además, el eje canónico II permite la separación de *P. gynechlomus* de *P. aff. palluma* por su mayor valor en las variables largo de la extremidad anterior FLL ($p < 0,05$, test Z Kolmogorov-Smirnov) y número de escamas suboculares ($p < 0,05$, test Z Kolmogorov-Smirnov). Analizando la distancia entre los centroides que definen los casos (elipses de equiprobabilidad, $p < 0,05$, de Sokal y Rohlf 1979), la mayor distancia es mostrada por la población de *P. vociferator* mientras *P. gynechlomus* aparece aproximadamente equidistante de ambas especies restantes, siempre de acuerdo a las variables seleccionadas. Las elipses de equiprobabilidad ($p < 0,05$) para todos los especímenes no mostró solapamiento entre los grupos. Los autovalores y la distribución espacial de todos los casos se representan bidimensionalmente en la Figura 2.

El análisis discriminante de los casos produjo un muy alto porcentaje de casos correctamente clasificados (100%). Utilizando la misma ecuación de clasificación, el análisis identifica al caso del Neotipo de *Phymaturus palluma* (BMNH 1946.8.29.84, previamente como "xxiii.b.120"), dentro de la elipse correspondiente a la población de Uspallata-Paramillos (Mendoza) identificada en este análisis como *Phymaturus aff. palluma*. No obstante, esta clasificación podría caer en un rango de error de alrededor de 5%.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La controversia acerca del status taxonómico y nominal de la ahora definitivamente nominada especie *Phymaturus palluma*, produjo una abundante literatura que ocupó durante varias décadas la atención de un número significativo de herpetólogos. A partir de imprecisiones comunes, propias de los siglos XVIII y XIX, una serie de errores y diferentes puntos de vista se fueron acumulando hasta el presente. Así se arribó a que la ICZN decidiera aceptar la designación como Neotipo de *P. palluma* al ejemplar de la colección del Museo Británico carente de localidad tipo, o más concretamente con una indefinida mención a Chile ("Chili" en el original).

Entonces, a partir de la solución a un problema quedó la puerta abierta para otro: definir la localidad de la especie tipo (neotipo). Del análisis exhaustivo de toda esa literatura producida alrededor de la antigua controversia (Etheridge y Savage 2003, 2006) y del itinerario y diario de viaje (Ceí y Scolaro 2006) de Charles Darwin, recolector del ahora neotipo, se plantearon los objetivos del presente trabajo.

Las sospechas iniciales se plantearon a causa de que durante tan extenso viaje las posibilidades de colecta de Darwin hubiera ocurrido tanto dentro de cualquiera de los actuales territorios de Chile o de Argentina. La colecta de una especie vivípara es mencionada por Darwin en su diario y otros documentos referidos a su viaje. En particular, se destaca la circunstancia de que durante el 30 de marzo de 1835, Darwin estuvo en el sitio de la Sierra de Uspallata, Las Heras, Mendoza donde descubrió araucarias fósiles (Ceí 1947; hoy existe allí un monolito de homenaje que lo recuerda). Actualmente en la vecindad del monumento existe una población de *Phymaturus aff. palluma* donde JAS ha colectado allí ejemplares.

En consecuencia, todas las conjeturas apuntaban a la mayor probabilidad de que el ejemplar neotipo perteneciera a la localidad de Uspallata-Paramillos. Los resultados obtenidos permiten concluir con un grado razonable de certeza que el neotipo procedería de esa población de Uspallata y por lo tanto correspondería asignar a la misma el nombre de *Phymaturus palluma*.

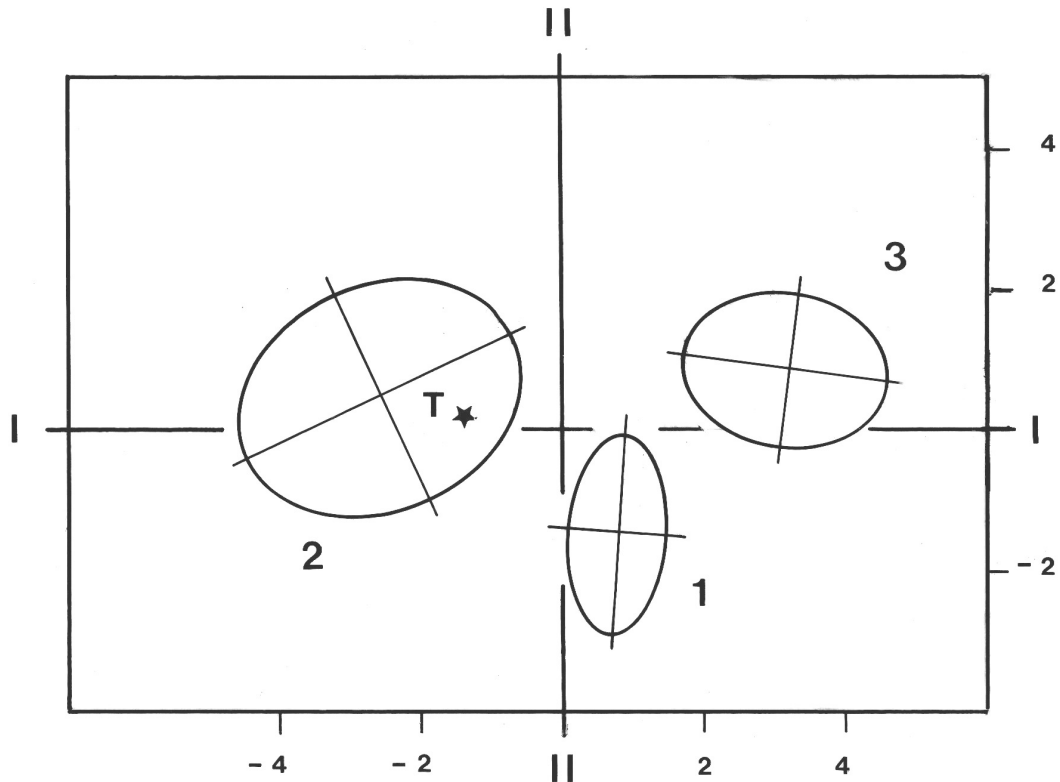


FIGURA 2. Resultado del análisis discriminante mostrando la separación entre las especies y la ubicación espacial del holotipo de *Phymaturus palluma*. Elipses de equiprobabilidad para todos los casos (solamente hembras, $p < 0.05$): 1. *Phymaturus gynechlomus*, 2. *Phymaturus aff. palluma* de Uspallata y Paramillos (Mendoza, Argentina), 3. *Phymaturus vociferator* and T. espécimen Holotipo de *Phymaturus palluma* (The British Museum of Natural History BMNH 1946.8.29.84, previamente "xxiii.b.120", Chili, presentado por Charles Darwin).

La especulación de Lobo *et al.* (2010) asignando la población de *Phymaturus gynechlomus* como sinónimo de *P. palluma* es incorrecta, como se hipotetizó al comienzo de este estudio dado que estos autores no basaron sus análisis en datos, y debe por lo tanto ser rechazada mediante los siguientes argumentos, ya arriba demostrados: 1) el ejemplar neotipo es clasificado estadísticamente como perteneciente a la población de Uspallata-Paramillos. Cabe mencionar como altamente improbable que Darwin, viajando a lomo de mulas, recorriera el valle del Refugio de Alvarado, actual Reserva de la Laguna del Diamante (Mendoza) y tierra típica de *P. gynechlomus*. Además, un sitio geográfico de tal magnitud habría sido destacadamente mencionado por Darwin en su diario (Ceí 1947); 2) el ejemplar neotipo, que es una hembra, es claramente identificado por su descriptor Bell (1843) con un patrón de manchas oscuras en el dorso (en el original, Plate 14, fig. 2; ver Figura 1). Además esta diferencia en la coloración es mencionada cuando se incorpora un ejemplar macho a la colección del Museo Británico, según el catálogo de Gray (1845). Obviamente, cabe aquí recordar que en *P. gynechlomus* las hembras se caracterizan por la ausencia de un patrón de manchas oscuras dorsales, tal como su nombre latino así lo indica; y 3) diferencias notables entre los cariotipos analizados de las especies: *Phymaturus gynechlomus* presenta menor número de cromosomas ($2n = 28$ en hembras, $2n = 27$ en machos; Corbalán *et al.* 2009), mientras que *Phymaturus palluma* de Uspallata muestra un número mayor ($2n = 30$ en hembras, $2n = 29$ en machos) (Pereyra 1991; Ceí y Videla 2002, 2003; Pincheira-Donoso 2004; Ceí y Scolari 2006).

AGRADECIMIENTOS

A D. Pincheira-Donoso por su valiosa ayuda facilitando sus estudios sobre el neotipo y numerosos datos de campo. Asimismo a V. Corbalán, G. Debandi y F. Videla por colaborar desinteresadamente proporcionando sus datos de campo y mediciones realizadas en ejemplares de colecciones.

A G. Ceí por su inestimable colaboración en facilitarme la documentación proveniente de su fallecido esposo J.M. Ceí. A F. Tappari y J. Escobar por la valiosa cooperación en el terreno y en el gabinete.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AVILA, L.J., MORANDO, M., PÉREZ, D.R. y J.W. SITES
2009 A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmanni* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa* 2234: 39-55.
- BELL, T.
1843 Reptiles, Part V. In: Darwin, C. (Ed.), *The Zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under command of Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836*. Smith, Elder & Co., London, 1-55.
- CEI, J.M.
1947 Darwin. (A cura di Giuseppe Cei). Biblioteca Scientifica I. L'Arco. Firenze, Italia. 237 p.
- CEI, J.M.
1986 Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Museo Regionale di Science Naturali. Turín, Italia. Monografie IV. 527 p.
- CEI, J.M.
1993 Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Museo Regionale di Science Naturali. Turín, Italia. Monografie. 14. 949 p.
- CEI, J.M. y J.A. SCOLARO
2006 The neotype of the type species of the neotropical iguanian genus *Phymaturus*: A critical commentary on a recent opinion of the International Commission on Zoological Nomenclature. *Zootaxa*, 1297: 17-22.
- CEI, J.M. y F. VIDELA
2002 Singulares hallazgos evolutivos y taxonómicos en géneros de iguánidos relevantes de la herpetofauna andina y de zonas limitrofes. *Multequina* 11: 65-73.
- CEI, J.M. y F. VIDELA
2003 A new *Phymaturus* species from volcanic cordilleran mountains of the southwestern Mendoza Province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 20: 291-314.
- CORBALAN, V., SCOLARO, J. A. y G. DEBANDI
2009 A new species of the genus *Phymaturus* of the *flagellifer* group from Central-Western Mendoza, Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 2021: 42-56.
- CHÉBEZ, J.C., REY, N.R. y J.D. WILLIAMS
2005 Reptiles de los Parques Nacionales de la Argentina. Ediciones L.O.L.A. Buenos Aires. 76 p.
- DÍAZ-GÓMEZ, J. M.
2009 Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and Patagonian South America. *Zoologica Scripta* 38: 1-7.
- DONOSO BARROS, R.
1966 Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile. F. Bruckman KG, München, Alemania. 458 + 146 p.
- ESPINOZA, R.E., WIENS, J.J. y C.R. TRACY
2004 Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules or reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 16819-16824.
- ETHERIDGE, R.
1995 Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- ETHERIDGE, R. y R. ESPINOZA
2000 Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* 126: 1-65.
- ETHERIDGE, R. y J.M. SAVAGE
2003 *Phymaturus* Gravenhorst, 1837 and *Lacerta palluma* Molina, 1782 (currently *Phymaturus palluma*; Reptilia, Sauria): proposed conservation of usage of the names by designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 60: 38-41.
- ETHERIDGE, R. y J.M. SAVAGE
2006 Stability restored to the name *Phymaturus palluma*: a response to Cei and Scolaro (2006). *Herpetological Review* 37(4): 406-407.
- GRAY, J.E.
1845 Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum, Trustees of the British Museum, London. 289 pp.

ICZN

2005 OPINION 2118 (Case 3225). *Phymaturus* Gravenhorst 1837 and *Lacerta palluma*. Molina 1782 (currently *Phymaturus palluma*: Reptilia, Sauria): usage of the names Conserved by the designation of a neotype for *Lacerta palluma* Molina, 1782. Bulletin of Zoological Nomenclature 62(2): 116-117.

LOBO, F. y S. QUINTEROS

2005a Taxonomic studies of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae): Redescription of *Phymaturus patagonicus* Koslowsky 1898, and revalidation and redescription of *Phymaturus spurcus* Barbour 1921. Journal of Herpetology 39: 533-540.

LOBO, F. y S. QUINTEROS

2005b A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. Papéis Avulsos de Zoologia 45: 143-177.

LOBO, F., ABDALA, C.S. y S. VALDECANTOS

2010 Taxonomic studies of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae): description of four new species. South American Journal of Herpetology 5(2): 102-126.

PEREYRA, E.A.

2009 Nuevo Tropiciduridae del centro-oeste de la Argentina: *Phymaturus adrianae* n. sp. (Sauria-Liolaeminae). Resúmenes, II Congreso Argentino de Herpetología, La Plata, Noviembre 1992.

PETERS, J.A. y R. DONOSO BARROS

1970 Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians. Bulletin of United States National Museum 297: 1-293.

PINCHEIRA-DONOSO, D.

2004 Una nueva especie del genero *Phymaturus* (Iguania: Tropiciduridae: Liolaemini) del centro-sur de Chile. Multequina 13: 57-70.

PINCHEIRA-DONOSO, D. y H. NÚÑEZ

2005 Las especies chilenas del género *Liolaemus* (Iguania, Tropiciduridae, Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile 59: 1-486.

PINCHEIRA-DONOSO, D., S.F. FOX, J.A. SCOLARO, N.R. IBARGÜENGOYTÍA, J.C. ACOSTA, V. CORBALÁN, M. MEDINA, J. BORETTO, H.J. VILLAVICENCIO y D.J. HODGSON

En prensa Body size dimensions in lizard ecological and evolutionary research: exploring

the predictive power of mass estimation equations in two Liolaemidae radiations. Herpetological Journal.

PINCHEIRA-DONOSO, D., SCOLARO, J.A. y P. SURA

2008 A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American Iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). Zootaxa 1800, 1-85.

SCOLARO, A.

2005 Reptiles Patagónicos: Sur. Guía de Campo. Universidad Nacional de la Patagonia, Trelew. 80 p.

SCOLARO, A.

2006 Reptiles Patagónicos: Norte. Guía de Campo. Universidad Nacional de la Patagonia, Comodoro Rivadavia. 112 p.

SCOLARO, J.A. y J.M. CEI

2003 Una excepcional nueva especie de *Phymaturus* de la precordillera de Chubut, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). Facena 19: 107-112.

SCOLARO, J.A. y N.R. IBARGÜENGOYTÍA

2007 A new species of *Phymaturus* from rocky outcrops in the central steppe of Rio Negro province, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). Zootaxa 1524: 47-55.

SCOLARO, J.A. y N.R. IBARGÜENGOYTÍA

2008 A new fragment for the understanding of the puzzling evolutive process of the *Phymaturus* genus: a new species of the *patagonicus* group from Patagonia, Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). Zootaxa 1939: 38-50.

SCOLARO, J.A., N.R. IBARGÜENGOYTÍA, y D. PINCHEIRA-DONOSO

2008 When starvation challenges the tradition of niche conservatism: on a new species of the saxicolous genus *Phymaturus* from Patagonia Argentina with pseudoarborescent foraging behaviour (Iguania, Liolaeminae). Zootaxa 1786: 48-60.

SCOLARO, J.A. y D. PINCHEIRA-DONOSO

2009 Lizards at the end of the world: Two new species of *Phymaturus* of the *patagonicus* clade (Squamata, Liolaemidae) revealed in southern Patagonia of Argentina. Zootaxa 2393: 17-32.

SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF

1979 Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Ed. Blume, Madrid. 832 p.
SPSS

2006 Advanced Statistic Software version 15.0, Statistical Package for Social Sciences. Chicago, USA.

ZAR, J.H.

2009 Biostatistical analysis. Fifth edition, Pearson International. New Jersey, USA. 944 p.