

Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae

Cristian Simón Abdala¹, Andrés Sebastián Quinteros²

¹ Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y Cátedra de Biología de la Conservación, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (IML), Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 251. 4000- Tucumán. Argentina..

² Cátedra de Sistemática Filogenética – Cátedra de Zoología General. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO) - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Avenida Bolivia 5150. 4400. Salta.

Recibido: 19 Marzo 2013

Revisado: 12 Septiembre 2013

Aceptado: 28 Octubre 2013

Editor Asociado: J. Goldberg
(Comisión Directiva AHA)

RESUMEN

La Familia Liolaemidae, integrada por los géneros *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*, es la familia más diversa del sector sur de Sudamérica, y ha experimentado un crecimiento imponente en los últimos 30 años. Numerosos estudios relacionados a las diferentes ramas de la Biología se han realizado con los géneros y especies que integran Liolaemidae. Sin embargo los avances taxonómicos y filogenéticos son los más evidentes. El género *Liolaemus*, es el segundo género más diverso dentro de Iguania y su número de taxa aumenta considerablemente año tras año. El género *Phymaturus* presenta una diversidad intermedia dentro de la familia, pero en la última década ha casi triplicado su diversidad específica. Debido a la gran diversidad que presenta la familia, desde sus comienzos los arreglos taxonómicos y propuestas filogenéticas han sido cuantiosas, multiplicándose en los últimos años. Es indudable que la creación de la Asociación Herpetológica Argentina en 1983 produjo un avance fundamental en el estudio y conocimiento de la Herpetofauna Argentina, y esto se ve reflejado claramente en la familia Liolaemidae. En este trabajo se realiza una síntesis y actualización taxonómica y filogenética de la familia Liolaemidae, haciendo énfasis en los principales trabajos y avances en los últimos 30 años en la República Argentina.

Palabras clave: Liolaemidae; *Ctenoblepharys*; *Liolaemus*; *Phymaturus*; Filogenia.

ABSTRACT

The Liolaemidae family, it is formed by the genera *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* and *Phymaturus*. Is the most diverse family of south Southamerica, and has experienced an impressive growth in the last 30 years. Many studies related to different disciplines within Biology have been carrying out using genera and species which are members of Liolaemidae. Nevertheless, taxonomic and phylogenetic results are the most evident. The genus *Liolaemus* is the most diverse of Iguania, and its number of taxa grows up considerably year after year. *Phymaturus* shows an intermediate diversity inside the family. However in the last decade, has tripled its species diversity. Owing to the diversity of the family, there have been proposed many taxonomic arrangement and phylogenetic proposals. Is unquestionable that the creation of the Asociación Herpetológica Argentina in 1983, generate a fundamental advance in the study and knowledge of Herpetofauna from Argentina, and those is reflexed in the knowledge of Liolaemidae. In this work, we perform a taxonomic and phylogenetic update and review of the family Liolaemidae, emphasizing in the main papers of the last 30 years in Argentina.

Key words: Liolaemidae; *Ctenoblepharys*; *Liolaemus*; *Phymaturus*; Phylogeny.

Introducción

Los reptiles Squamata están presentes en todas las regiones fitogeográficas de la Argentina, ocupando los más diversos ambientes en numerosos lugares de Sudamérica, generalmente con condiciones climáticas hostiles para la mayoría de los ectotermos. Los Squamata más representativos de Sudamérica son los integrantes de la familia Liolaemidae (Frost *et al.*, 2001; Townsend *et al.*, 2012, Pyron *et al.*, 2013 ver más abajo). Los liolaemidos están divididos en tres linajes naturales, géneros, denominados: *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus* Etheridge, 1995; Schulte *et al.*, 2000). La familia Liolaemidae se encuentra latitudinal y altitudinalmente ampliamente distribuida en Sudamérica, habitando diversos ecosistemas de Argentina, Perú, Bolivia, Chile, Paraguay, Uruguay y Brasil (Fig. 1). Altitudinalmente se distribuye desde las costas de los océanos Atlántico y Pacífico hasta los 5176 m s.n.m., en la Cordillera de los Andes (Aparicio y Ocampo, 2010).

La familia Liolaemidae exhibe una evidente asimetría respecto al número de especies dentro de cada género que la componen (Fig. 1). El género *Ctenoblepharys*, en extremo, es monoespecífico y su único representante, *Ctenoblepharys adspersa*, es endémico de las costas arenosas del centro este de Perú (Etheridge, 1995). Por su parte, *Phymaturus* tiene una diversidad intermedia dentro de la familia, que está compuesta por 43 especies (Lobo *et al.*, 2010a, 2012a, b, c, d, 2013; Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013; Lobo *et al.*, 2013; Troncoso-Palacios *et al.*, 2013). Finalmente, *Liolaemus* supera ampliamente a los otros dos géneros, englobando cerca del 88% de la diversidad específica de Liolaemidae (Etheridge y Frost, 2010) con 257 especies (este recuento se actualizó de Etheridge y Frost, 2010, el día 15 de octubre de 2013).

En la Argentina la Familia Liolaemidae está representada por los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus*, constituyendo el 72.4% (teniendo en cuenta la composición de la herpetofauna en la actualidad) del total de los saurios del país (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013). En Argentina los liolaemidos están presentes en todas las provincias a excepción de Misiones (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013). Dentro del gran conjunto de liolaemidos en Argentina, el género *Phymaturus* está representado por 36 especies, mientras que los *Liolaemus* presentan 158 especies, representando el 58.8% (teniendo en cuenta la composición de la herpetofauna en la actualidad)

del total de las especies de lagartijas en la Argentina (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013).

El género *Liolaemus* incluye lagartijas de pequeño y mediano tamaño y es el segundo grupo de iguanios con mayor diversidad específica a nivel mundial. Posee 257 especies válidas (Lobo *et al.*, 2010b; Etheridge y Frost, 2010; Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013, este trabajo) y en este aspecto es solamente superado por el género *Anolis*. En la Argentina los *Liolaemus* encuentran su mayor diversidad en ambientes de climas áridos, especialmente en el sector cordillerano occidental, constituyendo entidades fundamentales para la actividad de los ecosistemas que habitan (Abdala *et al.*, 2012a; Ávila *et al.*, 2013). Estos datos quedan evidenciados en el análisis que muestra las provincias con mayor

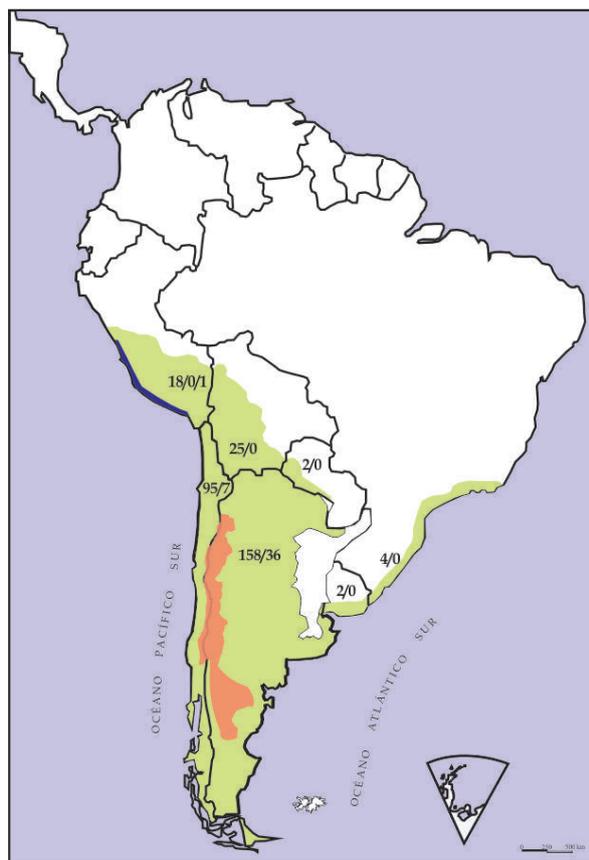


Figura 1. Mapa de Sudamérica donde se observa la distribución de los géneros representantes de la Familia Liolaemidae. El área sombreada en azul corresponde a la distribución de *Ctenoblepharys*. El área sombreada en verde corresponde a la distribución de *Liolaemus*. El área sombreada en rojo corresponde a la distribución de *Phymaturus*. Los números incluidos en la figura representan el número de especies de cada género (*Liolaemus*/*Phymaturus*/*Ctenoblepharys*) dentro de cada país.

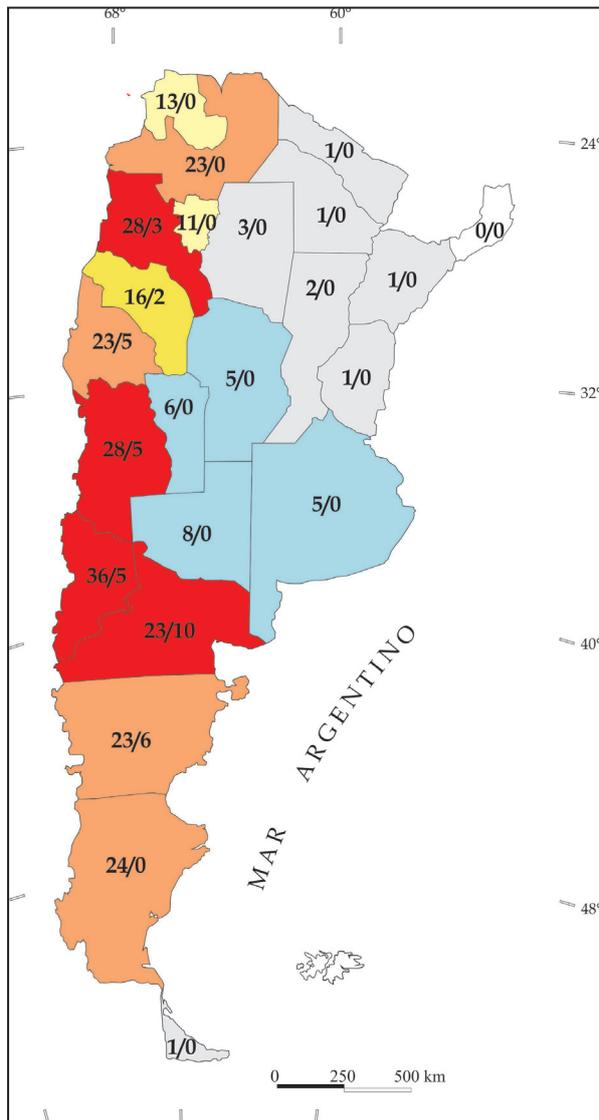


Figura 2. Mapa de la República Argentina donde se observa el número de especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* presentes en cada provincia. Los colores representan la diversidad por especies: Blanco: sin especies de Liolaemidae; Gris: hasta cinco especies; Celeste: de seis a diez especies; Amarillo claro: De once a quince especies; Amarillo oscuro: de dieciséis a veinte especies; Naranja: de veintiuna a treinta especies; Rojo: más de 30 especies.

diversidad de *Liolaemus*: Catamarca (28 especies), Chubut (23 especies), Mendoza (28 especies), Neuquén (36 especies), Río Negro (23 especies), San Juan (23 especies), Santa Cruz (24 especies) y Salta (23 especies) (Fig. 2). Siendo la región fitogeográfica del Monte la que contiene mayor diversidad, con 60 especies, seguidas por la región de la Estepa Patagónica con 41 especies y la Puna con 35 taxa. Dentro de los *Liolaemus* es donde podemos encontrar una de las mayores diversidades de formas y adaptaciones ecológicas, exhibiendo un numerosas especializa-

ciones morfoanatómicas, fisiológicas, etológicas y reproductivas, lo que hace del género un blanco de estudio desde variadas ópticas de la biología (Cei, 1986, 1993; Ávila *et al.*, 2000; Morando, 2004; Abdala, 2005; Quinteros, 2011, 2012, 2013; Scrocchi *et al.*, 2010; Abdala *et al.*, 2012b,c). Las especies que lo constituyen habitan a diferentes altitudes (desde el nivel del mar hasta más de 5000 m s.n.m.), en diferentes sustratos (arborícolas, arenícolas, saxícolas), asociados a diferentes especies de plantas, con una dieta variada (desde herbívoros estrictos a omnívoros) y con variación en modalidades reproductivas (incluso entre especies relacionadas), encontrando especies vivíparas u ovíparas (estas últimas con diferentes tiempos de retención de huevos, Ramírez Pinilla, 1991a; Martínez Oliver y Lobo, 2002). Este género además presenta una gran diversidad morfológica y de patrones de coloración (existen especies con dicromatismo sexual, o con patrones de coloración intraespecíficos diversos). La distribución del género merece un tema aparte, puesto que es muy amplia, encontrando especies de *Liolaemus* en Tierra del Fuego (su distribución más austral) hasta Perú (su distribución más al norte), habitando también diversas regiones en Argentina, Bolivia, Chile, Paraguay y las costas de Brasil y Uruguay. A todo esto, cabe mencionar que muchas especies de *Liolaemus* son endémicas y algunas pueden ser consideradas relictos. Debido a lo antes mencionado el género ha sido en los últimos años un atractivo grupo de estudio por parte de especialistas de las diferentes ramas de la Biología, tales como anatomía, biogeografía, desarrollo, ecología y fisiología, entre otras (Abdala *et al.*, 2006; Acosta *et al.*, 1996; Aùn y Martori, 1998; Bonino *et al.*, 2011; Cabrera *et al.*, 2013; Cánovas *et al.*, 2006; Cruz y Ramírez Pinilla, 1996; Cruz *et al.*, 2005, 2011; Díaz Gómez, 2007, 2011; Díaz Gómez y Lobo, 2006; Escobar *et al.*, 2001; Espinoza *et al.*, 2004; Frutos y Belver, 2007; Frutos *et al.*, 2007; Halloy, 199, 2004, 2012; Halloy y Halloy, 1997; Halloy y Laurent, 1988; Halloy y Robles, 2003, Halloy *et al.*, 2006, 2007a, 2007b; Ibargüengoytía y Cussac, 1996, 1998, 1999; Jaksic y Núñez, 1979; Kacoliris *et al.*, 2009a,b,c; Kozykariski *et al.*, 2001; Labra y Niemeyer, 1999; Labra, 2006; Labra *et al.*, 2001, 2002; Lamborot, 1985, 1986, 1993; Laspiur y Acosta, 2007; Laspiur *et al.*, 2006; Marinero *et al.*, 2005; Martins *et al.*, 2004; Martori y Aùn, 1997, 2010; Moreno Azocar *et al.*, 2013; Navarro y Núñez, 1992; O'Grady *et al.*, 2005; Ramírez Pinilla, 1991a,b, 1992, 1994; Robles y Halloy, 2008, 2009, 2010, 2012; Rocha, 1988, 1989,

1990; Sállica y Halloy, 2009; Schulte *et al.*, 2004; Semhan *et al.*, 2013; Tulli *et al.*, 2011, 2012; Valdecantos y Lobo, 2007; Valdecantos *et al.*, 2007, 2013; Vega *et al.*, 1997; Vega y Bellagamba, 2005; Vidal *et al.*, 2005; Villavicencio *et al.*, 2003, 2007; entre otros). Pero sin lugar a dudas ha sido la taxonomía y la sistemática la cual ha llevado la delantera en cuanto a estudios relacionados a la familia Liolaemidae, y especialmente en los *Liolaemus*.

El género *Phymaturus* representa un grupo de vertebrados con distribución restringida, y endémicos de la región árida del sudoeste de Sudamérica (Díaz Gómez, 2011), viviendo en su mayoría en los Andes y en áreas de las mesetas Patagónicas y de la Puna. Específicamente se distribuye a lo largo de los Andes, al oeste de la Argentina y este de Chile, entre los paralelos 26° y 45°30' (entre las provincias de Chubut y Catamarca en la Argentina)(Fig. 1). La mayoría de las especies de *Phymaturus* tienen un marcado endemismo, que en algunos casos constituyen microendemismos muy evidentes. Es un grupo con numerosas especializaciones anatómicas, etológicas, fisiológicas y ecológicas (Boretto *et al.*, 2006, 2007; Cruz *et al.*, 2009, 2011; Espinoza *et al.*, 2004; Iburgüengoytía, 2004, 2005; Iburgüengoytía *et al.*, 2008). Los *Phymaturus* son lagartos de tamaño medio a grande, de cuerpo ancho y chato, y cola espinosa en la mayoría de los casos, característica que lo destaca entre los liolaemidos. Todas las especies de *Phymaturus* tienen modo reproductivo vivíparo, la dieta es herbívora y son estrictamente saxícolas, habitando en las grietas de las rocas (Abdala *et al.*, 2012a; Lobo y Quinteros, 2005a; Lobo *et al.*, 2012c,d). Varios trabajos relacionados a la biología de este género se han realizado en los últimos años, destacándose los de Videla (1983), Habit y Ortiz (1996), Iburgüengoytía (2005), Boretto *et al.* (2007) y Cruz *et al.* (2009). Su biología particular, sumado al marcado endemismo que presentan y a las diversas amenazas por acción del hombre, han llevado a identificar a todo el género con la categoría de Vulnerable (VU) en la última recategorización de anfibios y reptiles de la Argentina (Abdala *et al.*, 2012a). El 83,7% de los *Phymaturus* están presentes en Argentina, mientras que las restantes especies están distribuidas en Chile. En la Argentina los *Phymaturus* se encuentran representados por 36 especies, siendo la provincia de Río Negro la más diversa con 10 especies, seguido por Chubut con 6 taxa, Neuquén, Mendoza y San Juan con 5 (Fig. 2). La mayoría de los *Phymaturus* de la Argentina están

relacionados a las regiones fitogeográficas Altoandina, Patagónica y Puna.

El crecimiento de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* es realmente sorprendente. El género *Liolaemus* ha incrementado de manera contundente su número de especies en los últimos 30 años, teniendo su máximo crecimiento en los últimos 10 años. En 1980 el género contaba con 98 especies, mientras que en el año 2000 aumentó a 166 taxa, para llegar a la actualidad a 257 especies (ver Lista indentada). En la Argentina el número de especies creció de 46 en 1980 hasta 85 en el año 2000, para trepar hasta las 158 especies en 2013 (Fig. 3). Con respecto a los autores que mayor cantidad de taxa de *Liolaemus* han descrito para la Argentina se destacan C. S. Abdala (32 especies), J. M. Ceí (29 especies), F. Lobo (16 especies), L. J. Ávila (14 especies), A. S. Quinteros y A. Scolaro (13 especies), R. Laurent (diez especies), J. Koslowsky (nueve especies) y R. Etheridge (ocho especies). Dentro de los países de Sudamérica, donde se distribuye, el género *Liolaemus* encuentra su mayor diversidad en la Argentina, seguido por Chile con 95 especies, Bolivia con 25 y Perú con 18 (Fig. 1). Es indudable que la creación de la Asociación Herpetológica Argentina favoreció la difusión del trabajo sistemático en el grupo y la formación de nuevos investigadores dedicados a la taxonomía de *Liolaemus*.

En cuanto a *Phymaturus*, el crecimiento es mucho más marcado debido a que en 1980 sólo había nueve especies descritas, para el año 2002 once y en los últimos diez años se describieron 25 taxa. En la Argentina el número de taxa creció de nueve especies en el año 2000 hasta 36 en la actualidad (Fig. 3). Los autores más prolíficos en la descripción de nuevos

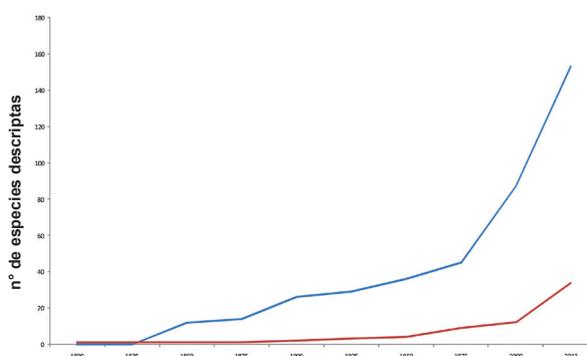


Figura 3. Curva de acumulación donde se observa el crecimiento del número de especies descritas para la República Argentina a lo largo de su historia taxonómica en el país. El color celeste corresponde al género *Liolaemus* y el rojo a *Phymaturus*.

taxa de *Phymaturus* para la Argentina son F. Lobo (13 especies), A. Sclaro (siete especies), J. M. Cei (ocho especies), C. S. Abdala (cinco especies) y A. S. Quinteros (cuatro especies).

En la Argentina hay cuatro grupos de investigación en desarrollo ligados con la sistemática y taxonomía en Liolaemidae, (dos en Puerto Madryn; Salta y Tucumán) que cuentan con aproximadamente 11 investigadores, numerosos estudiantes y becarios en formación. Mientras que el grupo de especialistas de Puerto Madryn (dirigidos por el Dr. L. Ávila y la Dra. M. Morando) está ligado al desarrollo de la biología molecular (estudios de filogeografía principalmente), los grupos del norte están más relacionados y comprometidos con la morfología como base de sus estudios. El grupo de Salta, está encabezado por el Dr. F. Lobo, quien se encuentra más comprometido con el estudio taxonómico y filogenético de los *Phymaturus*, mientras que el grupo de Tucumán (dirigido por el Dr. C. Abdala) está más orientado al estudio de los *Liolaemus*. El otro grupo de investigadores de Puerto Madryn, encabezado por el Dr. A. Sclaro tiene como plataforma la morfología y ecología. Sin embargo queremos destacar el trascendental aporte realizado por los Dres. J. M. Cei, R. Laurent y R. Etheridge, desde la década del '70, el cual ha sido el desencadenante del avance cualitativo y cuantitativo en el conocimiento de los liolaemidos de Argentina a través de sus producciones científicas, y en la formación de dichos grupos de trabajo. Además de grupos formados y en desarrollo de líneas de investigación en taxonomía y sistemática en Liolaemidae, existen diversos investigadores pertenecientes a otras ramas de la Biología que están trabajando con otros grupos de herpetólogos que interactúan, participan o han participado en descripciones y trabajos taxonómicos de liolaemidos, pudiendo mencionar, entre otros, las descripciones de *Liolaemus calchaquí* (S. Kretzschmar), *L. caziana* y *L. halonastes* (S. Valdecantos y D. Slodki), *L. choique*, *L. shitan* y *L. smaug* (G. Scrocchi y J.C. Stazzonelli), *L. diaguaita* (F. Arias y S. Portelli); *L. dumerilli*, *L. tromen* y *L. purul* (F. Cruz, L. Azocar Moreno, M. Bonino y R. Semhan), *L. graciela* (J. C. Acosta, M. Cabrera, J. Villavicencio y G. Marinero) y *L. porosus* (M. Paz y R. Semhan).

Aspectos taxonómicos de Liolaemidae

Sobre Liolaemidae

El clado que está formado por los géneros *Cteno-*

blepharys, *Liolaemus* y *Phymaturus* ha sufrido diversos cambios en cuanto a la designación de una categoría taxonómica, habiéndole otorgado la categoría de familia (Liolaemidae), subfamilia (Liolaeminae) o tribu (Liolaemini) (Tabla 1). Esto constituye una discusión actual desde hace unos años, en la cual se debate si la ubicación de *Liolaemus* se encuentra bajo la familia Liolaemidae (Frost *et al.*, 2001) o la tribu Liolaemini (Schulte *et al.*, 2003). Sin embargo en los recientes trabajos de Townsend *et al.* (2011) y Pyron *et al.* (2013) se establecería que los tres géneros constituirían la familia Liolaemidae.

Frost y Etheridge (1989) proponen a los tres géneros bajo la subfamilia Liolaeminae, a pesar de que encuentran soporte ambiguo para la monofilia de Tropicuridae (anidado dentro de ésta recuperan a Liolaeminae). Frost *et al.* (2001), toman como base los resultados de la débil monofilia de Iguanidae (*sensu lato*, Boulenger, 1885a), proponiendo recuperar Pleurodonta (Cope, 1864). De esta manera, los grupos dentro de Pleurodonta, pueden presentar una categoría taxonómica similar o inferior a familia. En este caso particular, el grupo formado por (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) es considerado como la familia Liolaemidae. Por su parte, Schulte *et al.* (2003) realizan un análisis filogenético de los grupos de Iguanidae (*sensu lato*). Al utilizar Iguanidae (*sensu lato*, Boulenger, 1885a), grupo que presenta categoría de familia, denominan al clado constituido por los géneros (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) bajo la categoría de tribu Liolaemini. Esta clasificación se basa en que, en algunas de las topologías encontradas por Schulte *et al.* (2003) (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) es el grupo hermano de Tropicurini, y ambos forman parte de la subfamilia Tropicurinae. Schulte *et al.* (2003) establecen, que la monofilia de Tropicurinae no está muy bien soportado; esto sumado a que en otras topologías encontradas por Schulte *et al.* (2003), Liolaemini (*sensu* Schulte *et al.*, 2003) es recuperado también como grupo hermano de Phrynosomatinae (análisis basado sólo en evidencia molecular) o como hermano de Policrotinae + *Leiocephalus* (análisis basado en evidencia total). Conrad (2008), basándose exclusivamente en evidencia morfológica, encuentra evidencia similar a la de Frost y Etheridge (1989), recuperando a la familia Tropicuridae y dentro a los representantes de *Liolaemus*, por lo que el clado en cuestión sería identificado como Liolaeminae. Por su parte Townsend *et al.* (2011), reutiliza los términos Acrodonta y Pleurodonta (al igual que Frost.

Tabla 1. Categoría y nombre asignado al clado formado por *Ctenoblepharys*, *Liolaemus* y *Phymaturus*. Sólo se incluyen las propuestas de los autores abajo mencionados desde la categoría de Familia e inferiores.

Frost & Etheridge, 1989	Frost <i>et al.</i> , 2001	Schulte <i>et al.</i> , 2003	Conrad, 2008	Townsend <i>et al.</i> , 2011	Pyron <i>et al.</i> , 2013
Tropiduridae Liolaeminae	Liolaemidae	Iguanidae Tropidurinae Liolaemini	Tropiduridae Liolaeminae	Liolaemidae	Liolaemidae

et al., 2001) y encuentra al clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)), relacionado al grupo monofilético formado por Opluridae + Leiosauridae (formado por Enyaliinae y Leiosaurinae), por lo que se recupera el status de familia Liolaemidae. Pyron *et al.* (2013) recuperan las mismas relaciones de Townsend *et al.*, (2011), quedando el clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) bajo la categoría de familia Liolaemidae.

Teniendo en cuenta la revisión previa se puede apreciar que la categoría taxonómica del clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) depende de cómo se identifique al grupo que incluye a los lagartos iguánidos. Si utilizamos Pleurodonta (Cope, 1864), siguiendo a Frost *et al.* (2001), a Townsend *et al.* (2011) y Pyron *et al.* (2013), el grupo (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) es Liolaemidae, pero si utilizamos Iguanidae (*sensu lato*, Boulenger 1885a) el clado (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) puede ser considerado Liolaemini (Schulte *et al.*, 2003) o en algún caso Liolaeminae, recuperando las propuestas de Frost y Etheridge (1989) y Conrad (2008). Teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente y dado que el uso propuesto por Frost y Etheridge (Pleurodonta; 1989), Townsend *et al.* (2011) y Pyron *et al.* (2013) ha sido utilizado durante mucho tiempo, y como la monofilia del grupo no se ha perdido ni se pierde, y teniendo en cuenta que en las propuestas de rangos inferiores a la categoría de familia (Schulte *et al.*, 2003, Frost y Etheridge, 1989; y Conrad, 2008) el apoyo no es fuerte, y que la elección de una categoría taxonómica es subjetiva, dependiendo en lo que uno crea de lo que va a generar menos confusión y mayor progreso, seguimos las ideas de Frost *et al.* (2001; y posteriormente Townsend *et al.*, 2011 y Pyron *et al.*, 2013) resucitando el nombre Pleurodonta (Cope, 1864) para el clado conocido como Iguanidae (*sensu lato*; Boulenger, 1885a). Con esto, se propone una simetría con su grupo hermano, Acrodonta (Cope, 1864), y si la monofilia de Iguanidae es falseada o

no se recupera en futuros análisis, no serían necesarios cambios taxonómicos mayores. Tomando estos argumentos, se tendrá en cuenta a Acrodonta y Pleurodonta como grandes grupos, y dentro de Pleurodonta a Liolaemidae.

Dentro de Liolaemidae se han realizado diversas propuestas respecto a las relaciones filogenéticas dentro de la familia. Los análisis filogenéticos donde se incluyeron representantes de los tres géneros (Schulte *et al.*, 2000; Schulte *et al.*, 2003; Espinoza *et al.*, 2004; Lobo y Quinteros, 2005a; Lobo *et al.*, 2012d) se encontró a *Liolaemus* como grupo hermano de *Phymaturus*, y hermano de estos a *Ctenoblepharys*.

Ctenoblepharys

La más extensa y completa revisión sobre este género la realizó Etheridge (1995). Como resultado de este trabajo se realizaron diversas sinonimias de géneros y subgéneros dentro de *Liolaemus* (ver más abajo), quedando *Ctenoblepharys* constituida por una sola especie, *C. adspersa*. Anteriormente al trabajo de Etheridge (1995), *Liolaemus anomalus*, *L. audituvelatus*, *L. donosobarrosi*, *L. erroneous*, *L. jamesi*, *L. multimaculatus*, *L. nigriceps*, *L. pseudoanomalus*, *L. rabinoi*, *L. reichei*, *L. schmidtii*, *L. stolzmanni*, fueron descritas o consideradas como integrantes del género *Ctenoblepharys*. En los últimos 30 años, en la Argentina no se ha descrito ni considerado como integrante de la fauna Argentina alguna especie de *Ctenoblepharys*.

Liolaemus (Fig. 4)

A lo largo del tiempo, desde que el género fue propuesto (Wiegmann, 1834) hasta estos días, *Liolaemus* ha sufrido diversos arreglos taxonómicos, en todos los niveles posibles. Se han propuesto nuevos géneros, subgéneros y grupos (Girard, 1858; Werner, 1907; Donoso-Barros y Cei, 1971; Laurent, 1983, 1984; Cei, 1983, 1993; Young-Downey, 1998; Schulte *et al.*, 2000; Lobo 2001, 2005; Espinoza *et*



Figura 4. Algunos representantes de *Liolaemus* de la República Argentina descritos en los últimos 30 años. A) *Liolaemus umbrifer* Subgénero *Liolaemus sensu stricto*; grupo de *L. capillitas*. B) *Liolaemus pyriphlogos* Subgénero *Liolaemus sensu stricto*; grupo de *L. alticolor-bibroni*. C) *Liolaemus flavipiceus* Subgénero *Liolaemus sensu stricto*; grupo de *L. elongatus*. D) *Liolaemus baguali* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. archeforus-kingii*. E) *Liolaemus kolengh* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. lineomaculatus*. F) *Liolaemus cazianae* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. montanus*. G) *Liolaemus pipanaco* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. anomalus*. H) *Liolaemus koslowskyi* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. darwini*. I) *Liolaemus camarones* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. fitzingerii*. J) *Liolaemus josei* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. goetschi*. K) *Liolaemus pulcherrimus* Subgénero *Eulaemus*; grupo de *L. montanus*. Fotos: C.S. Abdala.

al., 2004, entre otros). Muchos de estos arreglos, no son tenidos en cuenta en la actualidad, debido a que la mayoría de los nuevos géneros y subgéneros han sido sinonimizados o ubicados en diferentes categorías taxonómicas (Boulenger, 1885 a, b; Laurent 1983; Frost y Etheridge, 1989; Etheridge, 1995). La hipótesis en vigencia, hasta el momento, es la de dividir al género en dos subgéneros: *Liolaemus sensu stricto* (denominado también grupo *chiliensis* o simplemente grupo chileno) y *Eulaemus* (o grupo argentino), siguiendo la propuesta de Laurent (1983, 1985), posteriormente corroborada por Schulte *et al.* (2000) y Espinoza *et al.* (2004). En un intento de facilitar el entendimiento de la composición de los subgéneros, dentro de ellos se han creado subgrupos.

Síntesis histórica de las propuestas taxonómicas en *Liolaemus*

Wiegmann (1834) describe al género *Liolaemus* “*ocipitis scutellis pluribus*” (con múltiples escamas occipitales), ubicándolo dentro de los iguánidos en Pleurodonta. Esta ubicación sería modificada por Duméril y Bibron (1837) quienes lo reubican dentro del género *Proctotretus*, arreglo desestimado por Boulenger (1885a), quien revalida a *Liolaemus* como género y proponiendo a la vez una diagnosis más detallada (cuerpo aplanado sin cresta dorsal; cola poco comprimida; escamas cefálicas pequeñas; escamas cefálicas sin quilla; ausencia de pliegue gular y pliegues expandidos en el cuello; dedos subcilíndricos, inferiormente carenados; dientes pterigoides presentes; dientes laterales tricuspidados; foramen esternal excepcionalmente ausente y ausencia de costillas abdominales, entre otras). Posteriormente se describieron diversos géneros, los que estaban integrados por especies que actualmente forman parte de *Liolaemus* (Tablas 2 y 3). Entre ellos podemos nombrar a los propuestos por Girard (1858): *Ortholaemus* (formado por *O. fitzroyi* = *L. wiegmannii*), *Eulaemus* (sin designar especie tipo) y *Rhytidodeira* [formado por: *Tropidurus nigromaculatus* y *T. oxycephalus* = *L. nigromaculatus*, (Wiegmann, 1834); *Proctotretus wiegmannii* (Duméril y Bibron, 1837); *P. kingii*, *P. bibronii*, (Bell, 1843) y *P. magellanicus* (Hombron y Jacquinet, 1847)]. La propuesta de Girard fue tenida en cuenta por Laurent (1984) al designar a estos géneros como subgéneros dentro de *Liolaemus*, que luego fueron desestimados por Etheridge (1995, ver más adelante). Werner (1907) propone el género *Phrynosaura* (formado por *P. rei-*

chei), el cual fue ganando integrantes con el paso del tiempo: *P. marmoratus* y *P. wernerii* (Müller, 1928), ambas sinónimos de *Liolaemus anomalus* (Koslowkyi, 1896); *P. audituvelaus* (Núñez y Yáñez, 1983), y *P. stolzmanni* (Steindachner, 1891), incluido por Laurent (1984) después de que Núñez y Yáñez (1984) caractericen al género. *Phrynosaura* fue desestimado por Etheridge (1995).

El género *Vilcunia* (formado por *V. silvanae*) fue propuesto por Donoso-Barros y Cei (1971). A *Vilcunia sylvanae* se le suma *V. periglacialis* [(Cei y Scolaro, 1982) = *L. hatcheri*]. Laurent (1985) reconoce a *Vilcunia* como género, integrada por las dos especies anteriormente mencionadas, sumando a *Liolaemus lineomaculatus* (Boulenger, 1885a). Posteriormente Cei (1986) y luego Etheridge y de Queiroz (1988) reconocen a *Vilcunia* pero formado solo por *V. silvanae* y *V. periglacialis*. El género *Vilcunia* fue sinonimizado con *Liolaemus* por Frost y Etheridge (1989), propuesta ratificada por Etheridge (1995). Donoso-Barros (1973a) propone el género *Pelosaurus*, pero fue desestimado por Laurent (1983). Posteriormente son propuestos los géneros *Abas* y *Velosaura* (Núñez y Yáñez, 1984), formados por especies del actual grupo de *L. anomalus* (Abdala, 2007; Abdala y Juárez, 2013) y de la serie de *L. montanus* (Schulte *et al.*, 2000), respectivamente. Las especies de *Velosaura* (*L. aymararum*, Veloso *et al.*, 1982 y *L. jamesi*, Boulenger, 1891) formaban parte de *Jararancus* (género propuesto por Veloso *et al.*, 1982), pero al carecer de una descripción formal y de especie tipo son considerados *nomen nudum* (ICZN, 1999). Etheridge (1995) sinonimiza *Abas* y *Velosaura* con *Liolaemus*. Laurent (1984a) propone *Ceiolaemus* (formado por *L. anomalus* y *L. marmoratus* = *L. pseudoanomalus*), pero es también sinonimizado con *Liolaemus* por Etheridge (1995). Dentro de *Liolaemus* se han creado diversos subgéneros, algunos ejemplos son: *Mesolaemus* (Laurent, 1985), formado sólo por *Liolaemus cuyanus* y *Austrolaemus* (Laurent, 1995), formado por *L. magellanicus*. Ambos subgéneros fueron desestimados por la revisión realizada por Etheridge (1995). Pincheira-Donoso y Núñez (2005) escriben una obra sobre los *Liolaemus* de Chile, en este trabajo presentan una clasificación de los mismos, pero basándose en un análisis de distancia. En este trabajo, se propone *Donosolaemus* (entre otros arreglos), formado por las especies del grupo de *L. anomalus*. El grupo taxonómico que Pincheira-Donoso y Núñez (2005) proponen fue sugerido anteriormente por Laurent

Tabla 2. Algunos actos nomenclatoriales a nivel genérico dentro de Liolaemidae. Sólo se incluyeron los nombres propuestos, autor/es y año de los mismos y el status válido actual. No se incluye una lista completa de sinonimias (Para ello ver Etheridge y Frost, 2011).

<i>Ptychodeira</i>	Fitzinger 1843	
<i>Chrysosaurus</i>	Guichenot 1848	
<i>Ortholaemus</i>	Girard 1858	
<i>Rhytidodeira</i>	Girard 1858	
<i>Helocephalus</i>	Philippi 1860	
<i>Phrynosaura</i>	Werner 1907	
<i>Vilcunia</i>	Donoso-Barros & Cei 1971	
<i>Pelusaerus</i>	Donoso-Barros 1973	<i>Liolaemus</i>
<i>Ceiolaemus</i>	Laurent 1984	
<i>Velosaura</i>	Núñez & Yáñez 1984	
<i>Abas</i>	Núñez & Yáñez 1984	
<i>Austrolaemus</i>	Laurent 1995	
<i>Mesolaemus</i>	Laurent 1985	
<i>Donosolaemus</i>	Pincheira-Donoso & Núñez 2005	
<i>Eulaemus</i>	Girard 1858	Sub género de <i>Liolaemus</i>
<i>Jararancus</i>	Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna & Díaz 1982	<i>Nomen nudum</i>
<i>Centrura</i>	Bell 1843	
<i>Urocentron</i>	Fitzinger 1843	<i>Phymaturus</i>
<i>Oplurus</i>	Guichenot 1848	

(1984) y también sinonimizado por Etheridge (1995). En este mismo trabajo, los autores intentan resucitar a *Vilcunia* como género válido, a pesar de toda la evidencia en contra presentada por los análisis filogenéticos reales realizados (Schulte *et al.*, 2000; Espinoza *et al.*, 2004; Ávila *et al.*, 2006; Abdala, 2007). Pincheira *et al.* (2008) presentan un catálogo sobre Liolaemidae (*Ctenoblepharys*, *Phymaturus* y *Liolaemus*), donde la clasificación está basada principalmente en el aporte de Pincheira-Donoso y Núñez (2005). Todas las propuestas expuestas anteriormente fueron realizadas sin tener en cuenta análisis filogenéticos. Una revisión crítica de los

trabajos de Pincheira-Donoso y Núñez (2005) y Pincheira *et al.* (2008), fue presentado por Lobo *et al.* (2010). En ese trabajo, Lobo *et al.* (2010) revisan diferentes propuestas taxonómicas para la familia Liolaemidae, en un intento de evitar la proliferación de trabajos que podrían llevar a confusión en el entendimiento de los arreglos taxonómicos para la familia. Lobo *et al.* (2010) proponen una clasificación, de toda la familia incluyendo los trabajos filogenéticos más relevantes (hasta ese momento), en forma de lista indentada (sobre la base de esa lista, se construyó la que se propone en nuestro aporte, ver más abajo). El primer análisis filogenético formal realizado en *Liolaemus* fue el de Ortiz (1981), basándose en morfología y en el cual propone subgrupos (sin categoría taxonómica) dentro del género, que son seguidos por Cei (1986, 1993) quien, sin análisis filogenéticos, además propone otros subgrupos. Basándose en un análisis de discriminantes, Laurent (1983) propone dos subgéneros: *Liolaemus sensu stricto* y *Eulaemus* (anteriormente propuesto por Girard, 1858), y llama “especies ancestrales” a un grupo de especies distribuidas en el sur de la Patagonia argentina (*L. magellanicus*, *L. lineomaculatus*, *L. kingii* y *L. archeforus*). Esta división en dos subgéneros es propuesta nuevamente por Laurent (1985, 1992). El análisis de Etheridge (1995), si bien no se basa en un método cladístico cuantitativo, utiliza sinapomorfías para plantear una clasificación en forma de lista indentada, recupera la propuesta de Laurent (1983, 1985, 1992), con la salvedad de que Etheridge no establece subgéneros, sino grupos: *nitidus* = grupo *lineomaculatus* y grupo *chiliensis* (*Liolaemus sensu stricto*) y *signifer* = *Eulaemus*. En este mismo trabajo, Etheridge (1995) realiza una redescrición detallada del género *Ctenoblepharys*, quedando este como monotípico, cuya especie integrante es *Ctenoblepharys adspersa* (Tschudi 1845). También propone como género hermano de *Liolaemus* a *Phymaturus* (formado por dos subgrupos: *patagonicus* y *palluma*, hipótesis corroborada en el análisis de Lobo y Quinteros, 2005a y Lobo *et al.*, 2012d) y hermano de estos dos a *Ctenoblepharys*, estos tres géneros conforman hasta entonces, la subfamilia Liolaeminae. Basándose en caracteres obtenidos de enzimas, Young-Downey (1998) realiza una filogenia que incluye a 48 especies de *Liolaemus*, recuperando los dos grupos propuestos por Laurent (1983, 1985, 1992), pero asignándole el estatus de género (*Liolaemus* y *Eulaemus*). Schulte *et al.* (2000) realizaron una filogenia basada en ca-

Tabla 3. Algunos actos nomenclatoriales a nivel específico dentro de *Liolaemus*. Sólo se incluyeron los nombres propuestos, autor/es y año de los mismos y el status válido actual. No se incluye una lista completa de sinonimias (Para ello ver Etheridge y Frost, 2011).

<i>Phrynosaura weneri</i>	Müller	1928	
<i>Ctenoblepharis anomalus</i>	Donoso-Barros	1969	
<i>Ctenoblepharis weneri</i>	Cei	1974	<i>Liolaemus anomalus</i>
<i>Abas anomalus</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Ceiolaemus anomalus</i>	Laurent	1984	
<i>Ctenoblepharis audituvelatus</i>	Núñez & Yáñez	1983	
<i>Phrynosaura audituvelata</i>	Laurent	1984	<i>Liolaemus audituvelatus</i>
<i>Proctotretus bibronii</i>	Bell	1843	
<i>Rhytodeira bibroni</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus bibronii</i>
<i>Proctotretus bisignatus</i>	Philippi	1860	<i>Liolaemus bisignatus</i>
<i>Liolaemus micropholis</i>	Werner	1910	<i>Liolaemus boulengeri</i>
<i>Liolaemus emmae</i>	Donoso-Barros	1970	<i>Liolaemus chacoensis</i>
<i>Calotes chiliensis</i>	Lesson	1828	
<i>Tropidurus chilensis</i>	Wiegmann	1834	
<i>Proctotretus chilensis</i>	Duméril & Bibron	1837	<i>Liolaemus chiliensis</i>
<i>Proctotretus (Liolaemus) chilensis</i>	Girard	1858	
<i>Pelusaerus cranwelli</i>	Donoso-Barros	1973	<i>Liolaemus cranwelli</i>
<i>Liolaemus hernani</i>	Sallaberry, Núñez & Yáñez	1984	<i>Liolaemus curicencis</i>
<i>Proctotretus cyanogaster</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Proctotretus intermedius</i>	Duméril	1855	
<i>Ptychodeira (Proctotretus) cyanogaster</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus cyanogaster</i>
<i>Ptychodeira (Proctotretus) intermedia</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus darwinii</i>	Bell	1843	
<i>Eulaemus darwini</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus darwinii</i>
<i>Proctotretus melanopleurus</i>	Philippi	1860	
<i>Ctenoblepharis donosobarrosi</i>	Cei	1974	<i>Liolaemus donosobarrosi</i>
<i>Ctenoblepharys erroneus</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Phrynosaura erroneus</i>	Pincheira-Donoso	2005	<i>Liolaemus erroneus</i>
<i>Abas fabiani</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Ceiolaemus fabiani</i>	Veloso & Navarro	1988	<i>Liolaemus fabiani</i>
<i>Proctotretus fitzingerii</i>	Duméril and Bibron	1837	
<i>Ptychodeira fitzingeri</i>	Fitzinger	1843	
<i>Eulaemus fitzingeri</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus fitzingerii</i>
<i>Eulaemus affinis</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus erythrogaster</i>	Werner	1898	<i>Liolaemus fuscus</i>

<i>Proctotretus gracilis</i>	Bell	1843	
<i>Leiodera gracilis</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus gracilis</i>
<i>Proctotretus (Ptychodeira) gracilis</i>	Girard	1858	
<i>Leiodera gravenhorstii</i>	Gray	1845	
<i>Proctotretus stantoni</i>	Girard	1855	
<i>Proctotretus (Ptychodeira) stantoni</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus gravenhorsti</i>
<i>Liolaemus stantoni</i>	Koslowsky	1898	
<i>Vilcunia periglacialis</i>	Cei & Scolaro	1982	<i>Liolaemus hatcheri</i>
<i>Abas insolitus</i>	Núñez & Yáñez	1984	<i>Liolaemus insolitus</i>
<i>Liolaemus nigroventrolateralis</i>	Ortiz	1994	<i>Liolaemus isabelae</i>
<i>Ctenoblepharis jamesi</i>	Boulenger	1891	
<i>Velosaura jamesi</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Velosaura aymararum</i>	Núñez & Jaksic	1992	<i>Liolaemus jamesi</i>
<i>Liolaemus aymararum</i>	Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna & Díaz	1982	
<i>Proctotretus kingii</i>	Bell	1843	
<i>Leiolaemus kingii</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus kingii</i>
<i>Rhytidodeira kingii</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus heiroglyphicus</i>	Gravenhorst	1838	
<i>Liolaemus (Liolaemus) elegans</i>	Tschudi	1845	
<i>Proctotretus mosaicus</i>	Hombron & Jacquinet	1847	
<i>Proctotretus femoratus</i>	Girard	1855	<i>Liolaemus lemniscatus</i>
<i>Proctotretus (Ptychodeira) femorata</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus (Ptychodeira) mosaica</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) femoratus</i>	Steindachner	1867	
<i>Vilcunia lineomaculatus</i>	Laurent	1985	<i>Liolaemus lineomaculatus</i>
<i>Proctotretus magellanicus</i>	Hombron & Jacquinet	1847	
<i>Rhytidodeira magellanicus</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) magellanica</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus magellanicus</i>
<i>Liolaemus (Saccodeira) proximus</i>	Werner	1904	
<i>Saccodeira arenaria</i>	Werner	1910	
<i>Phrynosaura manuely</i>	Núñez, Navarro, Garin, Pincheira-Donoso & Meriggio	2003	<i>Liolaemus manuely</i>
<i>Proctotretus pallidus</i>	Philippi	1860	
<i>Liolaemus pallidus</i>	Tiedemann and Häupl	1980	<i>Liolaemus melanopleurus</i>
<i>Liolaemus modestus</i>	Philippi	1860	<i>Liolaemus belli</i>
<i>Proctotretus multimaculatus</i>	Duméril and Bibron	1837	
<i>Ortholaemus beaglyi</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus multimaculatus</i>
<i>Ctenoblepharis multimaculatus</i>	Cei, Lanza & Poggesi	1975	

C. S. Abdala & A. S. Quinteros — Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae

<i>Helocephalus nigriceps</i>	Philippi	1860	
<i>Ctenoblepharis nigriceps</i>	Donoso-Barros	1966	<i>Liolaemus nigriceps</i>
<i>Tropidurus nigromaculatus</i>	Wiegmann	1834	
<i>Tropidurus oxycephalus</i>	Wiegmann	1834	
<i>Proctotretus nigromaculatus</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Liolaemus conspersus</i>	Gravenhorst	1837	
<i>Ptychodeira nigromaculata</i>	Fitzinger	1843	
<i>Liolaemus (Liodeira) oxycephalus</i>	Fitzinger	1843	<i>Liolaemus nigromaculatus</i>
<i>Leiolaemus inconspicuus</i>	Gray	1845	
<i>Rhytidodeira nigromaculata</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus pallidus</i>	Philippi	1860	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) nigromaculatus</i>	Steindachner	1867	
<i>Leiolaemus lineatus</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus nigroviridis</i>
<i>Liolaemus simonsii</i>	Boulenger	1902	
<i>Liolaemus pulcher</i>	Pellegrin	1909	
<i>Liolaemus mocquardi</i>	Pellegrin	1909	<i>Liolaemus ornatus</i>
<i>Liolaemus multififormis simonsii</i>	Burt & Burt	1931	
<i>Liolaemus (Eulaemus) enigmaticus</i>	Pincheira-Donoso & Núñez	2005	
<i>Proctotretus pictus</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Chrysosaurus morio</i>	Guichenot	1848	<i>Liolaemus pictus</i>
<i>Proctotretus prasinus</i>	Cope	1864	
<i>Leiosaurus marmoratus</i>	Burmeister	1861	
<i>Phrynosaura marmorata</i>	Müller	1928	
<i>Ctenoblepharis marmorata</i>	Donoso-Barros	1971	
<i>Liolaemus marmoratus</i>	Cei	1979	<i>Liolaemus pseudoanomalus</i>
<i>Abas pseudoanomalus</i>	Núñez & Yáñez	1984	
<i>Ceiolaemus marmoratus</i>	Laurent	1984	
<i>Liolaemus barbarae</i>	Pincheira-Donoso & Núñez	2005	<i>Liolaemus puna</i>
<i>Ctenoblepharis rabinoi</i>	Cei	1974	<i>Liolaemus rabinoi</i>
<i>Phrynosaura reichei</i>	Werner	1907	
<i>Ctenoblepharis reichei</i>	Donoso-Barros	1972	<i>Liolaemus reichei</i>
<i>Liolaemus ruizleali</i>	Donoso-Barros & Cei	1971	<i>Liolaemus rothi</i>
<i>Ctenoblepharis schmidtii</i>	Marx	1960	<i>Liolaemus schmidtii</i>
<i>Proctotretus signifer</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Ptychodeira signifera</i>	Fitzinger	1843	
<i>Leiolaemus signifer</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus signifer</i>
<i>Eulaemus signifer</i>	Girard	1858	
<i>Proctotretus</i>	Cope	1875	

<i>Liolaemus multiformis</i>	Boulenger	1885	
<i>Liolaemus variabilis</i>	Pellegrin	1909	
<i>Liolaemus bolivianus</i>	Pellegrin	1909	<i>Liolaemus signifer</i>
<i>Liolaemus multiformis multiformis</i>	Burt & Burt	1931	
<i>Vilcunia silvanae</i>	Donoso-Barros & Cei	1971	<i>Liolaemus silvanae</i>
<i>Ctenoblepharis stolzmanni</i>	Steindachner	1891	
<i>Phrynosaura stolzmanni</i>	Laurent	1984	<i>Liolaemus stolzmanni</i>
<i>Stencercus tacnae</i>	Shreve	1941	<i>Liolaemus tacnae</i>
<i>Proctotretus tenuis</i>	Duméril and Bibron	1837	
<i>Leiolaemus maculatus</i>	Gray	1845	
<i>Tropidurus ptychopleurus</i>	Lichtenstein & Martens	1856	
<i>Proctotretus niger</i>	Hallowell	1856	
<i>Eulaemus maculatus</i>	Girard	1858	<i>Liolaemus tenuis</i>
<i>Eulaemus tenuis</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) tenuis</i>	Steindachner	1867	
<i>Liolaemus tenuis micropunctatus</i>	Goetsch & Hellmich	1932	
<i>Liolaemus tenuis punctatissimus</i>	Müller & Hellmich	1933	
<i>Phrynosaura torresi</i>	Núñez, Navarro, Garin, Pincheira-Donoso & Meriggio	2003	<i>Liolaemus torresi</i>
<i>Proctotretus wiegmanni</i>	Duméril & Bibron	1837	
<i>Ptychodeira wiegmanni</i>	Fitzinger	1843	
<i>Leiolaemus wiegmanni</i>	Gray	1845	<i>Liolaemus wiegmanni</i>
<i>Rhytidodeira wiegmanni</i>	Girard	1858	
<i>Ortholaemus fitzroii</i>	Girard	1858	
<i>Liolaemus (Ptychodeira) wiegmanni</i>	Steindachner	1867	

racteres moleculares [genes mitocondriales: tRNA, ND2, ND1, COI, y NADH deshidrogenasa subunidad II (ND2)] con 60 especies, las cuales representan los subgrupos propuestos. En esta filogenia se recuperan los subgéneros de Laurent (1983, 1985, 1992) *Eulaemus* y *Liolaemus*, presentando algunas variaciones respecto a la propuesta de Etheridge (1995). Basándose en caracteres esqueléticos (Lobo y Abdala, 2002) realizan un análisis filogenético, el cual incluyó 24 especies (representando a los subgrupos más inclusivos del género). En este análisis se recuperan los mismos grupos propuestos por Etheridge (1995). Espinoza *et al.* (2004), en un estudio sobre la evolución de la herbivoría, presentan relaciones filogenéticas de las especies de *Liolaemus* (basadas en caracteres moleculares y morfológicos). En este trabajo se recuperan también los subgéneros propuestos por Laurent (1983, 1985, 1992). Diversos

estudios se realizaron tomando como foco de trabajo alguno de los grupos o subgéneros dentro de *Liolaemus*. Halloy *et al.* (1998) realizaron un análisis filogenético del grupo *wiegmannii* (perteneciente al subgénero *Eulaemus*) y especies más relacionadas, basándose enteramente en caracteres (12) derivados del comportamiento de inmersión en la arena. El mismo grupo (pero sumando especies) es analizado por Etheridge (2000) basándose en 40 caracteres morfológicos. Las relaciones filogenéticas del grupo chileno (subgénero: *Liolaemus sensu stricto*) fue analizado por Lobo (2001) basándose en 62 caracteres morfológicos y utilizando 73 terminales. En este análisis Lobo propone 11 subgrupos monofiléticos, muchos de los cuales son los propuestos anteriormente por Ortiz (1981) y Cei (1986, 1993). Sumando caracteres y terminales, Lobo (2005) reanaliza las relaciones filogenéticas de las especies

que conforman el grupo chileno, encontrando 11 grupos monofiléticos, variando algunos con su propuesta anterior. También se realizaron estudios en diferentes grupos pertenecientes a alguno de los dos subgéneros, tal es el caso de los trabajos de Morando *et al.* (2003) para el grupo de *L. elongatus* – *kriegi*; Morando *et al.* (2004) para el grupo de *L. darwini*; Ávila *et al.* (2006) y Abdala (2007) para el grupo de *L. boulengeri*; Morando *et al.* (2007) para los grupos de *L. bibronii* y de *L. gracilis*, Quinteros (2011, 2013) para el grupo *alticolor* – *bibronii* y Abdala y Juárez (2013) para el grupo de *L. anomalus*. Otros estudios donde se han realizado filogenias, sin ser éstas el verdadero foco de estudio, son aquellos donde se trata de establecer la posición de alguna especie nueva descripta (Ávila *et al.*, 2004; Valladares *et al.*, 2002; Abdala y Díaz Gómez, 2006; Pincheira-Donoso *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2008; Abdala *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2011; Abdala *et al.*, 2012a, b y Abdala y Juárez, 2013), donde se plantea la evolución de algún aspecto ecológico de un grupo de especies (Cruz *et al.*, 2005; Pincheira-Donoso *et al.*, 2007; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008) o estudios donde la filogenia es utilizada para realizar estudios de biogeografía histórica (Díaz Gómez y Lobo, 2006). A pesar de todos estos trabajos resulta muy difícil obtener una filogenia completa del género, puesto que el crecimiento del número de especies descriptas ha sido cuantioso (Fig. 5).

Las tablas 4 y 5, resumen las propuestas de grupos dentro de los subgéneros *Liolaemus sensu stricto* y *Eulaemus*, enmarcados en un análisis filogenético formal.

Phymaturus (Fig. 6)

Síntesis histórica de las propuestas taxonómicas en *Phymaturus*

El género *Phymaturus* fue primeramente propuesto por Gravenhorst (1837), tomando como especie tipo a *Lacerta palluma* (Molina, 1782). Al revisar los ejemplares colectados por Darwin en el viaje del Beagle, Bell (1843) describe *Centrura flagellifer*, que resultó ser un sinónimo de *P. palluma*. A partir de ese momento, esta especie fue asignada a otros géneros (*Cordylus*, Meyer, 1795; *Urocentron*, Fitzinger, 1843, Tschudi, 1845; *Oplurus*, Guichenot, 1848), hasta que Boulenger (1885a) sinonimiza a estos géneros con *Phymaturus* (Tablas 2 y 6). El número

de especies para el género se incrementaría a dos, cuando Koslowsky (1898) describe *P. patagonicus*, y a tres con la descripción de *P. spurcus* (Barbour, 1921). Posteriormente, *P. spurcus* es sinonimizada con *P. patagonicus*, ésta última clasificada como una subespecie de *P. palluma* (Burt y Burt, 1931). Esta sinonimia quedaría vigente hasta el estudio de Lobo y Quinteros (2005b) que revalidan a *P. spurcus* como especie válida.

Durante más de 50 años el número de taxa integrantes de *Phymaturus* se mantuvo en dos subespecies de *P. palluma* (más *P. spurcus*), hasta que durante las décadas del 70 y 80 se describieron siete nuevas especies para el género (Ceí y Castro, 1973; Ceí y Roig, 1975; Ceí, 1980; Ceí, Etheridge y Videla, 1983 y Pereyra, 1985), totalizando hasta el momento nueve especies. De aquí en más hubo un nuevo vacío temporal en la composición taxonómica del género, desde que en 2005 y hasta la actualidad el número de especies aumentó casi quintuplicando su número, alcanzando actualmente las 43 especies (Fig. 7). Este aumento se debió a los trabajos de Ceí y Videla (2003), Scolaro y Ceí (2003), Pincheira-Donoso (2004), Lobo y Quinteros (2005a), Lobo y Abdala (2007), Scolaro y Iburgüengoytía (2008), Scolaro y Tappari (2009), Núñez *et al.* (2010), Lobo *et al.* (2010a), Scolaro y Pincheira-Donoso (2010), Ávila *et al.* (2011), Lobo *et al.* (2012 b, c), Troncoso Palacios y Lobo (2012) Scolaro *et al.* (2012), Lobo *et al.* (2013) y Troncoso-Palacios *et al.* (2013).

Una primera aproximación a las relaciones de *Phymaturus* corresponde al trabajo de Pereyra (1992), donde se estudiaron caracteres de la morfología externa, cariotipo y aloenzimas de seis especies/poblaciones, que fueron analizados mediante un análisis de distancias, por lo que no reflejan relaciones filogenéticas. De todas maneras mucha de la

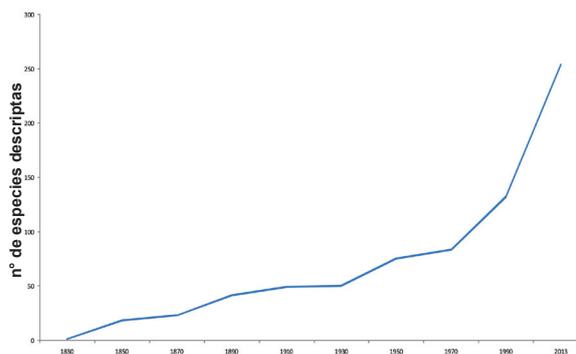


Figura 5. Curva de acumulación donde se observa el crecimiento del número de especies de *Liolaemus* descriptas a lo largo de su historia taxonómica.

Tabla 4. Grupos propuestos dentro de *Liolaemus sensu stricto*. Solo se incluyen trabajos donde se plantean hipótesis filogenéticas basadas en metodología cuantitativa (a excepción de los trabajos de Ceí).

Ortiz, 1981	Ceí, 1986; 1993	Lobo, 2001	Lobo, 2005	Avila et al., 2004	Morando et al., 2007	Avila et al., 2008; 2012	Lobo et al., 2010	Martinez et al., 2012	Quinteros, 2013
<i>elongatus - kriegi</i>	<i>elongatus kriegi</i>	<i>elongatus kriegi</i>	<i>elongatus capillitas kriegi</i>	<i>elongatus kriegi petrophilus</i>		<i>elongatus* kriegi petrophilus pumahuída</i>	<i>elongatus capillitas kriegi</i>		
<i>alticolor - walkeri</i>	<i>alticolor</i>	<i>alticolor</i>	<i>alticolor</i>		<i>bibronii</i>		<i>alticolor - bibronii</i>	<i>bibronii</i>	<i>alticolor - bibronii</i>
<i>constanzae - paulinae</i>	<i>bibronii</i>								
<i>leopardinus</i>		<i>leopardinus</i>	<i>leopardinus</i>				<i>leopardinus</i>		
<i>altissimus - fitzgeraldi</i>	<i>altissimus</i>	<i>altissimus</i>	<i>altissimus</i>				<i>belli</i>		
<i>nigroviridis - lorenzmuelleri</i>	<i>nigroviridis</i>	<i>nigroviridis</i>	<i>nigroviridis</i>				<i>nigroviridis</i>		
<i>pictus</i>	<i>pictus</i>	<i>pictus</i>	<i>pictus</i>				<i>pictus</i>		
<i>tenuis</i>	<i>tenuis</i>	<i>tenuis</i>	<i>tenuis</i>						
<i>gravenhorstii - schroederi</i>	<i>gravenhorstii</i>	<i>gravenhorstii</i>	<i>gravenhorstii</i>				<i>gravenhorstii</i>		<i>gravenhorstii</i>
<i>chiliensis - nitidus</i>	<i>chiliensis</i>		<i>robertmertensi</i>				<i>robertmertensi</i>		<i>robertmertensi</i>
<i>monticola</i>		<i>monticola</i>					<i>monticola</i>		<i>lemniscatus</i>
<i>fuscus - lemniscatus</i>	<i>lemniscatus</i>								
<i>hellmichi</i>		<i>hellmichi</i>							
<i>nigromaculatus</i>		<i>nigromaculatus</i>	<i>nigromaculatus</i>						
<i>donosoi</i>		<i>copiapensis</i>							<i>nigromaculatus</i>
<i>modestus</i>									

* Tal como está definido el grupo *elongatus* es parafilético.

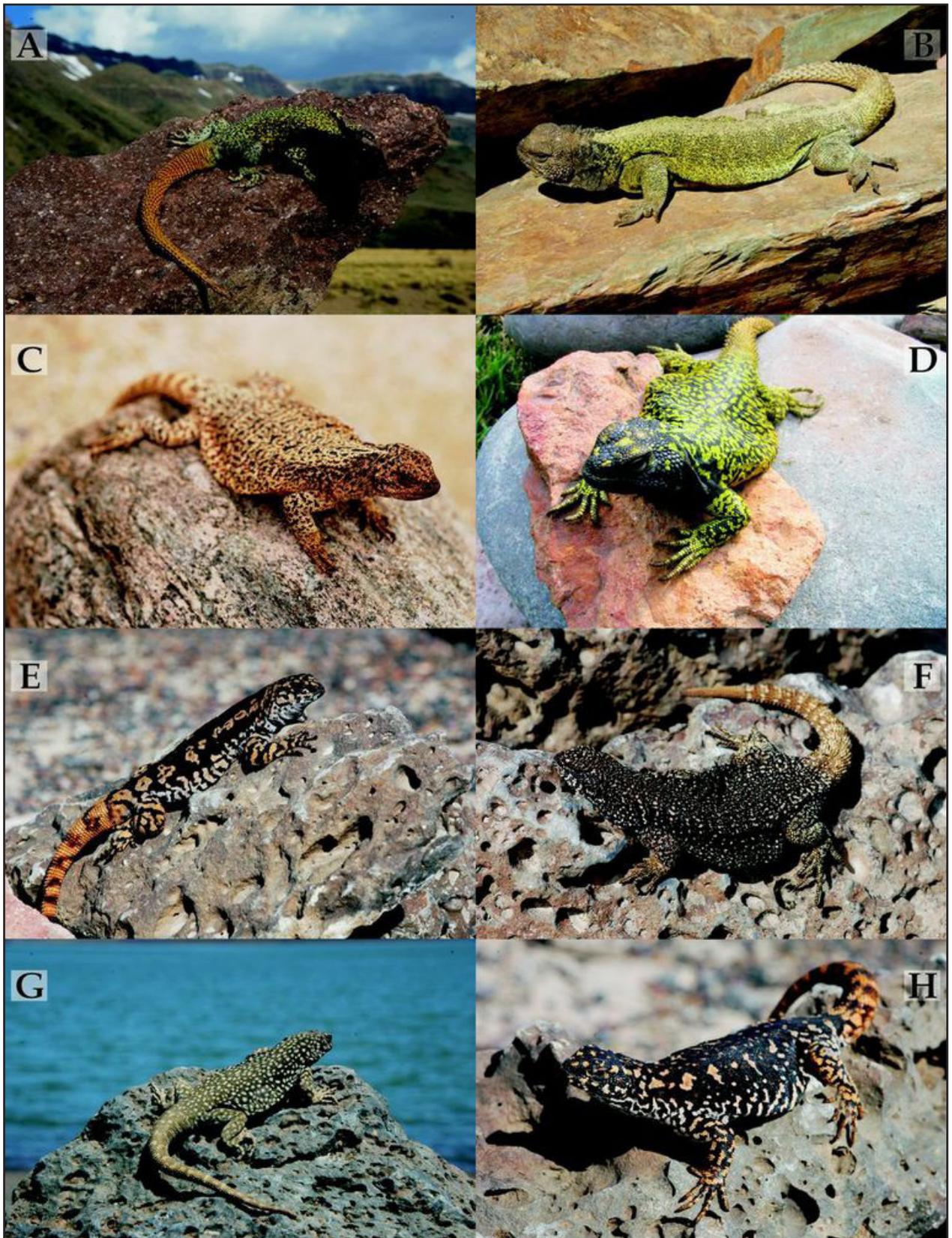


Figura 6. Algunos representantes de *Phymaturus* de la República Argentina descritos en los últimos 30 años. A) *Phymaturus verdugo* grupo de *P. palluma*. B) *Phymaturus mallimaccii* grupo de *P. palluma*. C) *Phymaturus laurenti* grupo de *P. palluma*. D) *Phymaturus dorsimaculatus* grupo de *P. palluma*. E) *Phymaturus spectabilis* grupo de *P. patagonicus*. F) *Phymaturus etheridgei* grupo *P. patagonicus*. G) *Phymaturus zapalensis* grupo *P. patagonicus*. H) *Phymaturus excelsus* grupo *P. patagonicus*. Fotos: C.S Abdala.

Tabla 6. Algunos actos nomenclatoriales a nivel específico dentro de *Phymaturus*. Sólo se incluyeron los nombres propuestos y los válidos actualmente (según Lobo *et al.* 2010a, 2012a; Troncoso Palacios *et al.*, 2013). No se incluye una lista completa de sinonimias (Para ello ver Etheridge y Frost, 2011).

<i>Oplurus bibronii</i> (Guichenot, 1848) → <i>P. palluma</i>	Boulenger	1885	<i>Phymaturus bibronii</i>
<i>Lacerta palluma</i>	Molina	1782	
<i>Cordylus palluma</i>	Meyer	1795	
<i>Centrura flagellifer</i>	Bell	1843	<i>Phymaturus palluma</i>
<i>Urocentron daudini</i>	Fitzinger	1843	
<i>Phymaturus gynechlomus</i>	Corbalán, Sclaro & Debandi	2009	
<i>Phymaturus agilis</i>	Sclaro, Ibarguengoytía & Pincheira-Donoso	2008	<i>Phymaturus spectabilis</i>

información estudiada por Pereyra (1992) fue re-analizada, posteriormente, bajo un criterio cladístico (parsimonia) por Lobo y Quinteros (2005a).

Etheridge (1995) propone dentro de *Phymaturus* a dos grupos: el grupo de *P. palluma*, (formado por: *P. antofagastensis*, *P. palluma*, *P. punae* y *P. mallimaccii*) y el grupo de *P. patagonicus* (formado por: *P. patagonicus*, *P. indistinctus*, *P. nevadoi*, *P. payunia*, *P. somuncurensis* y *P. zapalensis*). Desde esa clasificación propuesta por Etheridge (1995), y hasta el trabajo de Lobo y Quinteros (2005a), no se realizaron estudios referidos a las relaciones filogenéticas del género. Sólo un estudio sobre la dieta en especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* (Espinoza *et al.*, 2004) incluye una hipótesis filogenética donde se logran observar las relaciones de algunas especies de *Phymaturus*. La hipótesis encontrada por Espinoza *et al.* (2004) recupera dentro de *Phymaturus* a dos clados: 1 (*P. indistinctus* (*P. patagonicus* *P. somuncurensis*)), y 2 ((*P. punae* *P. mallimaccii*) (*P. antofagastensis* *P. palluma*)). El primer grupo reflejaría al grupo de *P. patagonicus* y el segundo al grupo de *P. palluma* propuestos por Etheridge (1995).

Lobo y Quinteros (2005a) realizan el primer análisis filogenético exhaustivo en el género *Phymaturus*. Las relaciones filogenéticas de ese trabajo se establecieron utilizando 22 taxa terminales (de *Phymaturus*), de los cuales ocho correspondían a poblaciones con status taxonómico dudoso, y 133 caracteres, obteniendo cuatro diferentes topologías (como resultado de la utilización de cuatro diferentes criterios de codificación de caracteres binarios polimórficos). Como resultado general Lobo y Quinteros (2005a) muestran un consenso de mayoría de estas topologías donde se recuperan los grupos de *P. palluma* y de *P. patagonicus* (el primero con valores

de apoyo muy altos), los mismos propuestos previamente por Etheridge (1995).

Recientemente, Lobo *et al.* (2012d) re-analizan la matriz de datos de Lobo y Quinteros (2005a) aumentando taxa y caracteres (totalizando 36 taxa terminales y 206 caracteres), e incluyendo además un estudio sobre el dimorfismo sexual en especies del género. En este trabajo Lobo *et al.* (2012d) recuperan nueve diferentes topologías (como resultado de la utilización de diferentes valores de K en las búsquedas bajo pesos implicados), de las cuales describen en detalle una hipótesis donde recuperan los dos grandes grupos propuestos por Etheridge (1995), con altos valores de apoyo y recuperados también en los estudios mencionados (Espinoza *et al.*, 2004 y Lobo y Quinteros, 2005a). En este trabajo (Lobo *et al.*, 2012d) se realiza la primera descripción formal de clados dentro de los grupos de *P. palluma* y de *P. patagonicus*, encontrando cinco grupos monofiléticos dentro del primero y cuatro dentro del segundo (Tabla 7).

El análisis filogenético más actual del género es el de Morando *et al.* (2013), donde se realiza un

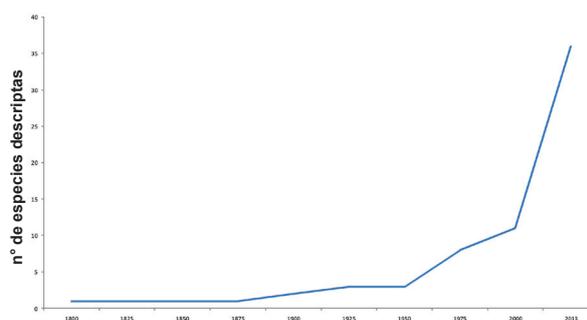


Figura 7. Curva de acumulación donde se observa el crecimiento del número de especies de *Phymaturus* descritas a lo largo de su historia taxonómica.

Tabla 7. Grupos propuestos dentro de *Phymaturus*. Solo se incluyen las propuestas enmarcadas en un análisis filogenético formal.

Etheridge, 1995	Lobo & Quinteros, 2005	Lobo <i>et al.</i> , 2012	Morando <i>et al.</i> , 2013
<i>palluma</i>	<i>palluma</i>	Clado E	<i>verdugo - roigorum</i>
		Clado F	
		Clado G (clado puna)	
		Clado H	<i>mallimacci</i>
		Clado I	<i>vociferator</i>
<i>patagonicus</i>	<i>patagonicus</i>	Clado A	<i>indistinctus</i>
		Clado B	<i>spurcus</i>
		Clado C	
		Clado D	<i>payuniaie</i>

análisis basado en caracteres moleculares de 12 regiones génicas diferentes. Al igual que trabajos previos, Morando *et al.* (2013) recuperan los grupos de *P. Palluma* y de *P. patagonicus* como monofiléticos, y siguiendo lo realizado por Lobo *et al.* (2012d) describe y nombra los clados recuperados dentro de estos dos macrogrupos, encontrando tres clados dentro del grupo de *P. palluma* y tres clados dentro del grupo de *P. patagonicus*.

Seguramente, el número de investigadores que se dedican/dedicarán al estudio taxonómico y/o sistemático de los Liolaemidos se incrementará con el paso de los años. Lo que llevará a un mayor desarrollo de líneas de investigación desde cualquier rama de la Biología, aumentando el conocimiento desde otras perspectivas de este grupo.

Lista indentada de Liolaemidae

A continuación se propone una Clasificación de Liolaemidae (*Ctenoblepharys* (*Liolaemus Phymaturus*)) en forma de lista indentada. Esta clasificación se basó principalmente en los trabajos de Etheridge 1995; Schulte *et al.*, 2000; Lobo, 2001, 2005; Espinoza *et al.*, 2004; Abdala, 2007, Breitman, 2011 y Lobo *et al.*, 2012d. * Por relaciones alternativas de esto grupos ver en Ávila *et al.* (2006, 2007, 2009, 2012). # Por relaciones alternativas de estos grupos ver Quinteros (2011, 2012, 2013). Esta lista está actualizada de Lobo *et al.*, 2010b. Las especies en negrita corresponden a especies que se distribuyen en la República Argentina.

Ctenoblepharys (N = 1)

adpersa

Phymaturus (N = 43)

Grupo palluma: *aguanegra*, *alicahuense*, *antofagastensis*, *bibroni*, *darwinii*, *damasense*, *denotatus*, *dorsimaculatus*, *extrilidus*, *mallimaccii*, *maulense*, *laurenti*, *paihuanense*, *palluma*, *punae*, *roigorum*, *querque*, *verdugo*, *vociferator*, *williamsi*.

Grupo patagonicus: *calcogaster*, *castillensis*, *ceii*, *delheyi*, *desuetus*, *etheridgei*, *excelsus*, *felixi*, *indistinctus*, *manuelae*, *nevadoi*, *patagonicus*, *payunia*, *sinervoi*, *sitesi*, *somuncurensis*, *spectabilis*, *spurcus*, *tenebrosus*, *videlai*, *zapalensis*.

Liolaemus (N = 257)

Subgénero Liolaemus sensu stricto

Grupo alticolor–bibronii: *alticolor*, *abdalai*, *aparicioi*, *araucaniensis*, *bibronii*, *bitaeniatus*, *chaltin*, *curicensis*, *cyaneinotatus*, *exploratorum*, *fuscus*, *gracilis*, *incaicus*, *lativitattus*, *lemniscatus*, *pagaburoi*, *paulinae*, *puna*, *pyriphlogos*, *ramirezae*, *saxatilis*, *tacnae*, *tandiliensis*, *variegatus*, *walkeri*, *yanalcu*

Grupo bellii: *bellii*, *curis*, *fitzgeraldi*, *modestus*, *moradoensis*

Grupo leopardinus: *frassinettii*, *leopardinus*, *ramonensis*, *valdesianus*

Grupo nigromaculatus: *atacamensis*, *ater*, *bisignatus*, *copiapensis*, *donosoi*, *hellmichi*, *kuhlmanni*, *melaniceps*, *nigromaculatus*, *platei*, *pseudolemniscatus*, *sieversi*, *silvai*, *velosoi*, *zapallarensis*

***Grupo kriegi:** *buergeri*, *ceii*, *cristiani*, *kriegi*

Grupo nigroviridis: *constanzae*, *isabelae*, *juanortizi*, *lorenzmuelleri*, *maldonadae*, *melanopleurus*, *nigroviridis*

***Grupo elongatus:** *austromendocinus*, *antumalguen*, *burmeisteri*, *carlosgarini*, *choique*, *elongatus*, *flavipiceus*, *gununakuna*, *parvus*, *petrophilus*, *punmahuida*, *riodamas*, *shitan*, *smaug*, *thermarum*, *tregenzai*

***Grupo capillitas:** *capillitas*, *dicktracyi*, *helioderms*, *talampaya*, *tulkas*, *umbrifer*

Grupo pictus: *brattstroemi*, *argentinus*, *chiloensis*, *codoceae*, *major*, *pictus*, *septentrionalis*, *talcanensis*, *tenuis*, *coeruleus*, *neuquensis*

#**Grupo robertmertensi:** *chiliensis*, *nitidus*, *robertmertensi*, *sanjuanensis*

#**Grupo gravenhorstii:** *cyanogaster*, *gravenhorsti*, *schroederi*

Grupo monticola: *monticola*, *confusus*

Grupo chillanensis: *chillanensis*, *villaricensis*

Subgénero Eulaemus

Sección lineomaculatus

Grupo lineomaculatus: *avilae*, *lineomaculatus*, *hatcheri*, *kolengh*, *morandae*, *silvanae*

Clado sin nombrar

Grupo magellanicus: *caparensis*, *magellanicus*

Grupo archeforus–kingii: *archeforus*, *baguali*, *chacabucoense*, *escarchadosi*, *gallardoi*, *kingii*, *sarmiento*, *scolaroi*, *somuncurae*, *tari*, *tristis*, *uptoni*, *zullyi*

Sección montanus

Serie montanus: *andinus*, *annectens*, *audituvelatus*, *cazaniae*, *chlorosticus*, *disjunctus*, *dorbignyi*, *duellmani*, *eleodori*, *erguetae*, *erroneous*, *etheridgei*, *fabiani*, *famatinae*, *filiorum*, *fittkaui*, *forsteri*, *foxi*, *graciela*, *griseus*, *hajeki*, *halonastes*, *huacahuasicus*, *huayra*, *insolitus*, *inti*, *islugensis*, *jamesi*, *pachecoi*, *juanortizi*, *lopezi*, *manueli*, *melanogaster*, *molinai*, *montanus*, *multicolor*, *nigriceps*, *orientalis*, *ortizi*, *orko*, *pantherinus*, *patriciaturrae*, *pleopholis*, *poconchilensis*, *poecilochromus*, *polystictus*, *porosus*, *pulcherrimus*, *puritamensis*, *reichei*, *roberto*, *robustus*, *rosenmanni*, *ruibali*, *schmidti*, *scrocchii*, *signifier*, *stolzmanni*, *thomasi*, *torresi*, *tropidonotus*, *vallecurensis*, *vulcanus*, *williamsi*

Serie *boulengeri** **Grupo *anomalus*: *acostai*, *anomalus*, *ditadai*, *lentus*, *millcayac*, *pipanaco*, *pseudoanomalus*****Grupo *chacoensis*****Grupo *melanops*****Grupo *goetschi*: *josei*, *martorii*, *puelche*****Clado *cuyanus*: *cuyanus*, *donosobarrosi*, *goetschi*, *mapuche*****Clado *fitzingerii*: *camarones*, *canqueli*, *casamiquelai*, *chehuachekenk*, *dumerili*, *fitzingerii*, *melanops*, *morenoi*, *purul*, *sehuen*, *tromen*, *xanthoviridis**** **Grupo *telsen*: *boulengeri*, *hermannunezi*, *inacayali*, *loboi*, *rothi*, *sagei*, *senguer*, *sitesi*, *tehuelche*, *telsen*****Grupo *laurenti*****Grupo *darwinii*: *abauca*, *cinereus*, *diaguita*, *espinozai*, *koslowskyi*, *montanezi*, *pacha*, *quilmes*, *uspallatensis*****Clado *ornatus*: *albiceps*, *calchaqui*, *crepuscularis*, *irregularis*, *lavillai*, *ornatus*****Clado *grosseorum*: *chacoensis*, *darwinii*, *grosseorum*, *laurenti*, *olongasta**** **Grupo *wiegmannii*: *arambarensis*, *azarai*, *cranwelli*, *cuyumhue*, *lutzae*, *multimaculatus*, *occipitalis*, *rabinoi*, *riojanus*, *salinicola*, *scapularis*, *wiegmannii*****Agradecimientos**

Los autores agradecen a Romina Semham, Sabrina Portelli, Fernando Lobo, Richard Etheridge y Juan Manuel Díaz Gómez por su ayuda en la confección del manuscrito y por discutir ideas sobre el mismo. Dos revisores realizaron comentarios y sugerencias que mejoraron sustancialmente el manuscrito.

Literatura citada

- Abdala, C.S. 2005. Dos nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) y redescipción de *Liolaemus boulengeri* (Koslowsky, 1898). *Cuadernos de Herpetología* 18: 3-33.
- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Abdala, C.S. & Díaz-Gómez, J.M. 2006. A new species of the *Liolaemus darwinii* group (Iguania: Liolaemidae) from Catamarca Province, Argentina. *Zootaxa* 1317: 21-33.
- Abdala, C.S., Quinteros, A.S., Arias, F. Portelli, S. & Palavecino, A.P. 2011. A new species of the *Liolaemus darwinii* group (Iguania: Liolaemidae) from Salta Province, Argentina. *Zootaxa* 2968: 26-38.
- Abdala, C.S., Acosta J. L., Acosta, J.C.; Álvarez, B.B., Arias, F., Avila, L.J., Blanco, M.G., Bonino, M., Boretto, J.M., Brancatelli, G., Breitman, M.F., Cabrera, M.R., Cairo, S., Corbalán, V., Hernando, A., Iburgüengoytia, N.R., Kacoliris, F., Laspiur, A., Montero, R., Morando, M., Pelegrin, N., Fulvio Pérez, C.H., Quinteros, A.S., Semhan, R.V., Tedesco, M.E., Vega, L. & Zalba, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 215-248.
- Abdala C.S., Semhan, R.V., Moreno Azocar, D.L., Bonino, M., Paz, M.M. & Cruz, F. 2012. Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonic clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the

description of three new taxa. *Zootaxa* 3163: 1-32.

- Abdala, C.S., Díaz Gómez, J.M. & Heredia, V.I.J. 2012. From the far reaches of Patagonia: New phylogenetic analyses and description of two new species of the *Liolaemus fitzingerii* clade (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3301, 34-60.
- Abdala, C. S. & Juárez, V. 2013. Taxonomía y filogenia de un grupo de lagartos amenazados: el grupo de *Liolaemus anomalus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 27: 109-153.
- Abdala, V., Abdala, C. & Tulli, M.J. 2006. Muscular characters in the phylogeny of *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaemidae): a reappraisal. *Zootaxa* 1205: 55-68.
- Acosta, J.C., Avila, L.J. & Blanco, G. 1996. Ecología de *Liolaemus boulengeri* (Sauria: Tropiduridae) en el noroeste de la estepa patagónica (Ing. Jacobacci, Rio Negro, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 9: 100-107.
- Ahl, E. 1925. Neue Iguaniden aus dem Zoologischen Museum Berlin. *Zoologischer Anzeiger* 62: 85-88.
- Aparicio, J. & Ocampo, M. 2010. *Liolaemus* grupo *montanus* Etheridge, 1995 (Iguania – Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 4: 133-135.
- Aun, L. & Martori, R. 1998. Reproducción y dieta de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993. *Cuadernos de Herpetología* 12: 1-9.
- Avila, L.J.; Montero, R.; Morando, M.; Tedesco, M.E.; Acosta, J.C.; Federico, L.; Lobo, F. & Vega, L. 2000. Categorización de las lagartijas y anfisbenas de Argentina. *En*: Lavilla, E.O.; Richard, E. & Scrocchi, G. (eds.). Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.
- Ávila, L.J.; Morando, M.; Perez, C.H.F. & Sites, Jr., J.W. 2004. Phylogenetic relationships of lizards of the *Liolaemus petrophilus* group (Squamata, Liolaemidae), with description of two new species from western Argentina. *Herpetologica* 60: 187-203.
- Ávila, L.J., Morando, M. & Sites Jr., J.W. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the

- Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Ávila, L.J., Morando, M., Pérez, C.H.F. & Sites Jr., J.W. 2007. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Liolaemini) from southern Mendoza province, Argentina. *Zootaxa* 1452: 43-54.
- Ávila, L.J., Morando, M. & Sites Jr., J.W. 2008. New species of the iguanian lizard genus *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Herpetology* 42: 186-196.
- Ávila, L.J.; Morando, M.; Perez, D.R. & Sites, Jr., J.W. 2009. A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmannii* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa* 2234: 39-45
- Ávila, L.J., Martínez, L.E. & Morando, M. 2011. Lista de las lagartijas y anfisbaenas de Argentina: una actualización. Los que se van, Buenos Aires.
- Ávila, L.J.; Pérez, C.H.F.; Medina, C.D.; Sites, J.W., JR., & Morando, M. 2012. A new species of lizard of the *Liolaemus elongatus* clade (Reptilia: Iguania: Liolaemini) from Curi Leuvu River Valley, northern Patagonia, Neuquén, Argentina. *Zootaxa*: 37-52.
- Ávila, L. J., Martínez, L. E. & Morando, M. 2013. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa* 3616: 201-238.
- Barbour, T. 1921. On a small collection of reptiles from Argentina. *Proceedings of Biological Society of Washington* 34: 139-142.
- Bell, T. 1843. Reptiles, Part V. *En: 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.
- Bonino, M.F.; Moreno Azócar D.L.; Tulli M. J.; Abdala C. S.; Perotti M.G. & Cruz, F.B. 2011. Running in cold weather: morphology, thermal biology and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). *Journal of Experimental Zoology part A-Ecological Genetics and Physiology* 315: 495-503.
- Boretto, J.M. & Ibarzüengoytía, N.R. 2006. Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27: 25-36.
- Boretto, J.M.; Ibarzüengoytía, N.R.; Acosta, J.C.; Blanco, G.M.; Villavicencio, J. & Marinero, J.A. 2007. Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28: 427-432.
- Boulenger, G.A. 1885a. Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). Volume 2. Iguanidae, Xenosauridae, Zonuridae, Anguillidae, Anellidae, Helodermatidae, Varanidae, Xantusiidae, Teiidae. London: Printed by Order of the Trustees.
- Boulenger, G.A. 1885b. A list of reptiles and batrachians from the Province Rio Grande do Sul, Brazil, sent to the Natural-History Museum by Dr. H. von Ihering. *Annals and Magazine of Natural History, Series 5* 16: 191-196.
- Boulenger, G.A. 1891. Description of a new lizard of the genus *Ctenoblepharis* from Chili. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1891: 3.
- Boulenger, G.A. 1902. Descriptions of new batrachians and reptiles from the Andes of Peru and Bolivia. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7* 10: 394-402.
- Breitman, M.F., Ávila, L.J., Sites Jr., J.W. & Morando, M. 2011. Lizards from the end of the world: phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 365-376.
- Burmeister, H. 1861. Reise durch die La Plata-Staaten mit besonderer Rücksicht auf die Physische Beschaffenheit und den Culturzustand der Argentinische Republik. Ausgeführt in den Jahren 1857, 1858, 1859 un 1860. Volume 2.
- Burt, C.E. & Burt, M.D. 1931. South American lizards in the collection of the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 61: 227-395.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Segunda edición. Monografía 13, serie biología. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Organización de los Estados Americanos.
- Cabrera P.; Scrocchi G.J. & Cruz, F.B. 2013. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (Sauria: Liolaemidae): morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger* 252: 299-306.
- Cánovas, M.G.; Acosta, J.C.; Villavicencio, H.J. & Marinero, A.J. 2006. Dimorfismo sexual y morfometría de una población de *Liolaemus olongasta* (Iguania: Liolaeminae) en la Laja, Albardón, San Juan, República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 19: 57-61.
- Cei, J.M. 1974. Two new species of *Ctenoblepharis* (Reptilia, Iguanidae) from the arid environments of the central Argentina (Mendoza Province). *Journal of Herpetology* 8: 71-75.
- Cei, J.M. 1979. Remarks on the South American iguanid lizard *Liolaemus anomalus* Koslowsky, and the synonymy of *Phrynosaura wernerii* Müller (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 13: 183-186.
- Cei, J.M. 1980. New endemic iguanid lizards from the Famatina Mountains of western Argentina. *Journal of Herpetology* 14: 57-64.
- Cei, J.M. 1983. Una nueva subespecie de *Liolaemus anomalus* de la región árida halófila de Salinas Grandes (Provincia de Córdoba, Argentina). *Deserta* 7: 172-178.
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie* 4: 1-527.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Museo Regionale di Scienze Naturale, Torino, Monografie* 14: 1-949.
- Cei, J.M. & Castro, L.P. 1973. Taxonomic and serological researches on the *Phymaturus patagonicus* complex. *Journal of Herpetology* 7: 237-247.
- Cei, J.M. & Roig, V. 1975. A new lizard from the Sierra del Nevado mountains, central Argentina. *Journal of Herpetology* 9: 256.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1980. Two new subspecies of the *Liolaemus fitzingeri* complex from Argentina. *Journal of*

- Herpetology* 14: 37-43.
- Cei, J.M. & Scolaro, J.A. 1982. A new species of the Patagonian genus *Vilcunia*, with remarks on its morphology, ecology and distribution. *Journal of Herpetology* 16: 354-363.
- Cei, J.M., Etheridge, R.E. & Videla, F. 1983. Especies nuevas de iguánidos del noroeste de la provincia de San Juan (Reserva provincial San Guillermo), Argentina. *Deserta* 7: 316-323.
- Cei, J.M. & Videla, F. 2003. A new *Phymaturus* species from volcanic Cordilleran mountains of the south-western Mendoza Province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 20: 291-314.
- Cei, J.M.; Lanza, B. & Poggesi, M. 1975. On the morphology and taxonomy of *Ctenoblepharis rabinoi* Cei and *Liolaemus multimaculatus* (Duméril et Bibron) from central and eastern Argentina. *Natura Milano* 66: 101-113.
- Conrad, J.L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310: 1-182.
- Cope, E.D. 1864. On the characters of the higher groups of Reptilia Squamata and especially of the Diploglossa. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 16: 224-231.
- Cope, E.D. 1868. An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Ecuador and the Upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 96-140.
- Cope, E.D. 1875. Report on the Reptiles brought by Professor James Orton from the middle and upper Amazon and western Peru. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8: 159-183.
- Corbalán, V.; Scolaro, J.A. & Debandi, G. 2009. A new species of the genus *Phymaturus* of the *flagellifer* group from central-western Mendoza, Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 2021: 42-56.
- Cruz, F.B. & Ramírez Pinilla, M. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae), del Chaco occidental, Salta, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 10: 33-39.
- Cruz, F. B., Fitzgerald L., Espinoza R.E. & Schulte, J.A. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- Cruz F.B., Belver, L.; Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., Blanco, G. & Cánovas, M.G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: Phylogenetic constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112 : 425-432.
- Cruz, F.B., Antenucci, D., Luna, F., Abdala, C.S. & Vega, L.E. 2011. Energetics in Liolaemini lizards: implications of a small body size and ecological conservatism. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 181: 373-382.
- Díaz Gómez, J.M. 2007. Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian Puna. *South American Journal of Herpetology* 2: 59-68.
- Díaz Gómez, J.M. 2011. Estimating ancestral ranges: Testing methods with a clade of Neotropical lizards (Iguania: Liolaemidae). *PLoS ONE* 6: e26412.
- Díaz Gómez, J.M. & Lobo, F. 2006. Historical biogeography of a clade of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) based on ancestral areas and dispersal-vicariance analysis (DIVA). *Papéis Avulsos de Zoologia* 46: 261-274.
- Donoso-Barros, R. 1966. Reptiles de Chile. Santiago: Ediciones de la Universidad de Chile.
- Donoso-Barros, R. 1972. Contribución al conocimiento del género *Ctenoblepharis* Tschudi y *Phrynosaura* Werner (Sauria, Iguanidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 44: 129-134.
- Donoso-Barros, R. 1973a. Una nueva lagartija magallánica (Reptilia, Iguanidae). *Neotropica* 19: 163-164.
- Donoso-Barros, R. 1973b. Un nuevo saurio de Bolivia (Lacertilia Iguanidae). *Neotropica* 19: 132-134
- Donoso-Barros, R. & Cei, J.M. 1971. New lizards from the volcanic Patagonian plateau of Argentina. *Journal of Herpetology* 5: 89-95.
- Duméril, A.H.M. 1855. Reptiles, 284-296. *En: du Petit-Thouars, A.A. (ed.), Voyage autor du monde sur la frégate La Venus, pendant les années 1836-1839, commandée par Abel Dupetit-Thouars. Volume 5. Zoologie (Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Poissons) Atlas.*
- Duméril, A.M.C. & Bibron, G. 1837. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles. Volume 4. Histoire de Quarante-six Genres et de Cent Quarante-six Espèces de la Famille des Iguaniens, de l'Ordre des Sauriens. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris.*
- Escobar, C.A.; Labra, A. & Niemeyer, H.M. 2001. Chemical composition of preloacal secretions of *Liolaemus* lizards. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1677-1690.
- Espinoza, R.E.; Wiens, J.J. & Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R.E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharis adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge, R.E. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmannii* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs* 14: 293-352.
- Etheridge, R.E. & de Queiroz, K. 1988. A phylogeny of Iguanidae, 283-367. *En: Estes, R. & Pregill, G. (eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp. Stanford University Press, Stanford, California.*
- Etheridge, R. & Frost, D.R. 2010. Catalogues of the pleurodont iguanian families: Liolaemidae. Version 1 (19 May 2010). Disponible en: <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/f/Liolaemidae.pdf>> Último acceso: 7 de julio de 2013.
- Fitzinger, L.J.F.J. 1843. *Systema Reptilium. Fasciculus Primus.* Wien: Braumüller et Seidel.
- Frost, D.R. & Etheridge, R.E. 1989 A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Miscellaneous Publication University of Kansas Museum of Natural History* 81: 1-62.
- Frost, D.R.; Etheridge, R.; Janies, D. & Titus, D.A. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of Polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata:

- Iguania). *American Museum Novitates* 3343: 1-38.
- Frutos, N. & Belver, L. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993 (Iguania: Liolaemini) en el noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21: 83-92.
- Frutos, N.; Camporro, L.A. & Avila, L.J. 2007. Ámbito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana* 71: 142-149.
- Girard, C.F. 1855. Abstract of a report to Lieut. James M. Gilliss, U.S.N., upon the reptiles collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chili. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7: 226-227.
- Girard, C.F. 1858. United States Exploring Expedition During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, Under the Command of Charles Wilkes, U.S.N. Vol. 20 (Herpetology). J. B. Lippincott, Philadelphia.
- Goetsch, W. & Hellmich, W. 1932. Variabilität bei chilenischen Eidechsen und Fröschen. *Zeitschrift für Inductive Abstammungs-Vererbungslehre* 62: 67-72.
- Gravenhorst, J.L.C. 1837. Beiträge zur genauern Kenntniss einiger Eidechsegattungen. *Nova Acta Physico-medica Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum Halle* 18: 712-784.
- Gray, J.E. 1845. Catalogue of the specimens of Lizards in the collection of the British Museum. London: Trustees of the British Museum.
- Guichenot, A. 1848. Reptilianos, 1-136. En: Gay, C. (ed.), *Historia Física y Política de Chile*. Volume 2 (Zoología). Maulde and Renou, Paris.
- Habit, E.M. & Ortiz, J.C. 1996. Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia: Tropicuridae). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 67: 7-14.
- Hallowell, E. 1856. Notes on the reptiles in the collection of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, by Dr. Hammond, U.S.A. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 8: 221-238.
- Halloy, S. & Laurent, R.F. 1988. Notes éco-éthologiques sur *Liolaemus huacahuasicus* Laurent (Iguanidae) du Nord-Ouest argentin. *Revue Française de Aquariologie* 14: 137-144.
- Halloy, M. 1996. Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropicuridae), a South American lizard. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 32: 43-57.
- Halloy, M. 2004. Comportamiento y filogenia: un ejemplo en lagartos arenícolas del género *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Liolaemidae). *Acta zoológica lilloana* 48: 103-121.
- Halloy, M. 2012. Visual display variations in neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to sex and season. *The Herpetological Journal* 22: 265-268.
- Halloy, M.; Boretto, J.M. & Ibarquengoytía, N. 2007a. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology* 2: 141-147.
- Halloy, M.; Etheridge, R. & Burghardt, G. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12: 1-37.
- Halloy, M.; Guerra, C. & Robles, C. 2007. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): ambiguity and keeping males interested? *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 43: 110-118.
- Halloy, M. & Halloy, S. 1997. An indirect form of parental care in a high altitude viviparous lizard, *Liolaemus huacahuasicus* (Tropicuridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 33: 139.
- Halloy, M. & Robles, C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 38: 118-129.
- Halloy, M. & Robles, C. 2003. Patrones de actividad y abundancias relativas en un lagarto del noroeste argentino, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 17: 67-73.
- Halloy, M.; Robles, C. & Cuzzo, F. 2006. Diet in two syntopic neotropical lizard species of *Liolaemus* (Liolaemidae): interspecific and intersexual differences. *Revista Española de Herpetología* 20: 47-56.
- Hombron, J. & Jacquinot, H. 1847. Reptiles. En: Dumont d'Urville, M.J. (ed.) *Voyage au Pole Sud et dans l'Océanie sur les corvettes l'Astrolabe et la Zéélé*. 1837-40, Paris.
- Ibarquengoytía, N.R. 2004. Prolonged cycles as a common reproductive pattern in viviparous lizards from Patagonia, Argentina. Reproductive cycle of *Phymaturus patagonicus*. *Journal of Herpetology* 38:73-79.
- Ibarquengoytía N.R. 2005. Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Arid Environments* 62: 435-448.
- Ibarquengoytía, N.R.; Acosta, J.C.; Boretto, J.M.; Villavicencio, H.J.; Marinero, J.A. & Krenz, J.D. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 620-1630.
- Ibarquengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1996. Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropicuridae): biennial female reproductive cycle? *Herpetological Journal* 6: 137-143.
- Ibarquengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1998. Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of southern South America: plastic cycles in response to climate? *Herpetological Journal* 8: 99-105.
- Ibarquengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1999. Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropicuridae). *Herpetological Journal* 9: 111-117.
- Jaksic, F.M. & Núñez, H. 1979. Escaping behavior and morphological correlates in two *Liolaemus* species of central Chile (Lacertilia: Iguanidae). *Oecologia* 42: 119-122.
- Kacolis, F.; Williams, J.D.; Ruiz de Arcaute, C. & Cassinol, C. 2009a. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolaemidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4: 229-234.
- Kacolis, F.P.; Berkunsky, I. & Williams, J.D. 2009b. Methods for assessing population size in sand dune lizards (*Liolaemus multimaculatus*). *Herpetologica* 65: 219-226.
- Kacolis, F.; Guerrero, E. & Williams, J. 2009c. Nadando debajo de la arena: observaciones sobre un peculiar comportamiento en *Liolaemus multimaculatus*. *Cuadernos de Herpetología* 23: 97-99.
- Koslowsky, J. 1896. Sobre algunos reptiles de patagonia y otras

- regiones Argentinas. *Revista del Museo de La Plata* 7: 447-457.
- Koslowsky, J. 1898. Enumeración sistemática y distribución de los reptiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 8: 161-200.
- Kozykariski, M.L.; Belver, L.C. & Avila, L.J. 2011. Diet of the desert lizard *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemini) in northern La Rioja Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 1237-1239.
- Labra, A. 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology* 112: 993-999.
- Labra, A., Beltrán, S. & Niemeyer, H.M. 2001. Chemical exploratory behavior in the lizard *Liolaemus bellii*. *Journal of Herpetology* 35: 51-55.
- Labra, A., Escobar, C.A., Aguilar, P.M. & Niemeyer, H.M. 2002. Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 141-147.
- Labra, A. & Niemeyer, H.M. 1999. Intraspecific chemical recognition in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1799-1811.
- Lambrot, M. 1985. Variación morfológica dentro y entre dos razas cromosómicas de *Liolaemus monticola* (Iguanidae) separadas por una barrera biogeográfica. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 18: R-143.
- Lambrot, M. 1991. Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by riverine barriers in the Andean Range. *Copeia* 1991: 1044-1059.
- Lambrot, M. 1993. Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. *Evolución Biológica, Bogotá* 7: 133-151.
- Laspiur, A. & Acosta, J.C. 2007. Dimorfismo sexual de *Liolaemus cuyanus* Cei & Scolaro, 1980 (Iguania: Liolaemidae) en una población de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología* 14: 47-50.
- Laspiur, A.; Ripoll, Y. & Acosta, J.C. 2006. Dimorfismo sexual de *Liolaemus riojanus* (Iguania: Liolaemidae) en una población de un desierto arenoso del Monte de San Juan, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 20: 87-94.
- Laurent, R.F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1: 15-18.
- Laurent, R.F. 1984. Fenogramas de algunas especies representativas del género *Liolaemus* y géneros vecinos (Iguanidae, Reptilia). *Acta Zoologica Lilloana* 38: 5-17.
- Laurent, R.F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 1: 1-37.
- Laurent, R.F. 1992. Reflexiones sobre las ventajas y los defectos del cladismo. *Acta Zoologica Lilloana* 41: 1-3.
- Laurent, R.F. 1995. A tentative arrangement of subgenera of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 31: 10-14.
- Lesson, R.P. 1830. Observations générales sur les reptiles recueillis dan la voyage de la corvette La Coquille, 1-66. En: Duperrey, L.I. (ed.), Voyage autour du Monde, exécuté par Ordre du Roi, sur la Corvette de sa Majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824, 1825. Volume 2 (Zoologie) and Atlas. Tome 2, Partie 1, Chapt. 9, Livraison 17. Arthur Bertrand, Paris.
- Lobo, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 11: 137-150.
- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro grupo *chiliensis* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoologica Lilloana* 49: 65-87.
- Lobo, F. & Abdala, C. 2002. La información cladística de un set de datos morfológicos en lagartos del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 16: 137-150.
- Lobo, F. & Abdala, C.S. 2007. Descripción de una nueva especie de *Phymaturus* del grupo de *P. palluma* de la provincia de Mendoza, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21: 103-113.
- Lobo, F. & Quinteros, S. 2005a. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia* 45: 143-177.
- Lobo, F. & Quinteros, S. 2005b. 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: 535-540.
- Lobo, F.; Abdala, C.S. & Valdecantos, S. 2010a. Taxonomic studies of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae): Description of four new species. *South American Journal of Herpetology* 5: 102-126.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E. & Quinteros, S. 2010b. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for Liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1-30.
- Lobo, F.; Cruz, F.B. & Abdala, C. 2012. Multiple lines of evidence show that *Phymaturus agilis* Scolaro, Ibargüengoytia, and Pincheira-Donoso, 2008 is a junior synonym of *Phymaturus spectabilis* Lobo & Quinteros, 2005. *Cuadernos de Herpetología* 26: 21-27.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E.; Sanabria, E.A. & Quiroga, L.B. 2012. A new *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from the southern extreme of the Argentine Puna. *Copeia* 2012: 12-22.
- Lobo, F.; Nenda, S.J. & Slodki, D. 2012. A new lizard of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Argentina. *Herpetologica* 68: 121-133.
- Lobo, F.; Abdala, C.S. & Valdecantos, S. 2012. Morphological diversity and phylogenetic relationships within a South-American clade of iguanian lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zootaxa* 3315: 1-41.
- Lobo, F.; Laspiur, A. & Acosta, J.C. 2013. Description of new Andean species of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Northwestern Argentina. *Zootaxa* 3683: 117-132.
- Marinero, J.A.; Acosta, J.C.; Buff, R. & Gomez, P. 2005. *Liolaemus sanjuanensis*. Reproduction. *Herpetological Review* 36: 452.
- Martins E.P.; Labra, A.; Halloy, M. & Thompson, J.T. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- Martínez, L.E.; Ávila, L.J.; Pérez, C.H.F.; Pérez, D.R.; Sites, Jr., J.W. & Morando, M. 2011. A new species of *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) endemic to the Auca Mahuida volcano, Northwestern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3010: 31-46.
- Martori, R. & Aun, L. 2010. Reproducción y variación de grupos de tamaño en una población de *Liolaemus koslowskyi* (Squamata: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 24: 39-55.
- Martori, R.A. & Aun, L. 1997. Reproduction and fat body cycle

C. S. Abdala & A. S. Quinteros — Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae

- of *Liolaemus wiegmanni* in central Argentina. *Journal of Herpetology* 31: 578-581.
- Marx, H. 1960. A new iguanid lizard of the genus *Ctenoblepharis*. *Fieldiana Zoology* 39: 407-409.
- Meyer, F.A.A. 1795. Synopsis Reptilium Novam ipsorum Sistens Generum Methodum, nec non Gottingensium hujus Ordinis Animalium Enumerationem.
- Molina, G.I. 1782. Saggio sulla Storia Naturale del Chili. Bologne: Stamperia di S. Tommaso d'Aquino.
- Morando, M. 2004. Sistemática y filogenia de grupos de especies de los géneros *Phymaturus* y *Liolaemus* (Squamata: Tropicuridae: Liolaemidae). Tesis Doctoral Universidad Nacional de Tucumán.
- Morando, M.; Ávila, L.J. & Sites, Jr., J.W. 2003. Sampling strategies for delimiting species: genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian. South America. *Systematic Biology* 52: 159-185.
- Morando, M.; Ávila, L.J.; Baker, J. & Sites, Jr., J. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for introgression on incomplete lineage sorting. *Evolution* 58: 842-861.
- Morando, M.; Avila, L.J.; Turner, C.R. & Sites, Jr., J.W. 2007. Molecular evidence for a species complex in the Patagonian lizard *Liolaemus bibronii* and phylogeography of the closely related *Liolaemus gracilis* (Squamata: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43:952-973.
- Morando, M.; Avila, L.J.; Perez, C.H.F.; Hawkins, M.A. & Sites, Jr., J.W. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): Implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 694-714.
- Moreno Azócar D.L.; Vanhooydonck B.; Bonino M.F.; Perotti M.G.; Abdala C.S.; Schulte J.A. & Cruz, F.B. 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171: 773-788.
- Müller, L. 1928. Herpetologische Mitteilungen. *Zoologischer Anzeiger* 77: 61-84.
- Müller, L. & Hellmich, W. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. VIII. Bemerkungen über *Liolaemus tenuis* (Duméril et Bibron). *Zoologischer Anzeiger* 104: 304-310.
- Navarro, J. & Núñez, H. 1992. Acerca de la ausencia de poros prelocales en *Liolaemus cristiani*, nominación del alotipo y cariotipo de la especie. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 323: 35-38.
- Núñez, H. & Jaksic, F. 1992. Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 43: 63-91.
- Núñez, H. & Yáñez, J.L. 1983. *Ctenoblepharis audituvelatus* new species, a lizard from northern Chile (Reptilia: Iguanidae). *Copeia* 1983: 454-457.
- Núñez, H. & Yáñez, J. 1984. *Abas* y *Velosaura* nuevos géneros de lagartos Iguanidae y proposiciones sistemáticas respecto de los grupos aliados (Reptilia: Squamata). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural Chile* 40: 97-105.
- Núñez, H.; Veloso, A.; Espejo, P.; Veloso, C.; Cortés, A. & Araya, S. 2010. Nuevas especies de *Phymaturus* (grupo *palluma*) para la zona Cordillerana Central de Chile (Reptilia, Sauria, Liolaemidae). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 59: 41-74.
- Núñez, H.; Navarro, J.; Garin, C.; Pincheira-Donoso, D. & Meriggio, D. 2003. *Phrynosaura manueli* and *Phrynosaura torresi*, new species of lizards from northern Chile (Squamata: Sauria). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 52: 67-88.
- O'Grady, S.P.; Morando, M.; Avila, L. & Dearing, M.D. 2005. Correlating diet and digestive tract specialization: Examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology* 108: 201-210.
- Ortiz, J.C. 1981. Estudio multivariado de las especies de *Liolaemus* del grupo nigromaculatus (Squamata, Iguanidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 14: 247-265.
- Ortiz, J.C. 1994. Una nueva especie de lagarto altoandino del género *Liolaemus* (Sauria, Tropicuridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 65: 191-195.
- Paz, M. 2012. Actualización filogenética del grupo de *Liolaemus boulengeri* (Iguania: Liolaemidae). Tesina de Licenciatura. Universidad Nacional de Tucumán.
- Pellegrin, J. 1909. Description de cinq lézards nouveaux des hauts plateaux du Pérou et de la Bolivie, appartenant au genre *Liolaemus*. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Paris* 15: 324-329.
- Pereyra, E.A. 1985. Nuevo iguánido del género *Phymaturus* del noroeste Argentino. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 2: 3-4.
- Pereyra, E.A. 1992. Nueva especie de lagarto andino: *Liolaemus vallecurensis* (Tropicuridae, Liolaeminae). *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural Santiago* 321: 10-14.
- Pincheira-Donoso, D. 2004. Una nueva especie del género *Phymaturus* (Iguania: Tropicuridae: Liolaemini) del centro-sur de Chile. *Multequina* 13: 57-70.
- Pincheira-Donoso, D. & Núñez, H. 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus* (Iguanidae Tropicuridae, Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. *Publicación Ocasional. Museo Nacional de Historia Natural* 59: 7-486.
- Pincheira-Donoso, D.; Scolaro, J.A. & Schulte II, J.A. 2007. The limits of polymorphism in *Liolaemus rothi*: Molecular and phenotypic evidence for a new species of the *Liolaemus boulengeri* clade (Iguanidae, Liolaemini) from boreal Patagonia of Chile. *Zootaxa* 1452: 25-42.
- Pincheira-Donoso, D.; Scolaro, J.A. & Sura, P. 2008. A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa* 1800: 1-85.
- Pyron, R.A.; Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *Evolutionary Biology* 13:
- Quinteros, A.S. 2011. Filogenia morfológica y molecular del grupo *alticolor* (Iguania: Liolaemidae). Evolución de caracteres del dimorfismo sexual. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- Quinteros, A.S. 2012. Taxonomy of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae), with descriptions of two new species. *Herpetologica* 68: 100-120.
- Quinteros, A.S. 2013. A morphology-based phylogeny of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3670: 1-32.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1991. Estudio histológico de los tractos reproductivos y actividad cíclica anual reproductiva de

- machos y hembras de dos especies del género *Liolaemus* (Reptilia, Sauria, Iguanidae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1991. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus*. *Journal of Herpetology* 25: 205-208.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1992. Variaciones histológicas en los tractos reproductivos de hembras de algunas especies ovíparas de *Liolaemus* (Reptilia: Iguanidae) en diferentes estados de actividad reproductiva. *Acta Zoológica Lilloana* 42: 115-122.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1994. Reproductive and fat body cycles of the oviparous lizard *Liolaemus scapularis*. *Journal of Herpetology*, 28: 521-524.
- Robles, C. & Halloy, M. 2008. Seven-year relative abundance in two syntopic neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* and *L. ramirezae* (Liolaemidae), from Northwestern Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 22: 73-79.
- Robles, C. & Halloy, M. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 4: 253-258.
- Robles, C. & Halloy, M. 2010. Core area overlap in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to territoriality and reproductive strategy. *The Herpetological Journal* 20: 243-248.
- Robles, C. & Halloy, M. 2012. Lack of evidence for mate choice in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): weight, color and familiarity. *Salamandra* 48: 115-121.
- Rocha, C.F.D. 1988. Ritmo de atividade e microclimatologia do habitat de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). *Anais do Seminário Regional de Ecologia de São Carlos* 6: 269-281.
- Rocha, C.F.D. 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 23: 292-294.
- Rocha, C.F.D. 1990. Reproductive effort in the Brazilian sand lizard *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae). *Ciência e Cultura São Paulo* 42: 1203-1206.
- Salica, M.J. & Halloy, M. 2009. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to reproductive state. *Revista Española de Herpetología* 23: 141-149.
- Schulte, J.A.; Macey, J.R.; Espinoza, R.E. & Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Schulte, J. A.; Valladares, J.P & Larson, A. 2003. Phylogenetic relationships within Iguanidae inferred using molecular and morphological data and a phylogenetic taxonomy of iguanians lizards. *Herpetologica* 59: 399-419.
- Schulte II, J.A.; Losos, J.B.; Cruz, F.B. & Nuñez, H. 2004. The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini) *Journal of Evolutionary Biology* 17: 408-420.
- Scolaro, J.A. & Cej, J.M. 2003. Una excepcional nueva especie de *Phymaturus* de la precordillera de Chubut, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Facena* 19: 157-162.
- Scolaro, J.A. & Iburgüengoytía, N.R. 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.; Iburgüengoytía, N.R. & Pincheira-Donoso, D. 2008. When starvation challenges the tradition of niche conservatism: On a new species of the saxicolous genus *Phymaturus* from Patagonia Argentina with pseudo arboreal foraging behaviour (Iguania, Liolaemidae). *Zootaxa* 1786: 48-60.
- Scolaro, J.A. & Pincheira-Donoso, D. 2010. 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.
- Scolaro, J.A. & Tappari, O.F. 2009. Una nueva especie del género *Phymaturus* del "grupo patagonicus" en los afloramientos rocosos del sudoeste de la provincia de Río Negro, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). *Naturalia Patagónica* 5: 80-93.
- Scolaro, J.A.; Méndez de la Cruz, F. & Iburgüengoytía, N. 2012. A new *Phymaturus* of the patagonicus clade (Squamata, Liolaemidae) revealed in southern Patagonia of Argentina. *Zootaxa* 3451: 17-30.
- Scrocchi, G.J.; Abdala, C.S. Nori, J. & Zaher, H. 2010. Reptiles de la provincia de Río Negro, Argentina. Fondo Editorial Rionegrino, Viedma.
- Semhan, R.V.; Halloy, M. & Abdala, C.S. 2013. Diet and reproductive states in a high altitude Neotropical lizard, *Liolaemus crepuscularis* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 8: 102-108.
- Shreve, B. 1941. Notes on Ecuadorian and Peruvian reptiles and amphibians with descriptions of new forms. *Proceedings of the New England Zoological Club* 18: 71-83.
- Steindachner, F. 1867. Reise der österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorff-Urbair. Zoologischer Theil. 3. Reptilien. Wien: K. K. Hof- und Staatsdruckerei.
- Steindachner, F. 1891. Über einige neue und seltene Reptilien- und Amphibien-Arten. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch Naturwissenschaftliche Classe* 100: 289-314.
- Tiedemann, F. & Häupl, M. 1980. Typenkatalog der Herpetologischen Sammlung Teil II: Reptilia. *Kataloge der Wissenschaftlichen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien* 4: 5-70.
- Townsend, T.M.; Mulcahy, D.G.; Noonan, B.P.; Sites Jr., J.W.; Kuczynski, C.A.; Wiens, J.J. & Reeder, T.W. 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 363-380.
- Troncoso-Palacios, J.; Lobo, F.; Etheridge, R.; Acosta, J.C. & Laspiur, A. 2013. The rediscovery of *Oplurusibroni* Guichenot, 1848 a valid species of the liolaemid genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3652: 547-561.
- Tschudi, J.J. 1845. Reptilium conspectus quae in Republica Peruana reperiuntur et pleraquae observata vel collecta sunt in itinere a Dr. J. J. de Tschudi. *Archiv für Naturgeschichte* 11: 150-170.
- Tulli, M.J.; Abdala, V. & Cruz, F.B. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in

- Liolaemini lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 843-855.
- Tulli, M.J.; Abdala, V. & Cruz, F.B. 2012. Effects of different substrates on sprint performance of lizards. *Journal of Experimental Biology* 215: 774-784.
- Valdecantos M.S.; Lobo, F. & Martínez, V. 2007. Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 21: 31-44.
- Valdecantos, M.S. & Lobo, F. 2007. Dimorfismo sexual en *Liolaemus multicolor* y *L. irregularis* (Iguania: Liolaemidae). *Revista Española de Herpetología* 21: 55-69.
- Valdecantos, M.S.; Martínez, V.; Lobo, F.J. & Cruz, F.B. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38: 126-134.
- Valladares, J.P.; Etheridge, R.E.; Schulte II, J.A.; Manríquez, G. & Spotorno, A. 2002. Nueva especie de lagartija del norte de Chile, *Liolaemus molinai* (Reptilia: Liolaeminae). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 473-489.
- Vega, L.E. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 7: 49-53.
- Vega, L. & Bellagamba, P.J. 2005. Ciclo reproductivo de *Liolaemus gracilis* Bell, 1843 (Iguanidae: Tropiduridae) en las dunas costeras de Buenos Aires, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 18:3-13.
- Veloso, A.; Sallaberry, M.; Navarro, J.; Iturra, P.; Valencia, J.; Penna, M. & Díaz, N. 1982. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. *En: El Hombre y Los Ecosistemas de Montaña*, 135-268. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, Montevideo.
- Vidal, M.A.; Ortiz, J.A.; Ramírez, C.C. & Lamborot, M. 2005. Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis*. *Amphibia-Reptilia* 26: 343-351.
- Videla, F. 1983. Hábitos alimentarios en iguánidos del oeste árido de la Argentina. *Deserta* 7: 192-202.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Cánovas, M.G. & Marinero, J.A. 2003. Dimorfismo sexual de *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemidae) en el centro-oeste de Argentina. *Revista Española de Herpetología* 17: 87-92.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Cánovas, M.G. & Marinero, J.A. 2007. *Liolaemus pseudoanomalus*. Reproduction. *Herpetological Review* 38: 79-80.
- Werner, F. 1898. Die Reptilien und Batrachier der Sammlung Plate. *Zoologische Jahrbücher. Supplementheft. Jena* 4: 244-278.
- Werner, F. 1904. Reptilien und Batrachien, Ergebnisse der Hamburger Magalhaensischen Sammelreisen 1892/93. I. Band. Allgemeines, Chordonier, Echinodermen unhd Coelenteraten 9: 1-21.
- Werner, F. 1907. Estudios sobre reptiles chilenos. *Anales de la Universidad de Chile* 121: 147-155.
- Werner, F. 1910. Über neue oder seltene Reptilien des Naturhistorischen Museums im Hamburg II. Eidechsen. *Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg* 27: 1-46.
- Wiegmann, A.F.A. 1834. Herpetologica Mexicana seu descriptio amphibiorum Novae Hispaniae quae itineribus comitis de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. Schiede in Museum Zoologicum Berolinense pervenerunt. Pars prima, Saurorum species amplectens, adiecto Systematis Saurorum Prodromo, additisque multis in hunc amphibiorum ordinem observationibus.
- Young-Downey, A.R. 1998. Phylogenetic studies on *Liolaemus* (Sauria: Tropiduridae): an interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. Ph.D. University of Miami, Coral Gables, Florida.