

## ALGUNOS MODELOS DE ESPECIACIÓN GEOGRÁFICA QUE INTERPRETAN ASPECTOS DE LA DIVERSIDAD HERPETOLÓGICA ANDINO-PATAGÓNICA

### SOME MODELS OF ECOGEOGRAPHIC SPECIATION EXPLAINING THE HERPETOLOGICAL DIVERSITY OF THE ANDEAN-PATAGONIAN REGION

José A. SCOLARO<sup>1</sup>, Fernando VIDELA<sup>2</sup> y José M. CEI<sup>3</sup>

1. Universidad Nacional de la Patagonia y CONICET, Casilla de Correo 69 (9120) Puerto Madryn, Provincia de Chubut, República Argentina.

2. Unidad de Ecología Animal, IADIZA, CONICET, Casilla de Correo 507, (5500), Provincia de Mendoza, República Argentina.

3. Universidad Nacional de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, República Argentina.

**Summary.** Four populational models of geographic speciation are discussed. A first tentative model points out several basaltic tablelands along the extra-Andean territory, standing lengthy periods of geological and climatic diastrophisms from the late Tertiary. A very high rate of endemic forms can be emphasised for such biota, inhabiting very restrictive ecosystems along each plateau. These isolated formations constitute reliable refuges or neo-dispersal centres, of peculiar biocenoses such in the case of lizards (*Liolaemus*, *Phymaturus*) and anurans (*Atelognathus*). On the other hand, the distribution pattern showed by the widespread central populations of *Liolaemus darwinii* and the several peripherally opposite but phylogenetically related species could be supported by the so-called "centrifugal speciation" model. It suggests a probable speciation process following a centrifugal progression, which involves opposite phases of contraction and expansion of the populations. That could be in agreement with an expected accumulation of genetic differences between some isolated peripheral remnants and the wide radiating centre of ancestral populations. The "invading dune" model can be applied to the distribution ranges of several sand-dwelling species of lizards belonging to "*Liolaemus wiegmannii* group". From ancient postglacial precursors, an interposed ecological barrier of aeolean dunes and sandbanks could have favoured morphological changes that independently characterised the population evolution and the geographic isolation of these phylogenetically related sand-lizard species. The "vanishing refuge" model as a mechanism for ecogeographic speciation may explain the actual distribution of lizards of the *Pristidactylus* genus. From a primitive common ancestor inhabiting large forest, continuously deteriorated, over time some disjoined populations remained in isolated refuges. Subsequently they could have acquired several preadaptations to environments of more open, dry, rocky and shrubby formations, evolving towards the differentiated taxa actually recognised.

Key words: models of ecogeographic, biogeographic, herpetology, andean-patagonian, "reptiles", biodiversity.

**Resumen.** Se analizan cuatro modelos de especiación geográfica en el área andino-patagónica. Un primer y simple modelo involucra las mesetas basálticas aisladas a través del territorio extra-andino, las que han soportado desde el Terciario Tardío prolongados períodos de diastrofismo climático y geológico. Su biota exhibe altas tasas de formas endémicas pertenecientes a hábitats muy restringidos, significativos para cada meseta. Dichos ecosistemas aislados llegan a constituir verdaderos refugios o "centros de neo-dispersión", con peculiares biocenosis caracterizadas por especies de iguanidos (*Liolaemus*, *Phymaturus*) y anuros (*Atelognathus*). Un particular patrón de distribución propio de *Liolaemus darwinii*, con una extendida población central a la cual periféricamente se oponen poblaciones de varias especies filéticamente relacionadas, podría adecuarse al modelo conocido como "especiación centrifuga". Este sugiere un probable proceso inicial de especiación a través de una progresión "centrifuga" que involucra fases de contracción opuestas a fases de expansión de las poblaciones: lo que estaría de acuerdo con una previsible acumulación de diferencias genéticas entre algunas poblaciones periféricas aisladas y el amplio centro poblacional radiante de distribución ancestral. El modelo del "médano invasor" puede aplicarse a los rangos de distribución de varias especies de lagartijas arenícolas pertenecientes al grupo *Liolaemus wiegmannii*. A partir de una antigua área de origen post-glacial, una barrera ecológica natural de dunas y médanos voladores podría haber favorecido cambios morfológicos y hasta una evolución independiente con un aislamiento geográfico de poblaciones de estas especies arenícolas relacionadas filéticamente. El modelo de "refugio en desaparición" como mecanismo para la especiación eco-geográfica puede asimismo explicar la actual distribución de las especies de lagartos del género *Pristidactylus*. Desde un primitivo ancestro común habitando extensos bosques, que han estado continuamente en deterioro a través del tiempo, algunas poblaciones disyuntas quedaron en refugios aislados. Subsecuen-

temente, ellas pudieron adquirir varias pre-adaptaciones a ambientes más abiertos, rocosos, secos y con formaciones arbustivas, evolucionando hacia los presentes taxa, diferenciados para distintos habitats.

Palabras claves: modelos ecogeográficos, biogeografía, herpetología andino-patagónica, reptiles, biodiversidad.

## Introducción

Si consideramos los elementos actuales de la fauna andino-patagónica, sus ancestros más primitivos se pueden ubicar, cronológicamente, en el convulsionado lapso geológico desde el Cretácico al Paleoceno. Es decir en la fase inicial Senoniana - Maastrichtiana con ciclos de grandes eventos geológicos de magnitud (diastrófico) andinos que llevarían durante el Terciario a la presente configuración del paisaje y orografía del continente sudamericano (HARRINGTON, 1962).

De acuerdo con su magnitud los grandes paroxismos orogénicos han sido acompañados en los últimos 750 millones de años por periodos de intensas alteraciones climáticas culminantes en glaciaciones, cuyo impacto sobre cualquier forma de vida puede ser obviamente evaluado o ponderado (CEI, 2000). Considerando el simple esquema de BROOKS (1970), después de la imponente crisis Hercínica y desde el Pérmico al Plioceno, una relativamente templada -y hasta cálida- estabilidad climática prevalece: la "high equability" (AXELROD y BAILEY, 1968; AXELROD, 1979; AXEL-ROD *et al.*, 1991). Pero a esta fase se fueron paulatinamente apareando los continuos y progresivos levantamientos de la orogénesis andina, siempre marcada por episodios de activo vulcanismo, a veces muy extensos. Un pico de acentuado diastrofismo, con fases sucesivas de intensos procesos de plegamiento, magmatización, intrusión y extrusión volcánica y prolongadas efusiones lávicas, se verificó sin embargo en el periodo Mioceno, contemporáneamente a notables intrusiones marinas y a alternadas modificaciones climáticas de variable relevancia (HINOJOSA y VILLAGRÁN, 1997).

Igualmente se puede decir del poderoso empuje tectónico Plio-Cuaternario, con una elevación terminal particularmente rápida de las ya delineadas Cordilleras, Pre-cordilleras y antigua Cordillera de la Costa (Chile), con una definida divisoria continental y separación de la cuenca Atlántica de la del Pacífico. Posteriormente, los prolongados periodos frío del Pleistoceno, cuyas fases de mayor o menor dureza, glaciales e interglaciales, todavía en curso, adquirieron sin duda una importancia ecológica y biogeográfica fundamental.

Las tierras emergidas cenozoicas, ya nucleadas en los macizos cratónicos pretéritos -pampeano, patagónico y deseadeense- fueron teatro de graduales estadios de evolución y diferenciación de los anfibios y reptiles neotropicales de aquel aislado sector austral de Godwana, en avanzada deriva continental desde el Cretáceo Tardío.

El templado clima del Terciario, a pesar de sus repetidas fluctuaciones desde regímenes pluviales a regímenes áridos reflejados en la paleoflora (HINOJOSA y VILLAGRÁN, 1997; VILLAGRÁN e HINOJOSA, 1997), permitió una amplia dispersión, en latitud y en longitud de formas tropicales y silvícolas (GASPARINI y BÁEZ, 1975; BÁEZ y GASPARINI, 1977, 1979).

La gran barrera andina, prácticamente infranqueable en las repetidas fases glaciales cuaternarias, representó prolongadamente un obstáculo de gran envergadura para intercambios faunísticos, desde el accidentado relieve costero que bordea los valles longitudinales chilenos, al relieve tabular volcánico patagónico, rodeado por la formación xerófila del Monte y paulatinamente semidesertizado por el régimen de aridez e incesante erosión eólica predominante en los ecosistemas esteparios pleistocénicos. En consecuencia, la fauna termomesófila cenozoica experimentó una declinación inevitable, con extinción más o menos rápida de especies y géneros, o fuerte retracción de sus áreas de distribución.

Entraron además en juego procesos de adaptación morfofisiológicos a los nuevos rígidos parámetros ambientales. En algunos casos se determinaron reductos de diferente extensión, refugios o asilos para formas de más reducida plasticidad ecológica, o de más escaso potencial genético en el sentido de una variación genotípica y de respuesta a la selección natural. Especies o géneros de amplia dispersión pliocénica, o preglacial quedaron, por lo tanto, separados en conjuntos aislados cis o transcordilleranos por el baluarte andino, provocándose sucesivamente en ellos nuevos "centros de diversificación", una expresión inicialmente introducida por VAVILOV (1926, 1951).

Dicha expresión originalmente se aplicó a espacios geográficos donde se podía observar una excepcional diferenciación de especies cultivadas, más según MAYR (1963), puede asimismo extenderse a aquellos sitios donde se evidencie un alto nivel de variación genética y por ende un aumento apreciable de especiación y "diversificación" de taxa. En cuanto a los mecanismos evolutivo-genéticos, es menester aclarar que una tasa mayor de variación genética y de probabilidad de especiación, no debe forzosamente ser circunscripta a hipotéticos "centros geográficos" dentro del rango de distribución de cada entidad sistemática. Puede también interpretarse mejor, como una mayor "radiación evolutiva" espacio-temporal, vista la frecuencia e importancia de la denominada "especiación periférica" valorada por el mismo VAVILOV (1951).

De acuerdo a los análisis de radiocarbono y polínicos, a partir de la última glaciación se sucede un conjunto de fenómenos que drásticamente afectó el territorio patagónico (entre 11.000 y 8.000 a. C.). A la última glaciación, constituida por cuatro fases, le sucedieron luego ciclos postglaciales, incluso una "neoglaciación" (500 a. C.). Los límites alcanzados por los campos de hielo fueron variables según la latitud, hasta cotas de nivel entre 400-600 m s.n.m., con tres fases de "derivas" o avances del hielo. Estos alcanzaron hasta 100-150 km más al este de la actual costa del Atlántico en el sur de la Patagonia, como resultado de la contracción de la masa oceánica. Además, durante los últimos 7.000 años a. C. se sucedieron cuatro ciclos de erupciones volcánicas postglaciales, y ello combinado con fenómenos de levantamientos eustáticos del continente (AUER, 1949, 1959; CALDENIUS, 1932; SCHOBINGER, 1973).

Estos procesos afectaron al clima reinante. Gracias al análisis polínico se ha podido esbozar una sucesión de oscilaciones climáticas reconociéndose al menos cuatro períodos, alternándose ciclos templados y secos con períodos fríos y húmedos, similares al actual (desde 500 a. C.). VAN DER HAMMEN y GONZÁLEZ (1960) estiman temperaturas medias 8 °C inferiores a la actual durante la máxima glaciación de 2 a 3 °C superiores en las fases más cálidas interglaciales.

La distribución fitogeográfica también fue oscilando de acuerdo al clima y la exposición e intensidad de los fenómenos geológicos. Una tundra fría se alternó con una estepa xerófila; una relativamente estrecha franja de bosques adaptados a climas húmedos y fríos mostró períodos de extensión, retracción y cambios de continuidad a lo largo de la precordillera andina.

Entre los anfibios se han encontrado fósiles de remoto origen gondwánico (*Caudiverbera*, *Wawelia*, etc.) casi indistinguibles con formas actuales. También entre los reptiles, CHANI (1976) encontró en el Plioceno Superior pampeano una forma del género *Callopietes*, actualmente restringido a Perú y Chile, y recientemente (ALBINO, 1996, 1998) en yacimientos miocénicos ha señalado al actual género *Liolaemus*, tropidurino de notable expansión evolutiva.

La mayor expansión filética entre los reptiles iguanoides tropidurinos es sin duda la del género *Liolaemus*. Entre las casi 160 especies descritas, distintos grupos o líneas evolutivas se vislumbraron en las últimas décadas y varias agrupaciones clasificatorias tentativas discuten las relaciones filéticas interespecíficas (LAURENT, 1983, 1985; CEI, 1986; ETHERIDGE, 1995, 2000; HALLOY *et al.*, 1998), incluso con el auxilio de investigaciones moleculares comparativas sobre el ordenamiento del ADN mitocondrial (SCHULTE *et al.*, 1999).

Sobre la base de estas vinculaciones propuestas, se han ensayado tentativas explicaciones biogeográficas

ajustadas a distintos modelos que, sin resultar excluyentes, se ponen a consideración.

### Modelo de las mesetas basálticas patagónicas

Conforman un conjunto de factores geomorfológicos desempeñándose como sucesivos centros de especiación y "neo dispersión" evolutiva.

Una serie de planicies basálticas se originaron durante prolongados paroxismos volcánicos, terciarios y cuaternarios, y se destacan a lo largo de la geografía patagónica con cotas desde 300 a 1.500 m s.n.m.

Con mayor o menor grado de erosión y modificaciones geológicas recientes, estas mesetas aparecen como peculiaridades del paisaje patagónico en una amplia región extrandina al este de los Andes y hasta el borde del Atlántico, desde el sur del río Barrancas Colorado (36°-39° S) hasta las proximidades del río Gallegos (51° 30' S).

Algunas de las más notorias formaciones han sido estudiadas tales como la meseta de Somuncurá (40°-41° S, 66° - 68° W) en Río Negro (METHOL, 1967, CEI, 1969), meseta del lago Buenos Aires (47° S, 71° 30' W) (CEI, 1971), Centro (49° S, 69° W) y del lago Cardiel (49° S, 71° 30' W) (CEI, 1975), del Asador (48° S, 71° 30' W) (CEI y SCOLARO, 1982), del Viento (49° 30' S, 72° 30' W) (SCOLARO y CEI, 1997), en la provincia de Santa Cruz, y meseta de la laguna Blanca Zapala (39° S, 70° W) (CEI y ROIG, 1968) en la provincia del Neuquén (Fig. 1).

Permanecen aún insuficientemente exploradas varias mesetas alineadas sobre el sector este de los Andes al sur de los 47° S y colindando con los campos de hielos continentales.

Paleogeológicamente, se reconocen dos macizos nesocratónicos patagónicos, de remota emersión y primitivamente expuestos a intensa sedimentación (Paleozoico) y en fases sucesivas de intensos procesos de plegamiento, magmatización, intrusión y extrusiones volcánicas.

En el Oligoceno, la gigantesca ingresión del mar de Molasa constituyó un elemento de gran impacto paleogeográfico y sedimentario. Islas vulcaníticas emergían de las aguas bajas del mar oligocénico que separaba ambos macizos: Patagónico y Deseadense. Una vez retirado el mar, sobre un paisaje sedimentario actuaron fuertes fuerzas erosivas (Mioceno - Plioceno) formando valles de erosión posteriormente rellenados por coladas volcánicas (basalto) dando origen a fenómenos morfológicos de "inversión del relieve".

Un valle rellenado por oleadas de lava conduce a la formación de un canal subterráneo o paleocanal. La ero-

sión ataca y reduce los flancos menos resistentes del basalto, transformando el relieve originario en la típica meseta con eventuales surgentes laterales debidos a las filtraciones del paleocanal. Queda así determinada una estructura tabular cuya cima aparece circundada de paredes verticales de basalto o "bardas".

Como resultado de acciones morfogenéticas, moldeado y el régimen hidrológico, un peculiar equilibrio ecológico que proviene del Mio-Plioceno, no parece haber sido afectado por la última glaciación y sólo muy marginalmente por las intrusiones marinas.

En estas mesetas es posible reconocer tres diferentes tipos altimétricos en relación con los rasgos generales morfo hidrológicos: 1) Piso de las cumbres volcánicas (1.500 - 2.000 m s.n.m.). 2) Piso de la planicie o lagunas arcillosas (900 - 1.500 m s.n.m.) 3) Piso de las Quebradas o de los arroyos de filtración (en algunos casos mesotermales) (500 - 900 m.s.n.m.). Cabe destacar que estos límites decrecen a medida que se incrementa la latitud.

En las cimas se observa la presencia de cuencas cerradas con drenaje centripeto, que permiten definir anillos de ambientes fisonómicos diferentes según la composición de sedimentos arcillosos, capas de derrubios y escombros, limitados por distintos niveles de basalto con sus respectivas paredes verticales y taludes. En todos ellos, la densidad de la vegetación y la composición florística propone distintas y peculiares asociaciones.

El clima se caracteriza por: escasez e inconstancia de las precipitaciones (100 - 120 mm. anuales), distribuidas irregularmente con alta frecuencia de nieve y granizo; períodos prolongados de sequía y lluvias torrenciales de verano; grandes amplitudes térmicas diarias y anuales, fuertes vientos y baja humedad relativa. Es preciso destacar la existencia de microclimas estacionales en el fondo de las cuencas.

La vegetación es en alto grado relictual. La cima de las mesetas aparece como una comunidad botánica disyunta constituida por elementos florísticos que conforman Distritos diferentes. En su mayoría pertenecen a la Provincia Fitogeográfica Patagónica, aunque en el sur aparecen Distritos de la Provincia Fitogeográfica Subantártica (ROIG, 1998). En ambos casos, dentro de áreas pertenecientes a otros Distritos florísticos (del Monte, en el norte).

Los endemismos botánicos están presentes con alta frecuencia y varias especies vegetales muestran caracteres morfológicos y desarrollo vegetativo aberrantes ("morphos"), propios de una flora en vías de modificación y adaptación a condiciones extremas.

No están ausentes los gradientes ecotonales y en las mesetas australes aún prevalecen condiciones periglaciales en la vecindad de los actuales glaciares continentales.

El conjunto de factores determina y restringe tanto las tendencias adaptativas de los taxones biológicos, como las relaciones ecológicas, definiendo un peculiar conjunto de biotopos dentro de muy especializados ecosistemas (CEI y SCOLARO, 1982). Se definen así verdaderas islas biogeográficas emergentes dentro de un paisaje aparentemente homogéneo sin solución de continuidad.

El poblamiento animal se destaca por el alto grado de especialización y por su índice elevado de endemismos. Se acentúa más en la herpetofauna por los hábitos estenoicos y el antiguo abolengo de las especies. No parece haberse afectado el significado de "tierra de asilo" o centros de neodispersión zoo-botánicos de las áreas constantemente emergidas (CEI, 1986).

Se observa una rigurosa y recíproca exclusión de algunas formas respecto de su dominio ambiental, asegurada por procesos adaptativos biológicos prolongados y en acuerdo con el régimen microclimático e hidrológico del hábitat.

En los ecosistemas de lagunas arcillosas temporarias de cuencas cerradas se observa una peculiar y simplificada cadena trófica. Productores primarios tales como algas (*Nostoc* sp.) y fanerógamas (*Myriophyllum elatinoides*) permiten el desarrollo de una abundante microfauna acuática tales como: anfipodos e hirudíneos (*Hyalella* sp., *Herpobdella* sp.), ostrácodos y copépodos, y larvas de dípteros. Estos constituyen el alimento de batracios endémicos, tales como el semiacuático *Ate-lognathus patagonicus* y los semiterrestres *A. praebalticus* (laguna Blanca, Neuquén), *A. solitarius* (Las Bayas, Río Negro), *A. reverberii* (Somuncurá, Río Negro) y *A. salai* (Portezuelo, Chubut).

La distribución de estos peculiares atelognátidos telmatobiinos de antiguo origen cenozoico se completa con la presencia de varias formas aisladas en biotopos de Bosques de la Provincia Fitogeográfica Subantártica (ROIG, 1998) tales como: *Ate-lognathus nitoi* (Bariloche) en un ecotono del Bosque Mesófilo con el Higrófilo Valdiviano, y más al sur, en formaciones de esta última selva, *A. grandisonae* (Isla Wellington, Chile). Recientemente (BASSO, 1998) encontraría *A. ceii* (La Tapera, Chile, frontera con la Argentina) en una laguna basáltica de ambiente ecotonal del Distrito del Bosque Xérico Preandino.

Una dispersión tan amplia sugiere una inicial vasta difusión en ecosistemas terciarios de Bosques de *Nothofagus* sp. con probables ancestros adaptados a una mayor estabilidad termo-higrométrica. Luego, con el ad-

venimiento de un régimen árido estepario, podrían haber ocurrido adaptaciones fisiológicas (SHOEMAKER y CEI, 1972), acompañando a las drásticas reducciones de las áreas originalmente ocupadas, desarrollándose procesos de segregación y endemismos a nivel específico y subespecífico (LYNCH, 1978; CEI, 1984).

Las aguas surgentes mesotermales (18-20 °C) al pie de las mesetas basálticas proponen micro ecosistemas similares a los observados en Somuncurá, donde se registran endemismos tales como el anfibio *Somuncuria somuncurensis* (relacionado evolutivamente con los mencionados *Atelognathids*), y el pez carácido sin escamas *Gymnocharacinus bergi* (arroyo Valcheta, Somuncurá).

La condición de aislamiento de las mesetas basálticas ha favorecido la evolución de taxones vicariantes de aparente similitud morfológica, pero alopátridas, sin registros hasta el presente de poblaciones intermedias.

Los derrames basálticos constituyen el hábitat de trece especies de reptiles vivíparos endémicos. Además de las especies del complejo *Liolaemus kingii - archeforus*, cabe mencionar: *Liolaemus (Vilcunia) silvanae* (Meseta Lago Buenos Aires), *Liolaemus (Vilcunia) periglacialis* (Mesetas Asador-Lago Belgrano) y *Liolaemus canqueli* (Meseta Canquel).

En grietas de paredes isotérmicas de coladas basálticas aparecen endemismos muy especializados de reptiles vivíparos como: *Phymaturus indistinctus* (Sierra San Bernardo), *Ph. somuncurensis* (Somuncurá) y *Ph. patagonicus* (Pailemán, Chubut).

Acorde con estudios recientes (ETHERIDGE, 1995), un conjunto de especies evolutivamente relacionadas pertenecientes al "grupo *kingii - archeforus*" (CEI, 1986) pueden interpretarse sobre la base de sus áreas de distribución. Las diversas formas derivadas de un ancestro común (del grupo *kingii*) con una inicial amplia dispersión invadió áreas libres de hielo, desde su dominio centro-oriental patagónico. En su desplazamiento hacia el norte, algunas poblaciones alcanzaron la meseta de Somuncurá durante una fase interglaciar. Disjuntas posteriormente durante un periodo glacial, dieron origen a la actual *Liolaemus somuncurae* (CEI y SCOLARO, 1981). Similares procesos podrían explicar la segregación de especies vinculadas al "grupo *archeforus*" (una línea derivada del grupo *kingii*), acorde con la fisonomía aparentemente tardía de sus hábitat periglaciales especializados. Las diferentes estrategias ecológicas de todas estas formas en sus muy especializados biotopos (secos/húmedos) pueden haber actuado como factores de segregación para evitar en el pasado -y hasta el presente- un posible entrecruzamiento exitoso entre las formas, hoy consideradas especies distintas (SCOLARO y CEI, 1987, 1997).

Hasta el presente, el complejo de diez especies comprende formas de distribución en la provincia de Santa Cruz, con las excepciones que se mencionan: *Liolaemus kingii* (meseta Central, y sur de Chubut), *L. somuncurae* (meseta Somuncurá, Río Negro), *L. tristis* (meseta de las lagunas sin Fondo), *L. baguali* (meseta y sierra El Bagual), *L. archeforus* (meseta del lago Buenos Aires), *L. tari* (meseta del Viento), *L. escarchadosi* (cordón Los Escarchados) en ambientes esteparios del Distrito del Erial Patagónico de cima de meseta, (Provincia Fitogeográfica Patagónica: ROIG, 1998). A ellas se suman *L. zullyi* (valle río Zeballos, pie de meseta lago Buenos Aires), *L. gallardo* (meseta Águila-Asador) y *L. sarmiento* (sudoeste de Santa Cruz y Chile), en ambientes ecotonales y del Distrito del Bosque Xérico Preandino (Ñire, *Nothofagus antarctica*), Provincia Fitogeográfica Subantártica (ROIG, 1998).

### Modelo de especiación centrífuga

Este modelo derivado de la teoría propuesta por BROWN (1957, 1958), plantea un probable proceso de especiación a partir de una dilatada área de dispersión de la población ancestral. Fases de contracción seguidas de fases de expansión de esta población, pueden asociarse con una previsible acumulación de diferencias genéticas entre poblaciones aisladas en reductos periféricos y la espacialmente extensa área central de radiación evolutiva.

Dichas diferencias podrían alcanzar a veces un verdadero nivel de aislamiento reproductivo. Una nueva fase de expansión subsiguiente, podrá restablecer por ende los contactos geográficos que se necesitan para confirmar o no el nivel específico de las diferencias adquiridas.

Este modelo se ajusta con adecuado grado de lógica y explicando la distribución actual de un conjunto de especies evolutivamente relacionadas denominadas "grupo *darwinii*" (CEI, 1986; ETHERIDGE, 1993) (Fig. 2). Todas las especies de este grupo manifiestan una hipertrofia muscular del muslo, evidenciada por un excepcional abultamiento de la región femoral posterior, sin formaciones glandulares y revestido por un parche peculiar de escamas ensanchadas, más desarrollado en los machos (CEI, 1993). Este carácter es único dentro de los Tropiduridae (ETHERIDGE, 1992).

La forma nominal *L. darwinii* BELL, 1843 se considera un elemento herpetológico representativo del monte y su distribución abarca un dilatado territorio entre 28° y 43° de latitud S. La especie muestra cierta variación individual y poblacional, a veces acentuada, mostrando formas locales o "morphos" (CEI, 1986, 1993). Recientemente, siete nuevos taxa alopátridas y alo-simpátridas se han señalado para las regiones topográficamente accidentadas del noroeste y sur, en los márgenes de esa extensa área de dispersión. Estas nuevas especies

fueron descritas principalmente sobre diferencias en el patrón típico de coloración, además de otros caracteres morfológicos y tamaño corporal (ETHERIDGE, 1992, 1993; LOBO y KRETZSCHMAR, 1996; CEI y SCOLARO, 1999).

Aunque algunas de las especies (*Liolaemus laurenti*, *L. abaucan*) se distribuyen más o menos ampliamente, la mayoría de ellas están restringidas a áreas topográficamente limitadas. Hacia el norte de la extensa área de *L. darwini* aparecen *L. quilmes*, *L. koslowskyi*, *L. olongasta* y *L. calchaqui*; al sur, encontramos la recientemente descrita *L. telsen*.

La forma nominal es un conspicuo habitante de suelos arenosos en la periferia de dunas y médanos, mostrando definidos caracteres adaptativos a tal ambiente (ETHERIDGE, 1993, 2000; HALLOY *et al.*, 1998). En cambio, las formas derivadas han colonizado áreas de afloramientos rocosos y laderas montañosas muy erosionadas, pero conservando biotopos de márgenes de arenales móviles y terrenos sueltos arenosos sujetos a erosión eólica.

La extensa dispersión central de la forma nominal y los distintos taxa definidos en sus márgenes septentrional y austral, sugiere así un probable proceso de especiación referible a un modelo de progresiva modificación y variación centrífuga. Se habrían producido relativos "cambios de densidad poblacional con sucesivas expansiones y contracciones del dominio geográfico de la población en su curso evolutivo, hasta alcanzar los estadios conclusivos del mismo". Esta expresión es en efecto, el fundamental contenido de la mencionada teoría de BROWN (1957).

#### Modelo del médano invasor

Inicialmente propuesto por CEI (1993), este modelo se ajusta bastante a la distribución geográfica actualmente conocida para el conjunto de especies denominado "grupo *wiegmannii*" (= *Ortholaemus*) (CEI, 1979, 1993; ETHERIDGE, 2000). Todas son especies con caracteres adaptativos muy peculiares a la vida en dunas o médanos y arenales desérticos (Fig. 3).

El patrón de distribución original de este "grupo" se relacionaría al desarrollo y retracción final de la gran formación erémica cuaternaria, post-Lujanense, denominada "Médano Invasor" (GROEBER, 1936). De menor importancia por su más limitada duración, es invocada como factor de disyunción geomorfológico y paleoclimático, habiendo actuado como una barrera natural de aislamiento para los taxa herpetológicos considerados.

En su máxima extensión el fenómeno geológico habría comprometido espesos sedimentos de loess y eólicos remanentes de la última glaciación, superpuestos a los sedimentos fluvio-lacustres depositados durante la

fase interglacial (RISS/WURM), hace más de 30.000 años a. C. Una consecuencia climática derivada del campo de hielo, en su avance y retroceso, fue la ocurrencia de fuertes y frecuentes vientos (80 km/h.) favoreciendo una intensa erosión eólica con arrastre y acumulación de arenales móviles. Correlacionado con ello, un paisaje desértico o subdesértico acompañó al desarrollo de esta formación.

Esta barrera natural habría favorecido los mecanismos de segregación genética, seguida por aislamiento reproductivo, de poblaciones especializadas en substratos arenosos (psamófilas).

Las especies de este grupo exhiben un amplio espectro de adaptaciones morfológicas, etológicas y hasta cromáticas, que facilitan su vida sobre y bajo las arenas (HALLOY *et al.*, 1998). Viven tanto en ambientes de arenas voladoras, suelos sueltos, como sistemas de dunas dispersas a través de un extenso territorio. Actualmente, se reconocen ocho especies conformando un grupo o clado filogenéticamente relacionado por la evolución de sus caracteres adaptativos (ETHERIDGE, 2000). Siete de estas especies son estrictamente arenícolas; cuatro de ellas tienen pequeños rangos de distribución y están enteramente restringidas a arenales sueltos y voladores: *Liolaemus riojanus* (en el este árido de San Juan y La Rioja), *L. salinicola* (valle del río Abaucán y región árida salobre de Pipanaco, Calamarca), *L. scapularis* (médanos del centro-oeste de Tucumán, Salta y Este de Catamarca) y *L. rabinoi* (forma casi extinta de los médanos de El Nihuil, sur de Mendoza). Las otras tres especies arenícolas habitan dunas costeras en forma discontinua: *L. lutzae* (Río de Janeiro, Brasil), *L. occipitalis* (Santa Catarina a Río Grande do Sul, Brasil) y *L. multimaculatus* (costa este de Buenos Aires hasta norte de Río Negro). La restante especie, *L. wiegmannii* se encuentra ampliamente distribuida (desde el sur de Brasil, centro-este hasta Río Negro, Argentina), prefiere terrenos arenosos sueltos y dunas voladoras, pero también se encuentra sobre terrenos consolidados y laderas rocosas.

#### Modelo del refugio en desaparición ("vanishing refuge")

Este modelo de especiación eco-geográfica fue propuesto por VANZOLINI y WILLIAMS (1981). El esquema elegido para su presentación es el de un amplio espacio forestal húmedo inicial, con elementos faunísticos estrictamente vinculados a su hábitat, rodeado por formaciones abiertas no mesófilas. Si se producen cambios climáticos con marcado aumento de la aridez ambiental, las formaciones abiertas podrían invadir y fraccionar la selva primitiva, reduciéndola paulatinamente a reductos aislados, donde algunos elementos faunísticos relictuales podrían sobrevivir.

Si en el supuesto proceso de una progresiva desecación ambiental, alguno de los elementos faunísticos posee la posibilidad de una preadaptación para una mayor resistencia a condiciones de semiaridez, ello le favorecería para ocupar biotopos marginales o ecotonales. Bajo una marcada presión selectiva, acentuada por una probable densidad poblacional reducida y consecuente deriva genética, los elementos faunísticos preadaptados incrementarían rápidamente sus caracteres favorables. Avanzarían desde los hábitat ecotonales o de transición, hacia una definitiva independencia del ambiente mesófilo primitivo, con una sucesiva expansión en las formaciones abiertas predominantes, en mayor o menor grado xerófilas.

Se habría producido así el paso desde un estado genético de preadaptación a una fase preferencial de ecotono y luego a la consolidación de una nueva forma ecológica, o taxon, a nivel de especiación por abandono de un reducto fragmentado o en desaparición.

Ante la eventualidad de una posterior alternancia de cambios climáticos, con posibilidad de reconstitución con una renovada expansión de la selva pluvial y de su continuidad climática, las especies supervivientes en refugios aislados, a causa de la fragmentación sufrida, recuperarían la posibilidad de flujos genéticos recíprocos; siempre de acuerdo al grado de solidez de la identidad genética y el aislamiento reproductivo alcanzado durante el prolongado período previo de aridez invasora tolerado. Las poblaciones adaptadas a formaciones abiertas, son ahora nuevas formas o especies parapátricas de más amplia distribución.

Los ejemplos presentados por VANZOLINI y WILLIAMS (1981), se refieren particularmente a la selva pluvial amazónica y enclaves mesófilos en las semiáridas "caatingas" del Brasil noreste, donde el modelo parece explicar la especiación y distribución de escíncidos del género *Mabuia*, entre otros ejemplos.

Otro caso interesante propuesto por LAMBOROT y DIAZ (1987) es el de la especiación del género *Pristidactylus* en Chile utilizando este modelo de los refugios en desaparición. Los bosques de *Nothofagus* spp., hábitat del primitivo *Pristidactylus torquatus*, antiguamente se extendían por el centro de Chile mucho más al norte que en la actualidad. Luego, en las últimas centurias, cambios en el clima y en la vegetación habrían confinado a los bosques a localidades aisladas (30°-35° S), conformando así refugios, dentro de áreas con grado extremo de aislamiento y destrucción de los ambientes climax originales. En estos refugios de manchones disjuntos del bosque esclerófilo, rodeados de formaciones disclimax y matorrales xerófilos, se han encontrado y descrito dos formas: *P. valeriae* y *P. alvaroi*.

Por otra parte, ejemplares de *P. valeriae* se han registrado entre formaciones arbustivas (*Chusquea qui-*

*la*) adyacentes a los bosques de *Nothofagus*. Esto podría ser considerado como una adaptación secundaria a la reducción geográfica y el deterioro del hábitat y al mismo tiempo, una pre-adaptación a formaciones más abiertas.

Un grado más elevado de adaptación a formaciones arbustivas abiertas y hábitat en roquedales asoleados, ha alcanzado la forma *P. volcanensis*, de los matorrales áridos subandinos, donde las reliquias de los bosques ancestrales, se presentan actualmente reducidas a unos pocos árboles de *Austrocedrus* sp. en las cimas de algunos cerros. Los individuos de esta especie se muestran resistentes a la exposición solar, lo cual es letal para las restantes especies de hábitat boscoso.

La especie *P. volcanensis* representaría una fase terminal de especiación eco-geográfica, que podría haber evolucionado desde el pasado en un refugio de bosque, sometido a un continuo deterioro ambiental a través del tiempo (incremento de la aridez, alteraciones de origen antrópico), y tuvo la alternativa de adaptación a formaciones rocosas, áridas y abiertas. Por su parte, *P. valeriae* y *P. alvaroi* serían fases avanzadas de preadaptación a formaciones abiertas, ya con un aislamiento genético por reducción del área y deterioro ambiental con carácter de barrera.

Además de las especies mencionadas, al género *Pristidactylus* se le asignan seis taxa de distribución cis-cordillerana, en territorio argentino. Hasta el presente, ninguna de las especies del género, occidentales u orientales, ha conseguido franquear la barrera que representa la cordillera de Los Andes (Fig. 4).

Si se aplica el modelo del "vanishing refuge" a la historia evolutiva de las especies argentinas en su rango actual de distribución, este puede sugerir una interesante interpretación de su dispersión. Tanto *P. scapulatatus* que presenta poblaciones aisladas andinas hasta ahora sin contacto, como *P. araucanus* y *Pristidactylus* sp. nov., similarmente distribuidos en una cadena de poblaciones discontinuas muestran una peculiar retención del patrón juvenil oscuro en las hembras. Esta cadena de poblaciones está aparentemente relacionada a paisajes volcánicos o basálticos, los cuales interrumpen el remanente relictual de los primitivos bosques de *Nothofagus*, *Chusquea* o *Araucaria*. *Pristidactylus fasciatus*, propio de los ambientes áridos del monte, representaría a su vez la fase terminal de especiación eco-geográfica señalada anteriormente para las formas chilenas, como *P. valeriae* o *P. volcanensis*.

Ejemplos extremos de una probablemente reciente, pero irreversible reducción del antiguo bosque templado y de una notable restringida adaptación a los cambios climáticos y biocenóticos se puede indicar también para el casi "insular" hábitat de *P. achalensis* y *P. caustiensis*. Ambas especies están limitadas a biotopos hú-

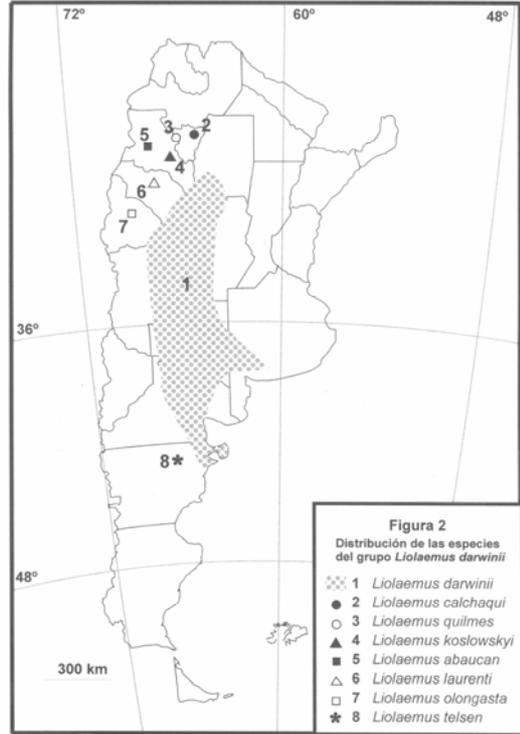
medos, de pedregales arbustivos en Pampa de Achala (Sierra de Córdoba) y Sierra de la Ventana (provincia de Buenos Aires), respectivamente.

Cabe destacar el peculiar dimorfismo cromático sexual de *Pristidactylus* sp. nov. con una intensa mancha gular negra, exhibida en los machos, probablemente su-

jeta a alguna regulación hormonal o genética. Esta especie, muestra la distribución más austral del género, y prefiere biotopos en ambientes de la estepa árida subarborescente abierta, en pedregales asoleados de origen basáltico.

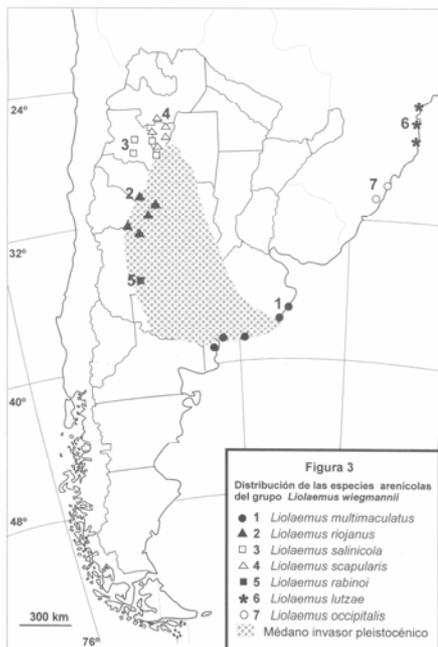


**Figura 1**  
Mesetas basálticas y sus



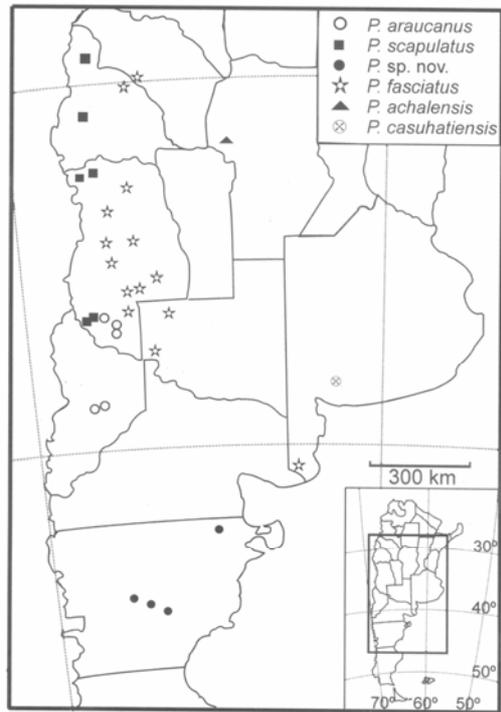
**Figura 2**  
Distribución de las especies del grupo *Liolaemus darwini*

- 1 *Liolaemus darwini*
- 2 *Liolaemus calchaqui*
- 3 *Liolaemus quilmes*
- 4 *Liolaemus koslowskyi*
- 5 *Liolaemus abaucan*
- 6 *Liolaemus laurenti*
- 7 *Liolaemus olongasta*
- 8\* *Liolaemus telsen*



**Figura 3**  
Distribución de las especies arenícolas del grupo *Liolaemus wiegmanni*

- 1 *Liolaemus multimaculatus*
- 2 *Liolaemus riojanus*
- 3 *Liolaemus salinicola*
- 4 *Liolaemus scapularis*
- 5 *Liolaemus rabinoi*
- 6\* *Liolaemus lutzae*
- 7 *Liolaemus occipitalis*
- Medano invasor pleistocénico



**Figura 4**  
Distribución de las especies del género *Pristidactylus* en la Argentina.

## Bibliografía

- ALBINO, A. M., 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Münchner Geowiss, Abh. A.* 30: 185-202.
- ALBINO, A. M., 1998. Primer registro fósil de *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Tropicuridae). VII Congreso Argentino de Paleontología, Bioestratigrafía, libro de Resúmenes. Bahía Blanca, Octubre 1998: 57.
- AUER, V., 1949. Las capas volcánicas como base de la cronología post-glacial de Fuegopatagonia, *Revista de Investigaciones Agrícolas, Ministerio de Agricultura*, 3 (2): 49-208. Buenos Aires.
- AUER, V., 1959. The Pleistocene of Fuego-Patagonia, III: Shoreline displacements. *Annales Academiae Scientiarum Fennica Ser. A*, 3, *Geol. Geogr.*, 60, Helsinki.
- AXELROD, D., 1979. Desert vegetation, its age and origin. In : *Arid Lands resources. International Center for Arid and Semiarid Land Studies*. Pp. 1-72, en: GOODIN Jr. R. y D. K. NORTHINGTON (eds.). Texas Univ. Press, Lubbock, Texas.
- AXELROD, D. y H. BAILEY, 1968. Cretaceous dinosaurs extinction. *Evolution*, 32: 595-611.
- AXELROD, D., M. T. K. ARROYO y P. RAVEN, 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 413-446.
- BÁEZ, A. y Z. B. DE GASPARINI, 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana*, 14: 149-232.
- BÁEZ, A. y Z. B. DE GASPARINI, 1979. The South American herpetofauna. An evaluation of the fossil record. Pp. 29-48, en *The South American herpetofaunas: its origin, evolution and dispersal. Museum of Natural History, University of Kansas Press Monograph*, 7.
- BASSO, N. G., 1998. A new Telmatobiine Leptodactylid frog of the genus *Atelognathus* from Patagonia. *Herpetologica*, 54 (1): 44-52.
- BELL, T. H., 1843. Reptiles. Pp. 1-51, en *The Zoology of the Voyage of HMS Beagle during the years 1832 to 1836. Reptiles*. SMITH, ELDER y Co. Eds., London, 20 pl.
- BROOKS, C. E. P., 1970. *Climate through the ages*. Dover Publications Inc. New York, pp. 1-395.
- BROWN, W. L., 1957. Centrifugal speciation. *The Quarterly Review of Biology*, 32 (3): 247-277.
- BROWN, W. L., 1958. Speciation: the Center and the Periphery. *Proceedings Tenth International Congress of Entomology*, 1: 89-100.
- CABRERA, A. L., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina Agricultura y Jardinería*, 2 (1): 1-85.
- CALDENIUS, C. C., 1932. Las glaciaciones cuaternarias en la Patagonia y Tierra del Fuego. *Dirección General de Minas y Geología, Publicación* 95: 1-150.
- CEI, J. M., 1969. La Meseta Basáltica de Somuncura, Río Negro. Herpetofauna endémica y sus peculiares equilibrios biocenóticos. *Physis*, 38 (77): 257-271.
- CEI, J. M., 1971. Mesete e laghi basaltici della Patagonia Extra-andina. *L' Universo, Inst. Geogr. Mil.*, 51 (4): 777-816.
- CEI, J. M., 1975. La Payunia e il paesaggio vulcanico dell' Occidente Argentino. *L' Universo, Ist. Geogr. Mil.*, 55 (6): 1121-1146.
- CEI, J. M., 1979. Nota preliminar sobre la distribución geográfica de *Liolaemus wiegmannii* DUMERIL et BIBRON (Sauria: Iguanidae). *Publ. Ocas. Inst. Biol. Animal*, 14: 1-4.
- CEI, J. M., 1984. A new Leptodactylid frog, genus *Atelognathus*, from Southern Patagonia, Argentina. *Herpetologica*, 40: 47-51.
- CEI, J. M., 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, Monografie*, 4: 1-528 + 1-146 col.pl.
- CEI, J. M., 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, puna y pampas. *Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, Monografie*, 14: 1-949.
- CEI, J. M., 2000. Centros de diversificación trans-cis cordilleranos y aislamiento por reducción de área como factores de la bio-diversidad andino-patagónica. XV Reunión de Comunicaciones Herpetológicas de la Asociación Herpetológica Argentina, San Carlos de Bariloche, 25 al 27 de octubre de 2000 (conferencia no publicada).
- CEI, J. M. y V. G. ROIG, 1966. Los caracteres biocenóticos de las lagunas basálticas del oeste del Neuquén. *Boletín de Estudios Geográficos, Mendoza, de la Universidad Nacional de Cuyo*, 13 (51): 182-201.
- CEI, J. M. y V. G. ROIG, 1968. Telmatobiinos de las lagunas basálticas de Neuquén (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, 37 (75): 265-284.
- CEI, J. M. and J. A. SCOLARO, 1981. A new northern subspecies of *Liolaemus kingi* in Argentina. *Journal of Herpetology*, 15: 207-210.
- CEI, J. M. y J. A. SCOLARO, 1982. Un nuevo Iguánido Tropicurino del género *Liolaemus*, grupo *kingi-archeforus*, de la región del Lago Belgrano, Santa Cruz, Argentina. *Revista de la Universidad Nacional de Río Cuarto*, 2 (2): 257-268.
- CEI, J. M. y J. A. SCOLARO, 1983. Una nueva forma geográfica de *Liolaemus kingi* de Santa Cruz, Argentina (Lacertilia, Iguanidae). *Neotrópica*, 29 (82): 209-214.

- CEI, J. M. y J. A. SCOLARO, 1996. A new species of *Liolaemus* of the *archeforus* group from the precordilleran valley of the Zeballos River, Santa Cruz Province, Argentina (Reptilia: Tropicuridae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 14 (2): 389-401.
- CEI, J. M. y J. A. SCOLARO, 1999. Speciation of the "*darwinii* Complex" (genus *Liolaemus*, "patch group") in the southernmost area of its distribution (Reptilia: Tropicuridae). *Revue Française d'Aquariologie*, 26 (1-2): 79-82.
- CEI, J. M., J. A. SCOLARO y F. VIDELA, 2001. The present status of Argentinian species of the genus *Pristidactylus* (Reptilia: Iguania, Polychrotidae) and description of its southernmost taxon as a new species. *Journal of Herpetology* (in press).
- CHANI, J. M., 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno Superior de Argentina: *Callopiastes bicuspídatu*s n.sp. Publicación especial del Instituto Miguel Lillo, pp. 133-153.
- ETHERIDGE, R., 1992. A new psammophilus lizard of the genus *Liolaemus* (Squamata, Tropicuridae) from Northwestern Argentina. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 10 (1): 1-19.
- ETHERIDGE, R., 1993. Lizards of the *Liolaemus darwinii* complex (Squamata: Iguania: Tropicuridae) in Northern Argentina. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 11 (1): 137-199.
- ETHERIDGE, R., 1995. Redescription of *Ctenoblepharis adspersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia, Squamata: Tropicuridae). *American Museum Novitates*, 3142: 1-34
- ETHERIDGE, R., 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropicuridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs*, 14: 293-352.
- GASPARINI DE, Z. B. y A. BÁEZ, 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna Terciaria de Argentina. Pp. 377-415, en *Actas del I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 377-415.
- GROEBER, P., 1936. Oscilaciones del clima en la Argentina desde el Plioceno. *Holmbergia*, 1 (2): 71-84.
- HALLOY, M., R. ETHERIDGE y G. M. BURGHARDT, 1998. To bury in the sand: phylogenetic relationships among lizard species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 12: 1-37.
- HARRINGTON, H. J., 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Amer. Ass. Petroleum Geologists*, 46 (10): 1793-1814.
- HINOJOSA, L. F. y C. VILLAGRÁN, 1997. Historia de los bosques del sur de América, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del Cono Sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 225-239.
- LAMBOROT, M. y N. F. DIAZ, 1987. A new species of *Pristidactylus* (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *Journal of Herpetology*, 21(1): 29-37.
- LAURENT, R. F., 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* WIEGMANN (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 1 (3): 16-18.
- LAURENT, R. F., 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* WIEGMANN (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología, Asociación Herpetológica Argentina*, 1 (6): 1-37.
- LEÓN, R. J. C., D. BRAN, M. COLLANTES, J. M. PARUELO y A. SORIANO, 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8: 125-144.
- LOBO, F. y S. KRETZSCHMAR, 1996. Descripción de una nueva especie de *Liolaemus* (Iguania: Tropicuridae) de la Provincia de Tucumán, Argentina. *Neotrópica*, 42 (107-108): 33-40.
- LYNCH, J. D., 1978. A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 72: 1-57.
- MAYR, E., 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., Pp. 1-797
- METHOL, E. J., 1967. Rasgos geomorfológicos de la Meseta de Somuncurá, Río Negro. Consideraciones acerca de los orígenes de los "pequeños bajos sin salida". *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 22 (4): 295-311.
- ROIG, F. A., 1998. La vegetación de la Patagonia. Pp. 48-166+ figs, en: M. N. CORREA (ed.): *Flora patagónica*. Colección Científica INTA, Buenos Aires Tomo VIII, Parte I.
- RUIZ LEAL, A., 1972. Los confines boreal y austral de las provincias Patagónica y Central, respectivamente. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 13: 89-118.
- SCOLARO, J. A. y J. M. CEI, 1987. A multivariate analysis of morphometric and exosomatic characters of iguanid lizards of the Patagonian *Liolaemus kingi* complex. *Journal of Herpetology*, 21 (4): 343-348.
- SCOLARO, J. A. y J. M. CEI, 1997. Systematic status and relationships of *Liolaemus* species of the *archeforus* and *kingii* groups: a morphological and taxonumerical approach (Reptilia: Tropicuridae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 15 (2): 369-406.
- SCHOBINGER, J., 1973. *Prehistoria de Sudamérica*. Nueva Colección Labor N° 95. Editorial Labor, Barcelona, pp. 1-296.
- SCHULTE II, J. A., J. R. MACEY, R. E. ESPINOZA y A. LARSON, 1999. 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.
- SORIANO, A., 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 10 (4): 323-347.

- SHOEMAKER, V. H. y J. M. CEI, 1972. Observaciones preliminares sobre la regulación hídrica y la deshidratación de los *Telmatobius* patagónicos del grupo *patagonicus-praebasalticus*. III Jornadas Argentinas de Zoología, Mendoza, 13 al 18 de Noviembre de 1972. Resúmenes y Comunicaciones, pp. 94-95.
- VAN DER HAMMEN, T. y E. GONZÁLEZ, 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the "Sabana de Bogotá" (Colombia). Leidse Geol. Mededelingen, 25: 261-361.
- VANZOLINI, P. E. y E. E. WILLIAMS, 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. Papeis Avulsos de Zoológia, Sao Paulo, 34: 251-255.
- VAVILOV, N. I., 1926. Studies on the origin of cultivated plants. Bull. Appl. Bot. Plant. Breed, Leningrad, 16: 1-248.
- VAVILOV, N. I., 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chron. Bot., 13: 1-364.
- VILLAGRÁN, C. y L. F. HINOJOSA, 1997. Historia de los bosques del sur de América, II: análisis fitogeográfico. Revista Chilena de Historia Natural, 70: 241-267.

**Recibido:** 25 de enero de 2003.

**Aceptado:** 9 de marzo de 2003.