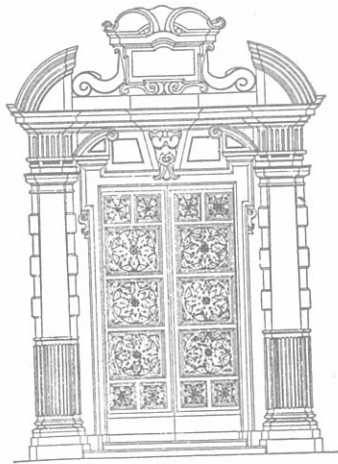


ISSN 0392-758 X

MUSEO REGIONALE DI SCIENZE NATURALI

Desarrollo del Esqueleto de
Liolaemus scapularis
(Iguania: Tropicuridae)

Fernando Lobo - Fernando Abdala
Gustavo J. Scrocchi



ESTRATTO
dal Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali - Torino
Volume 13 - N. 1 - 1995

Fernando LOBO* - Fernando ABDALA** y Gustavo J. SCROCCHI***

Desarrollo del Esqueleto de *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropiduridae)

ABSTRACT

The cranial and poscranial skeleton development of *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropiduridae) was studied. The observations are based on four embryos and one hatched specimen. Here the fully developed chondrocranium, the cranial and poscranial sequences of ossification were described. In the chondrocranium the taenia marginalis shows intraspecific variation closing or not the epioptica fenestra. The pila antotica is reduced, making both fenestra prootica and metoptica fused.

Among the most interesting features of the osteocranium development we can remark the earlier ossification of the cranium relative to the poscranium; the first bone that arises its ossification is the pterygoid; the ossification of the whole of the dermal mandibular bones occurs between the first two weeks after the clutch; the presence of 60% of the skull bones at 34A stage was verified; in the same stage nearly the totality of dermal bones are present (14/16); prevomers, nasals and posfrontals begin to ossify at the next stage; supraoccipital, epipterygoid and articular ossify before any other chondral element at 35.

Among poscranial events we remark the later apparition of distal carpal I and pisiform (34B); clavícula present at 33 stage; chondral bones of both girdles begin to ossify at 34B stage; diaphysis of humerus and femur begin to ossify at 33 and 34A respectively; hemisternons fused in a unique structure at 34B; etc.

* Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo. CONICET y Cátedra de Anatomía Comparada, Fac. Cs. Nats., Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 251. San Miguel de Tucumán, 4000. Argentina.

** Sección Paleozoología de Vertebrados y Cátedra de Vertebrados, Fac. de Cs. Nats., Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 205, S. M. de Tucumán, 4000. Argentina.

*** Instituto de Herpetología. Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251. S. M. de Tucumán, 4000. Argentina.

INTRODUCCION

El estudio de secuencias de desarrollo del esqueleto ha demostrado ser un punto especialmente importante para tratar de determinar patrones evolutivos que caracterizan a diferentes regiones esqueléticas en los distintos grupos de vertebrados. Han sido de gran importancia en los reptiles los aportes realizados por Bellairs & Kamal (1981), quienes realizaron una síntesis del conocimiento del desarrollo del cráneo, y más recientemente los de Rieppel (1992a, b, c y 1993) quien se concentró en el estudio del desarrollo craneano y postcraneano en especies de diferentes familias de saurios. Estos aportes integraron un conjunto de conocimientos particularmente importantes para entender secuencias de desarrollo esqueléticas indicadoras de una dirección evolutiva.

Dentro de Iguania existen muy pocos estudios del desarrollo esquelético y patrones de osificación. En lo referente al cráneo estos se concentraron principalmente sobre la cápsula nasal, el oído medio y el aparato hiobranquial en embriones avanzados y adultos (Bellairs y Kamal, 1981).

Con relación al desarrollo de *Liolaemus* son importantes los trabajos de Lemus (1967); Lemus & Duvauchelle (1966) y Lemus et al (1981) donde se describen tablas y eventos generales de desarrollo (de todos los sistemas además de algunos datos aislados del esqueleto) para dos especies con características biológicas distintas (una vivípara y la otra ovovivípara).

En la presente contribución se realiza la descripción del condrocraqueo y de las secuencias de osificación en el esqueleto (craneal y postcraneal) de *Liolaemus scapularis*. Esta constituye la primera contribución sobre este tipo de procesos embriológicos en representantes de la familia Tropiduridae.

MATERIAL Y METODOS

Se colectaron especímenes de *Liolaemus scapularis* en la localidad de Los Médanos, Cafayate, provincia de Salta, Argentina. Los ejemplares adultos se depositaron en la colección de la Fundación Miguel Lillo (números 02865; 02892; 02956).

Los huevos que se obtenían fueron incubados en recipientes plásticos con viruta de madera humedecida y previamente tratada con permanganato de potasio. El período de incubación completo fue de 44 días. El número de huevos puestos por hembra (3 puestas) fue de 3, 4 y 4 de los cuales sólo prosperaron 4.

Los embriones preparados para el estudio osteológico corresponden a los estadios 33, 34, 34 y 35 de la tabla de Lemus (1967), 8, 14, 21 y 36 días después de la postura (colección de la Fundación Miguel Lillo, números 03100 al 03103). A los embriones correspondientes a los 14 y 21 días se los denomina

como 34A y 34B. También se utilizó para comparación un ejemplar con un día de edad (número 03104) y dos hembras adultas (número 02483).

Las preparaciones se realizaron siguiendo la técnica de Wassersug (1976) y se utilizó ocular micrométrico para las mediciones. En las descripciones se indica "aparece en el estadio...", esta afirmación quiere decir que *ya se lo puede observar* en un embrión de esa edad, el mismo puede haber aparecido dentro del periodo comprendido entre el estadio anterior y el que se trata.

RESULTADOS

CONDROCRANEO (Figs. 1A, B y C)

En el estadio 33 no hay ningún indicio de formación de la cápsula nasal, existen ya los rudimentos de la comisura esfenotmoides. La aparición tardía de esta cápsula también se ha descrito para el lacértido *Acanthodactylus boskiana* (Kamal & Abdeen, 1972). Aún no están definidas la fenestra interorbital ni la óptica, mientras que la fenestra epióptica comienza a delimitarse. Hay un inicio de diferenciación de la taenia medialis. El proceso basipterigoides aún no muestra muy ensanchado su extremo libre. La fisura metótica localizada entre la cápsula ótica y la placa basal posterior, es amplia y alargada. En este estadio se aprecian tres forámenes para el nervio hipogloso. El techo sinótico aún no se ha formado (fig. 1B).

El condrocráneo está completamente desarrollado en el estadio llamado por nosotros 34A, por lo que se describe con más detalle. Este estadio corresponde a 14 días desde la puesta y tiene una longitud de 4.9 mm. y un ancho de 3,5 mm entre los bordes externos de las cápsulas óticas.

La cápsula nasal presenta el septo internasal bien desarrollado con una abertura posterior de gran tamaño. La comisura esfenotmoides que une el plano suprasedal al cartílago parietotectal también se presenta bien desarrollada. Los cartilagos paranasales aparecen como estructuras bien definidas, mientras que los cartilagos parietotectales son formaciones laminares tenues.

La fenestra pituitaria es de forma subtriangular y está separada por la *crista sellaris* (en este estadio un poco más ancha que en el anterior) de la fenestra basicraneal (fig. 1C).

La fenestra basicraneal, de contorno redondeado ocupa aproximadamente dos veces la superficie de la fenestra pituitaria. Existen rudimentos de notocorda que atraviesan dicha fenestra por su parte media extendiéndose hasta la *crista sellaris*. Desde el borde posterior de la fenestra basicraneal se extiende una escotadura que divide la placa basal. Esta estructura se encuentra menos pronunciada que en el estadio anterior donde alcanza aproximadamente la mitad de la distancia entre dicha fenestra y el borde occipital de la placa.

La fenestra del septo interorbitario es dos o más veces mayor que las fenestras ópticas, y de igual tamaño que la epióptica, de la cual se encuentra separada por la pila accesoria, larga y angosta (fig. 1A).

Las fenestras proótica y metóptica no se encuentran delimitadas entre si y conforman en conjunto una sola fenestra de mayor tamaño, debido a que la pila antótica está interrumpida en su zona media (fig. 1A). Esta última se conserva en forma de dos procesos cortos, uno localizado por detrás del proceso basipterigoides y el otro unido a la pila metoptica.

La taenia marginalis se encuentra interrumpida sobre la fenestra epióptica y continúa hacia atrás uniéndose a la cápsula ótica en su borde anterior. La taenia medialis está bien desarrollada y es algo más ancha que la taenia marginalis y separa la fenestra óptica de la epióptica (fig. 1A).

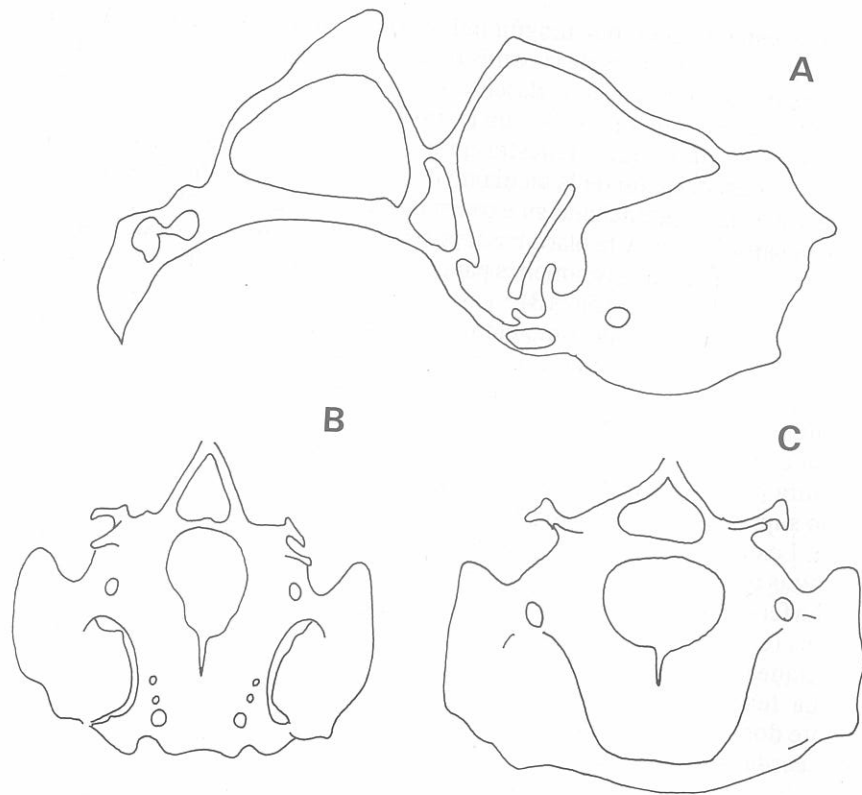


Fig. 1 - A: Vista lateral del condrocráneo (estadio 34A, FML 03101) de *Liolaemus scapularis*. - B y C: Vista dorsal del basicráneo y región ótica de los embriones de los estadios 33 y 34A respectivamente (FML 03100 y 03101). La línea equivale a 1 mm.

Los procesos basipterigoideos están bien desarrollados, con los extremos distales ensanchados (fig. 1C). El proceso ascendente del pterigocuartado es alargado y muy angosto. El menisco basipterigoideo está ausente.

Las pilas metópticas se unen por medio de un pequeño subiculum infundibulis a la trabecula communis. No existen barras supratrabeculares. En la región anterior de la placa basal, por detrás de la comisura prefacial, se encuentra el foramen del nervio facial (VII) de contorno subcircular y de gran tamaño (fig. 1C).

La fisura metótica se divide en dos en este estadio por la unión de la cápsula ótica a la placa basal, la mitad anterior constituye el foramen perilinfático y la abertura posterior es el foramen yugular. La comisura basicapsular se encuentra muy extendida y delimita anteriormente al foramen perilinfático.

Sobre la placa basal, al lado de la fisura metótica se ubican dos forámenes de salida del nervio hipogloso (XII), siendo el posterior de mayor tamaño que el anterior.

El techo sinótico está bien desarrollado, uniendo ambas cápsulas óticas (fig. 1C).

En el estadio 34B no existen variaciones apreciables con relación a los estadios precedentes. Si bien la taenia marginalis se encuentra interrumpida sobre la fenestra epióptica en su lugar se encuentra un angosto cordón de fibras conjuntivas. Los cartilagos de la cápsula nasal se encuentran más desarrollados y cubiertos en su gran mayoría por huesos dérmicos. En el embrión correspondiente al estadio 35 la taenia marginalis se encuentra completamente desarrollada cubriendo dorsalmente la fenestra epióptica. En el recién nacido dicho cartilago se ha desarrollado solo parcialmente en esa región.

OSTEOCRANEO

Entre las características más relevantes del desarrollo del osteocráneo de *Liolaemus scapularis* podemos indicar: aparición del pterigoides (primer hueso) en el estadio 33; aparición de todos los huesos dérmicos de la mandíbula entre la primera y segunda semana (estadios 33 - 34A); presencia, aunque poco desarrollados y en muchos casos sin contactar entre si del 60% de los huesos del cráneo en el estadio 34A; en ese mismo estadio la mayoría (14/16) de los huesos dérmicos se encuentran ya presentes; los prevómeros, nasales y postfrontales aparecen en el estadio siguiente; el supraoccipital y el epipterigoides en el neurocráneo y el articular en la mandíbula son los huesos más tardíos en aparecer (en el estadio 35).

La secuencia de osificaciones observada puede apreciarse en la Tabla I. El detalle de lo que sucede con cada uno de los huesos es el siguiente:

Premaxilar: aparece en el estadio 34A como una osificación subtriangular pequeña y las ramas dentales son mayores que la nasal, apenas percep-

Tabla I - Comienzos de osificación de los distintos huesos del cráneo de *Liolaemus scapularis*. En primer término los dérmicos, luego los condrales y finalmente los de la mandíbula inferior. R.N.: Recién nacido. Los días indicados para cada estadio son desde de la postura.

	Estadio 33 8 días	Estadio 34A 14 días	Estadio 34B 21 días	Estadio 35 36 días	R.N. - 45 días
Ectopterigoides					
Escamosal					
Frontal					
Lacrimar					
Maxilar					
Nasal					
Palatino					
Parietal					
Posfrontal					
Posorbital					
Prefrontal					
Premaxilar					
Prevómer					
Pterigoides					
Supratemporal					
Yugal					
Basioccipital					
Basiparaesfenoides					
Columela					
Cuadrado					
Epipterigoides					
Exoccipital					
Opistótico					
Orbitoesfenoides					
Proótico					
Supraoccipital					
Angular					
Articular					
Coronoides					
Dentario					
Esplénial					
Surangular					

tible. En el estadio 34B esta rama crece en sentido dorsoposterior y se interpone entre los nasales; es larga y con forma de espina aguzada (1,5 a 2 veces la longitud de la rama dental). Hay un amplio foramen a cada lado, en la base de la rama dorsal. Este hueso no contacta con el maxilar, aunque en la porción palatina están muy próximos. En el estadio 35 establece contacto con el maxilar.

Maxilar: aparece en el estadio 34A como una osificación laminar alargada y lacunar, ubicada por debajo de la órbita. En el estadio 34B está mucho más desarrollado y sigue siendo un hueso muy lacunar; las mayores lagunas se encuentran en la rama dental. La parte facial está desarrollada y apenas en contacto con el prefrontal en su borde anterodorsal (fig. 2C); no contacta con el nasal. El extremo posterior está ampliamente superpuesto, aunque sin contactar, con el yugal. En su borde posteromedial contacta con el transverso o ectopterigoides, que está bien desarrollado. Existen 11 o 12 dientes por maxila. En el estadio 35 es más macizo y a perdido en gran parte las lagunas. Contacta con nasal, prefrontal y yugal.

Prevómer, nasal, lacrimonasal y posfrontal son los huesos dérmicos del cráneo más tardíos en comenzar a diferenciarse. El primero, junto al pterigoides y al ectopterigoides conservan, desde el inicio de su desarrollo, las mismas proporciones (en longitud y ancho) cubriendo las mismas áreas del paladar que en el adulto. A medida que pasa el tiempo la osificación de los mismos se torna más intensa haciéndose más compactos y menos lacunares.

Palatinos: en el estadio 34A son laminares, planos, ensanchados y de forma triangular. Hacia adelante presentan una prolongación curvada que se ubica muy próxima a las cápsulas nasales. Se encuentran separados entre si y no alcanzan a los pterigoides. La osificación es mas evidente en su parte central. En el estadio 34B contactan con el pterigoides y por su extremo anterior externo con el maxilar.

Pterigoides: es el primer hueso del cráneo en formarse, aparece en el estadio 33, como una lámina muy delgada y angosta en el paladar del cráneo en desarrollo, en contacto solamente con el proceso ascendente del pterigoc cuadrado. En el estadio 34A el pterigoides se encuentra muy osificado en relación al hueso anterior. En su parte media se apoya internamente el proceso ascendente. La rama posterior, la más larga, presenta su extremo posterior aún muy alejado del cuadrado. En el estadio 34B establecen contacto con los palatinos por delante (figs. 2A y B).

Epipterigoides: este hueso comienza a osificarse hacia el estadio 34B en la región media de su precursor cartilaginoso (fig. 2). En el estadio siguiente (35) el epipterigoides se presenta casi totalmente osificado con la excepción de sus dos extremos los que permanecen cartilaginosos. El recién nacido exhibe la misma condición que el estadio anterior.

Frontal: en el estadio 34A se lo encuentra presente bordeando dorsalmente las órbitas, es muy alargado, angosto, laminar y está separado del parietal. Entre ambos frontales la mayor parte del techo del cráneo se presenta descubierta. En el estadio 34B es un hueso más compacto y por su extremo anterior se ubica muy cercano al nasal (fig. 2A). Externamente se le superpone el prefrontal aunque sin contactar. El extremo posterior del frontal está en contacto con el parietal (fig. 2A). Ambos huesos comienzan a osificarse por el borde externo, son muy compactos y no presentan lagunas como en otros huesos dérmicos. Durante los estadios 34B y 35 existe una abertura entre frontales y nasales que es posteriormente cubierta por la extensión anterior de los frontales en el recién nacido. Los frontales se contactan entre si en la línea media en el estadio 35. En el recién nacido aún se puede reconocer la naturaleza doble de este hueso.

Nasal: muy posiblemente comience a osificarse entre los 14 y 21 días, es visible en el estadio 34B, no contactan entre si ni con otro hueso en ese estadio (fig. 2A). En el estadio 35, cubren la mayor parte del techo de la región nasal del cráneo, y contactan posteriormente con los frontales. En el recién nacido los nasales contactan entre si y con los prefrontales y se superponen con la rama dorsal del premaxilar.

Prefrontal: hueso pequeño, presente en el estadio 34A. Es de naturaleza laminar y se ubica en el ángulo anterodorsal de la órbita. En este estadio aún no contacta con el maxilar ni con el frontal. El prefrontal se encuentra más desarrollado en el estadio 34B, está articulado con el maxilar (fig. 2C) y permanece aún separado del frontal y del nasal (fig. 2A). En el estadio 35 este hueso se contacta con los huesos del techo anterior y medio del osteocráneo.

Lacrimar: hueso muy pequeño, de naturaleza laminar, se hace presente hacia los 21 días después de la postura (estadio 34B) en el ángulo anterior-inferior de la órbita, articulando en un estadio posterior con el prefrontal y el maxilar.

Postfrontal: muy pequeño, localizado justo detrás de la órbita, se desarrolla a partir del estadio 34B (figs. 2A y C). En los estadios siguientes establece contacto con el frontal (principalmente) y con el posorbital.

Yugal: se lo reconoce ya en el estadio 34A, como una osificación muy delgada y alargada, localizada por debajo de la órbita. En el estadio 34B se presenta como un hueso muy lacunar, que se superpone ampliamente con el maxilar (figs. 2A y C). Su extremo anterior casi contacta al prefrontal y se ubica ventralmente al postorbital sin tomar contacto con el (fig. 2C). Medialmente, en su porción central está casi contactando con el transversal, constituyendo un punto de triple articulación: maxilar-yugal-ectopterigoides. Inmediatamente por detrás de ese punto se dirige dorsalmente hacia atrás. En el estadio 35 ya está en contacto con los demás huesos de la región.

Escamosal: en el estadio 34A es muy pequeño, representa entre la mitad y un tercio de la longitud del yugal. Entre los estadios 34B y 35 establece contacto con los huesos que lo rodean.

Supratemporal: aparece en el estadio 34A, muy delgado y sin contactar con otros huesos. En el estadio 34B con su extremo dorsal en punta articula con el parietal mientras que su extremo ventral, redondeado, aún no contacta con el escamosal y el cuadrado (fig. 2C). En el estadio 35 el supratemporal está ya en contacto con el escamosal.

Posorbital: pequeño hueso dérmico de forma subtriangular, que ya se puede observar en el estadio 34A, localizado a mitad de distancia entre el escamosal y el yugal, no establece contacto con ellos. En el estadio 35, aún exhibe un tamaño muy pequeño, es alargado y se encuentra localizado anteriormente a la sutura frontoparietal (con su rama dorsal se encuentra situado muy próximo a dicha sutura). Su extremo posterior todavía no articula con el escamosal, ubicándose dorsalmente al mismo. En el recién nacido, la rama dorsal del postorbital contacta con el frontal.

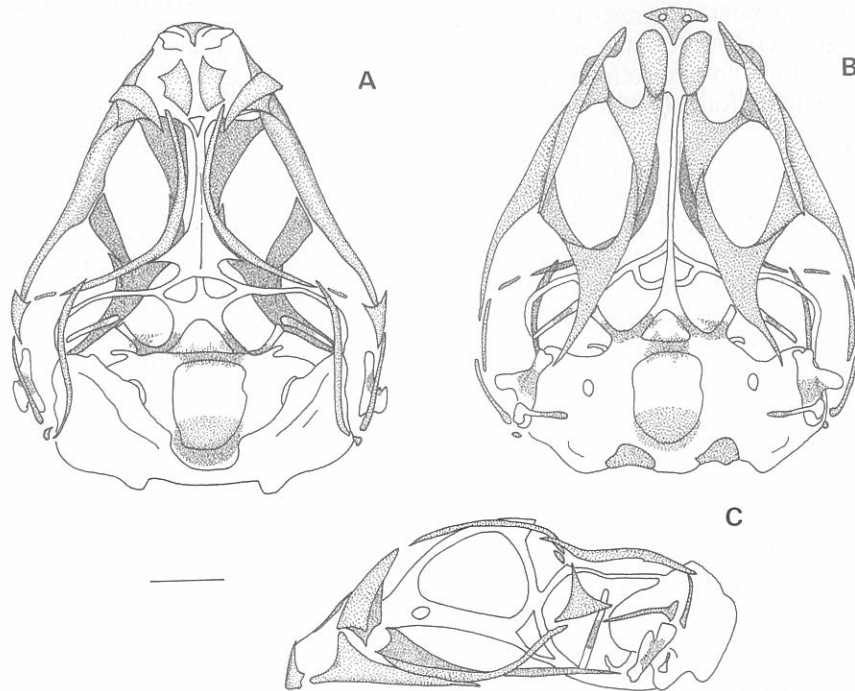


Fig. 2 - A: Vista dorsal del cráneo (estadio 34B; 21 días después de la postura) de *Liolaemus scapularis*, FML 03102. - B y C: Vista ventral y lateral respectivamente del mismo cráneo. La línea equivale a 1 mm.

Parietal: se lo reconoce en el estadio 34A, es par, alargado y delgado, encontrándose localizado en el margen laterodorsal del cráneo. Su extremo posterior está muy cercano al supratemporal pero no llega a contactarse con el mismo. Este contacto se establece en el estadio siguiente (fig. 2C). Este hueso en el estadio 35 apenas comienza a extenderse hacia la parte medial del techo craneano, expansión que está más desarrollada en el recién nacido, aunque todavía gran parte de la bóveda craneana (en su región central) permanece membranosa.

Basiparaesfenoides: En el estadio 34B (figs. 2A y B), ha comenzado la osificación sobre la parte posterior de las trabéculas laterales y en la crista sellaris. También se ha iniciado la osificación de la base del proceso basipterigoides, que dará origen al basiesfenoides. El extremo distal del proceso, que se comunica con el pterigoides, permanece cartilaginoso.

Desde las trabéculas laterales comienza a producirse la osificación hacia el interior de la fenestra pituitaria (figs. 2A y B). Anteriormente a la crista sellaris la osificación se introduce en la fenestra también y puede observarse en la misma, un foramen (especialmente marcado en el lado derecho) que podría corresponder al ingreso de la rama cerebral de la carótida interna a la cavidad craneana. Esta abertura se ubica algo medialmente en la parte posterior de la fenestra y no tan lateralmente en los ángulos de la misma como lo sugieren Bellairs & Kamal (1981, fig. 1).

Desde la crista sellaris en dirección posterior se osifica el piso de la parte anterior de la fenestra basicraneana. Desde los procesos basipterigoides se originan prolongaciones óseas dérmicas hacia las trabéculas y en dirección posterior hasta la placa basal. Esta parte se contacta con la osificación del piso de la fenestra basicraneana. Aún no se formó el rostrum del paraesfenoides. En todo los bordes de la fenestra basicraneana ha comenzado, igualmente, a depositarse tejido óseo. La mayor concentración del mismo se distribuye de la siguiente forma: a) posteriormente a la crista sellaris, en cuya parte media, se diferencia un gran foramen impar y dos pequeños laterales al primero y b) atravesando toda la fenestra en su parte posterior, región que podría corresponder a la zona de contacto entre el basioccipital y basiparaesfenoides.

En el estadio 35 la osificación del basiparaesfenoides es bastante completa aunque aún se conservan cartilagosos la parte distal del proceso basipterigoides y la pila antótica.

Proótico: comienza a osificarse muy tenuemente en el estadio 34B. La osificación es generalizada en todo el cartilago, aunque se puede apreciar una mayor intensidad en su porción anterior (especialmente en el margen anterior del foramen facial, nervio VII). El proótico está osificado en gran parte en el estadio 35, permaneciendo cartilaginosa la porción basal de la cápsula ótica. El proótico se encuentra aún separado por cartilagos de los huesos que lo rodean.

En el recién nacido la separación cartilaginosa entre el proótico y los restantes huesos es menor.

Opistótico: comienza a osificarse casi imperceptiblemente hacia el estadio 34B no existiendo límites netos entre el mismo y lo que luego será el proótico. En el estadio 35 aparece ya fusionado al exoccipital formando un sólo elemento (otoccipital).

Basioccipital: se desarrolla en el estadio 34B como una osificación de la placa basal por detrás de la fenestra basicraneana (figs. 2A y B). En su osificación va a cubrir parte de la región posterior de la fenestra basicraneana. En el estadio 35 el basioccipital y el basiparaesfenoides se encuentran separados por una banda de membrana (rudimento de la fenestra basicraneana). En el recién nacido estos elementos se encuentran unidos y no se observan límites óseos entre los mismos.

Exoccipital: en el estadio 34B, por detrás del foramen perilinfático, aparece una región osificada correspondiente al exoccipital (fig. 2B), de límites bien definidos. En dicha región, se observan dos forámenes muy pequeños que corresponden a los forámenes de salida del nervio hipogloso (XII). A la misma altura pero más lateralmente se encuentra otro foramen, alargado en sentido anteroposterior, que corresponde al foramen yugular. Este último se encuentra limitado posteriormente por hueso, mientras que anteriormente lo está por cartilago. El exoccipital se expande dorsalmente rodeando lateralmente al foramen magnum. En el estadio 35 se observa en conjunto con el opistótico formando una sola pieza, aunque diferenciables por el grado de osificación (distinto) que exhiben ambos elementos.

Supraoccipital: presente en el estadio 35, es el hueso condral, junto con el epipterigoides que más tardíamente comienza a osificarse. Este hueso en el lapso de una semana se osifica intensamente, ya que en el estadio anterior aún persiste cartilaginosa. Es de origen doble, ya que se distingue una sutura en la línea media dorsal, condición que se mantiene en el recién nacido.

Orbitoesfenoides: muy pequeño aparece como una osificación de la mayor parte de la pila metóptica en el estadio 35.

Columela: subcilíndrica, con su placa basal cubriendo casi completamente la fenestra ovalis, la extracolumela está bien desarrollada, es laminar y de contorno irregular. En el estadio 34B presenta un inicio de osificación en su placa basal, mientras que el resto permanece cartilaginosa (fig. 2B). En el estadio 35 y en el recién nacido, la placa basal de la columela ya se encuentra bien osificada.

Cuadrado: completamente cartilaginosa en los estadios 33 y 34A, se sitúa en posición muy oblicua con relación al plano horizontal del cráneo en

comparación con el adulto. En el estadio 34B se encuentra osificado en su región media y se ubica mucho menos inclinado que en el estadio anterior (fig. 2). En el estadio 35 el cuadrado está osificado en gran parte salvo en sus dos extremos, observándose la misma situación en el recién nacido. El cuadrado ya presenta la posición que caracteriza al adulto.

Mandíbula inferior: Si bien todos los huesos dérmicos están presentes en el estadio 34A, el cartilago de Meckel no está cubierto totalmente por hueso. El dentario está bien desarrollado en la cara labial de la mandíbula, donde alcanza posteriormente la mitad de ésta. Ventralmente cubre en su mayor parte al cartilago de Meckel, pero poco su parte lingual. El coronoides es pequeño y se encuentra en contacto con el dentario. Dentario y surangular no se contactan entre sí, mientras que el esplenial y el angular se hallan superpuestos. En el estadio 35 se osifica el articular permaneciendo cartilaginosa la zona de articulación mandibular.

ESQUELETO POSCRANEAL

Los comienzos de osificación en el desarrollo poscraneal de *Liolaemus scapularis* se presentan más tempranamente en las clavículas y húmeros (estadio 33) y centros vertebrales, interclavícula y fémur (estadio 34A) (ver Tabla II).

A continuación se detalla la secuencia de desarrollo de las distintas partes del esqueleto poscraneal de esta especie.

Cintura pectoral: En el estadio 33 (8 días desde la postura), la cintura es completamente cartilaginosa; presenta la fenestra coracoidea anterior cerrada anteriormente por el cartilago epicoracoides, mientras que la fenestra coracoidea posterior se encuentra abierta anteriormente (fig. 3A). La fenestra coracoidea posterior es aquí de menor tamaño que la anterior. La placa escápula-supraescápula se encuentra separada de la placa coracoidea a nivel de la fosa glenoidea. Las clavículas e interclavícula ya se encuentran presentes en este estadio.

Más adelante, en el estadio 34A (14 días de la postura), la fenestra coracoidea posterior crece en mayor medida que la anterior alcanzando similar tamaño. El cartilago epicoracoideo completa su desarrollo cerrando por delante la fenestra coracoidea anterior de modo que la fenestra escapulocoracoidea permanece abierta anteriormente durante todo el desarrollo. Las clavículas e interclavícula alcanzan mayor tamaño, superando la primera en longitud, el de la placa coracoidea.

En un estadio posterior (34B), a los 21 días de la postura, toda la cintura se encuentra formando una sola placa cartilaginosa (placa coracoide-escápula-supraescápula). Comienzan a apreciarse los primeros centros de osificación:

Tabla II - Secuencia de osificación del esqueleto poscranial de *Liolaemus scapularis*. R.N.: Recién nacido. En primer término vértebras y costillas, luego las cinturas, los miembros anteriores y finalmente los miembros posteriores. Los días indicados para cada estadio son desde "después de la postura". C.d. = carpales distales; T.d. = tarsales distales; Met. = metatarsales.

	Estadio 33 8 días	Estadio 34A 14 días	Estadio 34B 21 días	Estadio 35 36 días	R.N. - 45 días
Arco neural			→		
Centro vert.		→			
Costillas			→		
Proc. transv.				→	
Clavícula	→				
Coracoides			→		
Escápula			→		
Interclavícula		→			
Ileon			→		
Isquión			→		
Pubis			→		
C.d. II al V				→	
Ulnar				→	
Radial				→	
Central				→	
Húmero	→				
Radio			→		
Ulna			→		
Falanges			→		
Metacarpales			→		
Astrágalo				→	
Calcáneo				→	
Falanges		→			
Fémur		→			
Fíbula			→		
Met. I-IV				→	
Met. V				→	
T.d. III-IV				→	
Tibia			→		

en la escápula, hacia la región media; en el coracoides en cercanía de la fosa glenoidea y entre el foramen supracoracoideo y la fenestra coracoidea anterior. Esta última ha aumentado su diámetro, siendo aproximadamente el doble del tamaño de la fenestra coracoidea posterior. El ancho de las supraescápulas permanece constante desde los estadios anteriores, cubriendo las vértebras cervicales 5ta y 6ta. El proceso acromial se encuentra poco desarrollado. Las clavículas están bien osificadas y presentan prácticamente las mismas proporciones que en el adulto. El extremo anterior de la interclavícula y

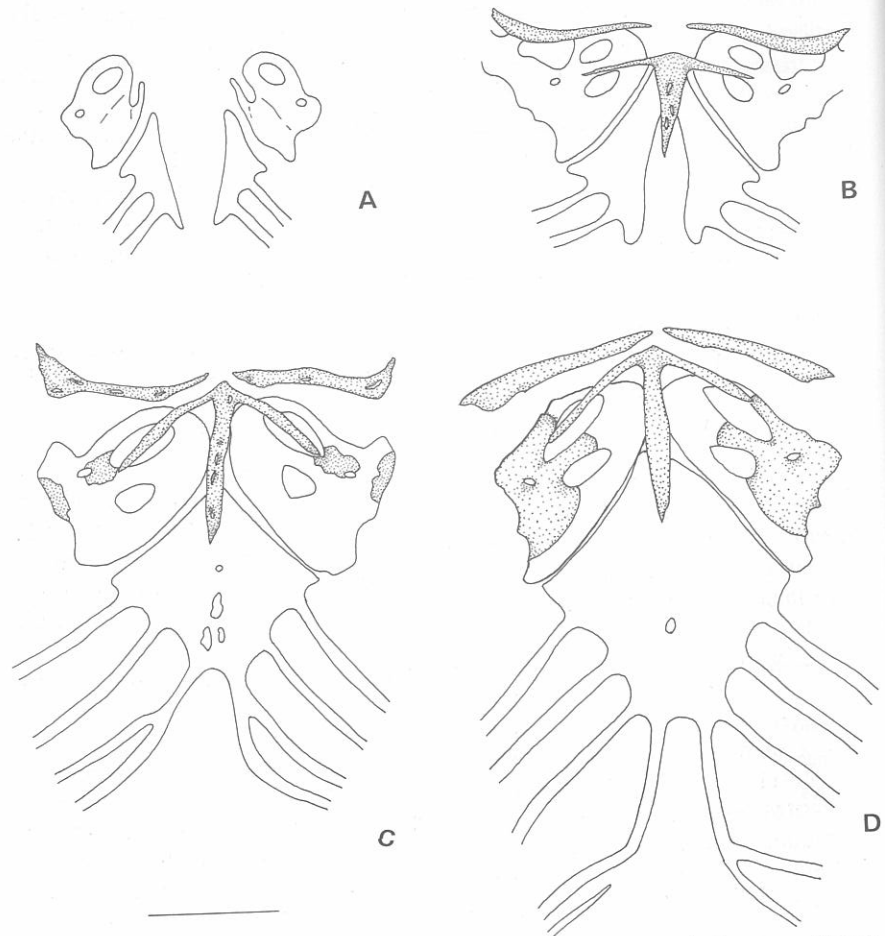


Fig. 3 - Cuatro etapas en el desarrollo del esternón, clavículas, interclavícula y coracoides de *Liolaemus scapularis*. - A: estadio 33, FML 03100 (sin dibujar clavículas e interclavícula). - B: estadio 34A, FML 03101. - C: estadio 34B, FML 03102. - D: estadio 35, FML 03103. La línea equivale a 1 mm.

los extremos mediales de las clavículas no articulan, estando unidas sólo por fibras. La interclavícula está osificada aunque no completamente; el extremo posterior de la rama medial sobrepasa el nivel del borde posterior de la fenestra coracoidea posterior (fig. 3B).

A los 36 días de la postura (estadio 35) la escápula y el coracoides están osificados. El coracoides separa con una de sus ramas a las fenestras coracoideas y forma además la mitad del margen anterior de la coracoidea anterior. El foramen coracoideo ya se encuentra incluido en el hueso (fig. 3C). Las supraescápulas cartilagosas se han ensanchado con relación a los estadios anteriores para cubrir ahora las vértebras cervicales 5ta, 6ta y 7ma. Aún persisten cartilagosas la fosa glenoidea y la separación entre escápula y coracoides.

El extremo interno de la clavícula y el anterior de la interclavícula se encuentran situados muy próximos entre sí pero sin contactarse. La clavícula ya articula con el proceso acromial de la supraescápula, cartilagosos.

En el ejemplar recién nacido, clavícula e interclavícula están articuladas. La cintura condral está casi totalmente osificada existiendo una pequeña separación cartilagosas entre escápula y coracoides. Tanto la cavidad glenoidea como el proceso acromial permanecen cartilagosos.

Miembros anteriores: En el estadio 33 los miembros anteriores se presentan casi completamente cartilagosos, y sólo un esbozo de osificación se hace visible en la diáfisis del húmero.

El carpo está formado por 7 cartilagos, todos muy separados entre sí; el carpal distal V es el más pequeño y junto con el radial están apenas esbozados. El carpal distal I no se ha desarrollado aún encontrándose el metacarpal I en relación con el radial y el carpal distal II. El carpal distal IV es el elemento más desarrollado, los tres restantes son de tamaño semejante. El piciforme no se ha formado. El radial y el ulnar son de tamaño casi idéntico, siendo más grandes que el central y los carpales distales (éstos de tamaño semejante al central) (fig. 4A).

La fórmula falangeal es la típica del adulto: 2-3-4-5-3, y las falanges terminales se presentan como condensaciones de cartilago muy incipientes.

En las dos primeras semanas (estadios 33 y 34A) el carpo se conserva de la misma forma sin presentar cambios que puedan observarse. En el estadio 34B aparece el carpal distal I y el piciforme, el primero es muy pequeño y se encuentra disimulado en gran medida por la cara articular anterior cóncava del radial. De este modo, el carpo presenta 8 elementos (en coincidencia con lo descrito para *L. occipitalis* por Keller y Krause, 1986), todos ellos cartilagosos. El radial y el ulnar son los elementos de mayor tamaño, el primero un poco más grande que el segundo. El metacarpal I articula en esta etapa con los carpales distales I y II.

Los metacarpales y todas las falanges se encuentran osificadas en la región de la diáfisis, conservándose las epífisis cartilagosas. El húmero se

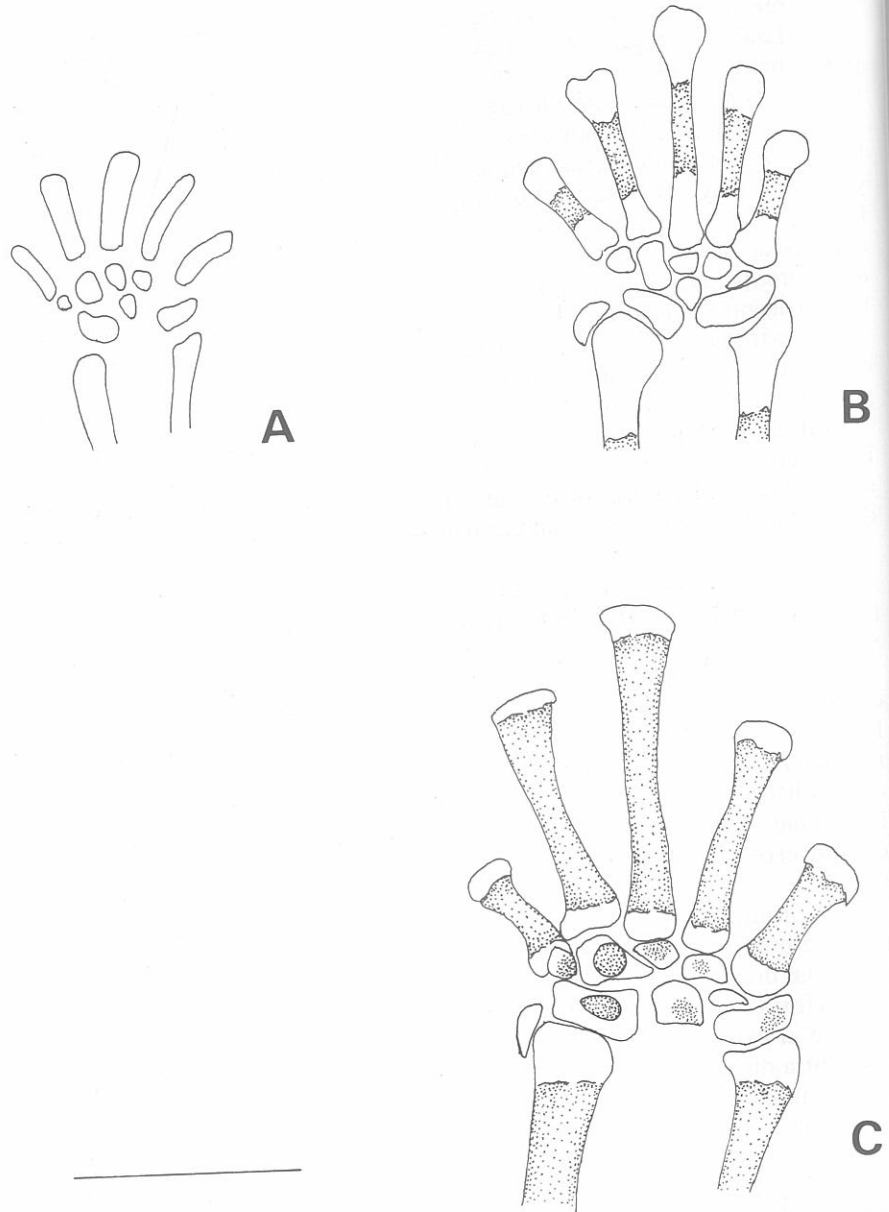


Fig. 4 - Etapas del desarrollo del carpo y metacarpo de *Liolaemus scapularis*. - A: estadio 33, FML 03100. - B: estadio 34B, FML 03102. - C: recién nacido (45 días después de la postura), FML 03104. La línea equivale a 1 mm.

encuentra más extensamente osificado que en las etapas anteriores y comienzan a osificarse las diáfisis del radio y la ulna.

Dos semanas después (estadio 35) el carpo continúa completamente cartilaginosa. La osificación de los huesos largos (húmero, radio, ulna, metacarpales y falanges) es más extensa, cubriendo en casi un 90% del precursor cartilaginosa. Sólo las epífisis permanecen sin osificarse.

En el carpo del recién nacido aparecen centros de osificación en todos los componentes, excepto carpal distal I y pífiforme. Los más desarrollados son los del ulnar y carpal distal IV y algo menos desarrollados se encuentran los del carpal distal III y del radial (fig. 4C).

Las epífisis de los metacarpales y falanges proximales permanecen mayormente cartilaginosas, aunque empiezan a observarse centros de osificación.

Cintura pélvica: En el estadio 33, la cintura pélvica, completamente cartilaginosa, se presenta como dos hemicinturas. Los pubis y los isquiones están ampliamente separados entre sí en la línea media (fig. 5A).

Una semana después (estadio 34A), la cintura pélvica no presenta indicios de osificación. Los pubis se han fundido anteriormente en una sola pieza, mientras que los isquiones están apenas separados. En esta etapa se puede distinguir un hipoisquion muy pequeño (fig. 5B).

En el estadio 34B, se han fundido en la línea media los isquiones en la línea media y se puede distinguir un proceso metaisquial bifurcado y un proceso prepúbico. La separación entre las ventanas obturadoras no existe y el foramen obturador se presenta como una abertura alargada que se va estrangulando en el medio. Aparecen centros de osificación que posteriormente van a constituir los tres elementos de la pelvis (fig. 5C).

En las dos semanas posteriores (estadio 35) los huesos de la cintura pélvica se han osificado casi completamente. En la región del acetabulum los tres elementos están separados por cartilago. Las ventanas obturadoras permanecen confluentes. El epipubis cartilaginosa separa los pubis de cada lado mientras que el hipoisquion, largo y cartilaginosa, separa los isquiones. Los forámenes obturadores presentan mayor diámetro que en la etapa descrita antes (fig. 5D).

En el recién nacido no existen grandes cambios con relación al estadio anterior, pubis e isquion están más estrechamente relacionados, separados sólo por una muy angosta banda de cartilago. Los procesos prepúbicos continúan cartilaginosos.

Miembros posteriores: Todos los elementos de los miembros posteriores se encuentran cartilaginosos hacia la primera semana después de la postura (estadio 33). El tarso presenta 3 elementos muy separados entre sí: el astrágalo-calcáneo grande y los tarsales distales III y IV (el tarsal distal IV más grande que el tarsal distal III). El tarsal distal III se dispone equidistante a los metatarsales II y III, y el tarsal distal IV a los metatarsales III, IV y V. El meta-

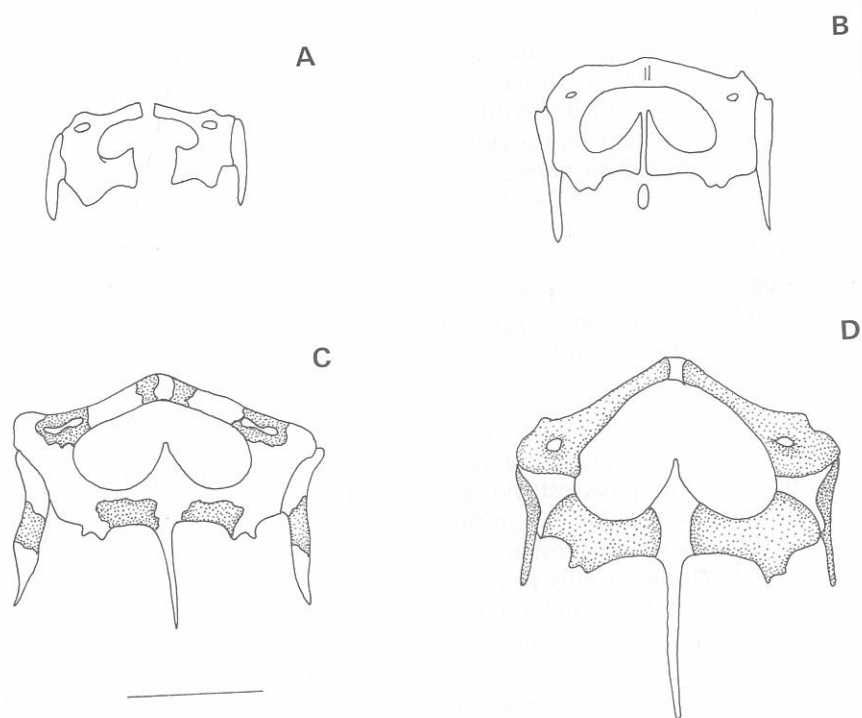


Fig. 5 - Cintura pélvica de *Liolaemus scapularis*. - A: estadio 33, FML 03100. - B: estadio 34A, FML 03101. - C: estadio 34B, FML 03102. - D: estadio 35, FML 03103. La línea equivale a 1 mm.

tarsal V equivale aproximadamente a un 75% de la longitud de los otros metatarsales (fig. 6A).

En el estadio 34A los miembros posteriores permanecen cartilaginosos con la excepción del fémur que presenta un centro de osificación en la diáfisis. En este embrión se observa al tarsal distal III unido sincondróticamente al metatarsal III y al astrágalo-calcáneo unido al metatarsal IV por un puente cartilaginoso muy angosto.

Posteriormente (estadio 34B), no se observan las conexiones de cartilago en el tarso, el cual permanece aún completamente cartilaginoso. Los metatarsales se encuentran todos osificados en la región de la diáfisis con excepción del metatarsal V, completamente cartilaginoso. La fórmula falangeal es la típica del adulto: 2-3-4-5-4. Las diáfisis de tibia, fibula y de todas las falanges se encuentran osificadas (fig. 6B).

En el estadio 35, los tarsales distales permanecen cartilaginosos, apareciendo un centro grande de osificación en la porción del astrágalo y conser-

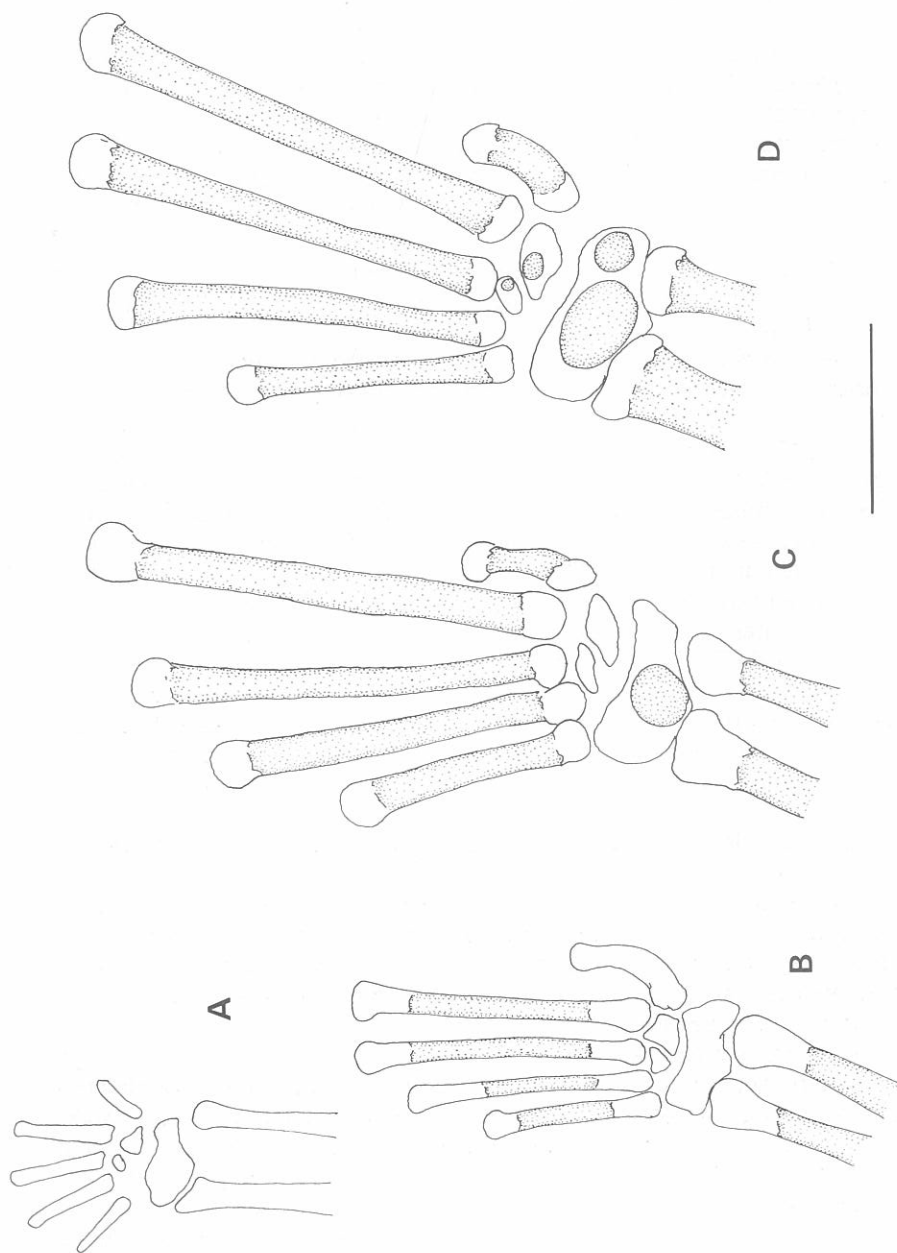


Fig. 6 - Desarrollo del tarso y metatarso de *Liolaemus scapularis*. - A: estadio 33, FML 03100. - B: estadio 34A, FML 03102. - C: estadio 34B, FML 03103. - D: recién nacido (45 días después de la postura), FML 03104. La línea equivale a 1 mm.

vándose cartilaginosa la parte correspondiente al calcáneo. El metatarsal 5 presenta su diáfisis osificada (fig. 6C). Las falanges terminales son punteagudas están osificadas casi en su totalidad, excepto las epifisis proximales.

En el recién nacido aparece un centro de osificación en la parte correspondiente al calcáneo. El centro del astrágalo es 3 o 4 veces más grande que el del calcáneo. También se observa un centro de osificación en el tarsal distal IV un poco más pequeño que el centro correspondiente al calcáneo. El tarsal distal III presenta apenas esbozado un centro de osificación (fig. 6D).

Columna vertebral: Presenta 8 vértebras cervicales, 5 torácicas, 10 postorácicas y 2 sacras. El número de elementos vertebrales de la zona caudal no se pudo observar por destrucción del material.

En el estadio 33, la columna vertebral se presenta completamente cartilaginosa. Las vértebras son semianillos abiertos dorsalmente con un cuerpo vertebral muy pequeño en relación al desarrollo que muestra el arco neural.

El atlas es muy angosto, totalmente abierto (en forma de U) en su zona dorsal, mientras que las otras vértebras cervicales, desde el axis hacia atrás, presentan ambas mitades de los arcos neurales apenas separadas en la línea media. El atlas se encuentra articulado con la región occipital del condrocraáneo donde aún no se han diferenciado el cóndilo ni los huesos de la región.

La longitud del cuerpo vertebral del axis es aproximadamente el doble del de las restantes vértebras. A partir de la segunda vértebra torácica, hacia atrás todas están abiertas como el atlas. En vista lateral se distingue el comienzo de diferenciación de pre y poszigapófisis, aunque no llegan a establecer contacto entre sí. Los procesos transversos de ambas vértebras sacras están presentes aunque de muy pequeño tamaño y separados uno del otro. Las caudales presentan apófisis muy pequeñas las que se reducen significativamente de tamaño hacia atrás.

En el estadio 34A, el atlas continúa abierto dorsalmente y el arco neural del axis está completamente cerrado. Las restantes vértebras cervicales, las torácicas y las postorácicas presentan el borde posterior dorsal del arco neural ya unido, mientras el anterior permanece abierto. Desde las vértebras sacras hacia atrás, los arcos neurales se cierran completamente. Las pre y postzigapófisis ya articulan en toda la columna.

El proceso de osificación ha comenzado en forma incipiente en el centro de los cuerpos vertebrales.

Los procesos transversos de la sacra II presentan un foramen en la base, están muy ensanchados distalmente y fusionados a los extremos distales de los procesos de la sacra I. Estos últimos son más pequeños que los de la sacra II.

En el estadio 34B, el atlas continúa abierto dorsalmente presentando un comienzo de osificación en los dos semiarcos neurales. Todas las vértebras presentan un centro de osificación en el cuerpo vertebral que muestra dos

forámenes en vista dorsal y dos centros de osificación, uno de cada lado, en el arco neural. Las pre y postzigapofisis están bien articuladas y son de mayor tamaño.

Las vértebras sacras presentan los procesos transversos de mayor tamaño, con sus extremos distales ensanchados y fusionados uno con el otro. El foramen de la base del proceso transverso de la vértebra sacra II es más amplio. Existe un comienzo de osificación en la base de dichos procesos mientras que los de las vértebras caudales no presentan signos de osificación.

En el estadio 35, el atlas se presenta osificado completamente, y continúa abierto dorsalmente. La totalidad de las vértebras están osificadas en su mayor parte, encontrándose ambas mitades del arco neural unidas por medio de cartilago en la línea media dorsal. El cuerpo vertebral está separado del arco neural por una estrecha banda de cartilago. También se conserva algo de cartilago en la articulación de pre y postzigapofisis.

Los procesos transversos de las vértebras sacras se encuentran osificados en su mayor parte mientras que los extremos distales permanecen cartilaginosos. No se observa el foramen de la base del proceso transverso de la sacra II. Los procesos transversos de las vértebras caudales están casi completamente osificados.

La columna vertebral se encuentra en general más osificada en el recién nacido pero no se aprecian cambios de importancia con relación al estadio anterior.

La línea de autotomía en el recién nacido correspondiente con el tipo IV de Etheridge (1960; 1967) se presenta inmediatamente por detrás de los procesos transversos.

Esternón: En el estadio 33, el esternón se presenta separado en dos mitades, cada una de forma subtriangular y de tamaño equivalente al de la placa coraco-epicoracoidea. A cada mitad se le unen dos costillas (fig. 3A). A las dos semanas de la postura (estadio 34A) no se aprecian cambios en la forma y características del esternón (fig. 3B). Recién en el estadio 34B se destacan importantes cambios en esta estructura: en efecto, el esternón se presenta como una estructura impar, producto de la fusión de ambas mitades. El esternón presenta en este momento en la línea media 4 lagunas de tamaños diferentes y de forma irregular (indicando la fusión de las dos mitades originales).

Todo el esternón equivale aquí al tamaño de una placa coraco-epicoracoidea, lo que quiere decir que ésta última ha crecido el doble en relación al esternón. En esta etapa se ha incorporado al esternón una costilla más (tercera) (fig. 3C).

En el estadio 35 el esternón ha crecido considerablemente, su tamaño equivale a más de dos veces la superficie ocupada por la placa coraco-epicoracoidea. Presenta una sola laguna, pequeña y de contorno redondeado hacia el

medio de la placa. Se ha incorporado una cuarta costilla a cada lado del esternón (fig. 3D).

En el recién nacido no se aprecian cambios con respecto al estadio anterior.

Costillas: Hacia la primera semana después de la postura (estadio 33), las costillas son completamente cartilaginosas y aún no articulan con las vértebras. Las cervicales presentan las siguientes longitudes relativas: $4a < 5a < 6a < 7a = 8a$; la sexta es la mitad del largo de la séptima y octava; estas últimas están alargadas y alcanzan el nivel de flexión de las vértebras torácicas. Las 5 costillas torácicas presentan un componente ventral, encontrándose las dos primeras unidas al esternón. Las vértebras postorácicas no presentan componente ventral y disminuyen de tamaño hacia atrás, de modo que la última es muy pequeña.

En el estadio 34A, las costillas permanecen cartilaginosas observándose como cambio más significativo de esta etapa, la articulación de las mismas con las vértebras.

En el estadio 34B la 4ta costilla cervical se conserva cartilaginosa y es muy corta, la 5ta costilla cervical presenta una apófisis posterior y está algo ensanchada distalmente. Las costillas 5ta y 6ta cervical se encuentran por debajo de la supraescápula y están osificadas en la región media. Las costillas 7ma y 8va cervical son de longitud semejante y equivalen casi al doble de la longitud de las dos anteriores, presentando la región media osificada.

Se observan 3 costillas unidas al esternón. A la tercera de estas costillas que proviene de la vértebra torácica 3ra se le une una costilla falsa de la vértebra torácica 4ta. La 5ta costilla torácica es flotante. Las tres primeras costillas postorácicas son largas y las 7 restantes son cortas. La osificación de la región media de las costillas sigue un gradiente de osificación antero-posterior.

Las 3 primeras costillas postorácicas están casi completamente osificadas, excepto los extremos; de la 4ta a la 7ma presentan osificadas entre una tercera parte y la mitad de su longitud; la 8va está comenzando a osificarse y las 2 últimas son cartilaginosas.

En el estadio 35 aparece una costilla cervical adicional (la correspondiente a la 3ra vértebra), pequeña y cartilaginosa. La región media de la cuarta costilla cervical se encuentra osificada como en las restantes. Los extremos distales de las costillas 5ta y 6ta se conservan cartilaginosos y están muy ensanchados presentando una conspicua apófisis posterior.

Unidas al esternón articulan 4 costillas a cada lado, la última proviene de la cuarta vértebra torácica a la que se le suma una costilla falsa de la 5ta vértebra. Los componentes ventrales de las costillas torácicas se conservan cartilaginosos. Todas las costillas postorácicas (10) se encuentran osificadas en su mayor parte.

En el recién nacido no se observan cambios de importancia.

DISCUSION

Para el estudio del condrocraqueo y del desarrollo del esqueleto craneal en los "reptiles" resulta una referencia importante el trabajo de Bellairs & Kamal (1981) que constituye una extensiva sintesis de lo que se conoce en los distintos grupos.

No existen en la literatura muchos antecedentes en estudios del desarrollo del esqueleto en Iguania. En relación al cráneo la mayoría de ellos son referidos a las cápsulas nasales y muy pocos al cráneo en su totalidad (Willard, 1915; Stimie, 1966; Oelrich, 1956). Con respecto al postcráneo hay algunos trabajos que consideran la secuencia de osificación de los elementos del carpo y tarso en camaleónidos (Rieppel, 1993) y en agámidos (Mathur y Goel, 1976). En otras familias de saurios son referencia importante los trabajos de Rieppel (1992 a, b, y c), en los cuales estudia el desarrollo de *Cyrtodactylus pubisulcus* (Gekkonidae), *Lacerta vivipara* (Lacertidae), *Lanthanotus borneensis* (Varanidae).

El presente trabajo constituye la primera contribución en estudios del desarrollo esquelético para representantes de la familia Tropiduridae.

El condrocraqueo de *Liolaemus scapularis*: El condrocraqueo de esta especie presenta algunas características que merecen ser tenidas en cuenta si lo comparamos al de otros lagartos.

Las comisuras esenoetmoideas que unen el plano suprasetal a las cápsulas nasales están bien desarrolladas en esta especie como en *Ctenosaura* a diferencia de lo que ocurre en *Anolis* y en *Sceloporus* donde estas no alcanzan al mencionado plano.

Liolaemus scapularis presenta cierto grado de reducción de los cartílagos orbitotemporales, es el caso de la taenia marginalis, cartílago muy angosto en esta especie el cual no se desarrolla sobre la fenestra epióptica en algunos especímenes mientras que en otros lo hace en forma parcial o total. La pila antótica se encuentra interrumpida encontrándose reducida a dos pequeñas proyecciones (fig. 1A) por lo que las fenestras proóptica y metóptica confluyen en una sola. Estos cartílagos no se desarrollan durante la ontogenia. La ausencia o reducción (en distintos grados) de estos cartílagos también se ha observado en diversos lagartos (Bellairs y Kamal, 1981) como *Anolis carolinensis* donde la pila antótica está reducida y la taenia medialis está ausente, en los scincidos *Lygosoma* y *Aconthias meleagris* con ambos cartílagos reducidos, en *Chalcides ocellatus*, *Eunece fasciatus*, el Gekónido *Ptyodactylus*, *Varanus monitor* y en *Aniella pilchra* todos con reducción de la pila antótica. En el camaleónido *Bradypodium pumilus*, en *Agama mutabilis* y en *Anguis fragilis* ambos cartílagos se reducen o están ausentes. El iguánido *Ctenosaura pectinata* por otro lado, presenta todos los cartílagos normalmente desarrollados, presentando además el proceso anterior del tectum synoticum bien desarro-

llado (como en muchos otros lagartos) a diferencia de *L. scapularis* donde dicho proceso está ausente.

El condrocáneo de los lacértidos *Acanthodactylus boskiana* (Kamal & Abdeen, 1972), *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b) y del scincido *Mabuya capensis* (Bellairs & Kamal, 1981) presentan una barra cartilaginosa que comunica la trabécula de cada lado a la pila metoptica. Esta barra supratrabecular no ha sido observada en *Liolaemus scapularis*.

Patrones de osificación: Durante el desarrollo de *L. scapularis* se observan dos momentos de aparición de varios elementos craneanos en conjunto (ver Tabla I).

En *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b) los primeros huesos en aparecer son los de la mandíbula inferior, superior y paladar; lo mismo ocurre en *Liolaemus scapularis*, pero en este caso aparece en un estadio sólo el pterigoides y en el siguiente los restantes huesos del arco mandibular. Según Rieppel (op. cit.) en su caso el hueso de mayor desarrollo y osificación es el pterigoides, por lo que probablemente también sea en ese caso el primero en aparecer. En *Chamaeleo* (Rieppel, 1993) el pterigoides igualmente constituye, junto con el angular, el primer hueso en aparecer.

Cuando comienzan a desarrollarse los elementos citados en el cráneo de *Liolaemus scapularis*, también comienzan a osificarse clavícula y húmero; por el contrario, *Lacerta vivipara* sólo presenta osificaciones de huesos del arco mandibular, mientras que las osificaciones poscraneanas sólo aparecen en una etapa posterior.

Con relación a las secuencias de osificación, resulta necesario remarcar además que los elementos del cráneo se desarrollan antes que los del poscráneo. En efecto, hacia el estadio 34A sólo están presentes 5 de los 28 huesos (18%) del poscráneo, mientras que ya se encuentran osificándose la mitad de los craneales (13/26). Hacia los 21 días después de la postura (estadio 34B) la diferencia ya no es tan importante, 20/28 huesos del poscráneo (71%) y 23/26 huesos del cráneo (88%).

Con respecto a *Ctenosaura pectinata* debemos indicar que en esta especie de acuerdo con Oelrich (1956) se osifica la pila metoptica en un orbitoesfenoides hecho que también se ha comprobado para *Liolaemus scapularis* (estadio 35), así como se ha observado en muchos iguánidos según Bellairs & Kamal (1981).

Con respecto al desarrollo de *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b) otras diferencias encontradas son:

1. Escápula, coracoides y los elementos de la pelvis, empiezan a osificarse sincrónicamente en el estadio 34B, mientras en *Lacerta vivipara* son asincrónicos. Lo contrario ocurre con la osificación de húmero, radio y ulna: sincrónicos en *Lacerta vivipara* y secuencial en *Liolaemus scapularis* (primero el húmero y luego los restantes). En efecto, a los 21 días de la puesta aparecen

centros de osificación en los tres elementos de la pelvis de *Liolaemus scapularis*, mientras que en *Lacerta* se osifica primero el ileón (igual que en *Chamaeleo*, Rieppel, 1993), luego el pubis y finalmente aparecen centros de osificación en el isquión. Coincide en ambos casos que la osificación de la región acetabular de la cintura es tardía, para *Lacerta* esta se completa durante el crecimiento postnatal.

2. Al igual que en *Lacerta* la clavícula podría constituir el primer elemento en osificarse, aunque en el individuo correspondiente al estadio 33 existe la posibilidad de que la interclavícula haya sido perdida durante la preparación por lo que no se tiene la seguridad de este dato. El proceso de osificación en la clavícula culmina antes que en la interclavícula. Rieppel (1992b) describe en el proceso de osificación de la clavícula de *Lacerta* la existencia de una gran perforación en su extremo proximal, característica no observada en *Liolaemus scapularis*.

3. El inicio de osificación de la diáfisis del húmero es previo a la osificación de los componentes de la cintura escapular como la clavícula. La osificación de la diáfisis del húmero (a los 8 días de la puesta) es previa a la aparición de centros de osificación en las diáfisis de radio y ulna (a los 21 días de la puesta) en *Liolaemus scapularis*. Esto constituye una diferencia con respecto a *Lacerta* donde los centros de osificación en la diáfisis de los elementos estilopodiales y zeugopodiales de la extremidad anterior aparecen sincrónicamente.

4. La osificación del carpo es notablemente tardía en relación a los restantes elementos de la extremidad. Los primeros esbozos de osificación aparecen en los carpales distales del recién nacido. Lo mismo se ha observado en recién nacidos de *Cyrtodactylus* (Rieppel, 1992c) y en *Lacerta* (Rieppel, 1992b) donde la serie carpal, el metacarpal 5 y todas las epífisis de los huesos osifican posteriormente al nacimiento.

5. Es interesante destacar que en *Liolaemus scapularis* el metacarpal 5 aparece ya osificado junto con los restantes metacarpales y las falanges en sus diáfisis, en el estadio 34B (a los 21 días de la puesta).

6. Rieppel (1992 b) menciona un gradiente de osificación entre los metatarsales que se daría del siguiente modo: primero osificaría el metatarsal III, luego el metatarsal IV, el metatarsal II, el metatarsal I y mucho después el metatarsal V. En *L. scapularis* los metatarsales I al IV comienzan a osificarse en las diáfisis hacia los 21 días, sincrónicamente y el metatarsal V (al igual que en *Lacerta*) lo hace en el estadio siguiente.

7. El elemento autopodial en el miembro posterior inicia su osificación más tarde que en el miembro anterior en *Liolaemus scapularis*, siendo en esto diferente a lo observado en *Lacerta* (Rieppel, 1992b) donde la situación es a la inversa.

8. Hacia los 36 días de la puesta se observa un centro grande de osificación en la parte correspondiente al astrágalo del elemento astrágalo+calcáneo. Esto es coincidente con las observaciones en *Lacerta*, donde este mismo elemento es el primero en presentar un área de osificación, precediendo incluso, como en este caso, a la osificación de los elementos del carpo (también indicado para otros lagartos, Rieppel, 1993: 74-75). También es el caso de *Cyrtodactylus* (Rieppel, 1992b) donde el proceso de osificación se inicia en el recién nacido. Los carpales y tarsales distales preceden en su osificación a los carpales proximales (ver Tabla II) como sucede en los chamaleonines y a diferencia de otros lagartos (*Calotes versicolor*, *Cyrtodactylus pubisulcus* y *Lacerta vivipara*) según lo indicado por Rieppel (1993).

La aparición de dos centros de osificación que luego se funden en una sola pieza (astrágalo+calcáneo) es semejante en *Lacerta* y en *Liolaemus* a diferencia de lo observado para *Chamaeleo* (Rieppel, 1993) donde este único elemento tarsal proximal comienza a osificarse a partir de un sólo centro.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo, a la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Tucumán y al CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) instituciones que apoyaron de distinta forma el desarrollo de este trabajo. A C. Hofstadler Deiques por sus comentarios sobre el manuscrito y a E. Moro y C. Vellano por su ayuda con el idioma italiano.

RIASSUNTO

Sviluppo dello scheletro di *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropiduridae).

Si è studiato lo sviluppo dello scheletro cranico e postcranico di *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropiduridae). Le osservazioni si basano su quattro embrioni e un esemplare appena nato. Si è descritto dettagliatamente il condrocranio completamente sviluppato e le sequenze di ossificazione del cranio e dello scheletro postcranico. Nel condrocranio risalta la riduzione di alcune delle cartilagini orbitotemporali. La *taenia marginalis* si trova ridotta in alcuni esemplari di modo che la finestra epiottica si trova dorsalmente aperta. Il processo anterotico è interrotto e fa confluire le finestre proottica e metoottica.

Altre caratteristiche rilevanti osservate nello sviluppo dello scheletro di questa specie sono: gli elementi del cranio si sviluppano prima di quelli della regione postcranica; gli pterigoidi sono le prime ossa che cominciano a ossificarsi, già nella prima settimana; tutte le ossa dermiche della mandibola appaiono tra la prima e la seconda settimana; già nello stadio 34A si trova il 60% delle ossa del cranio; in questo stesso stadio la maggioranza (14/16) delle ossa dermiche è già presente; i nasali e i postfrontali appaiono nello stadio successivo; il sovraoccipitale e gli epipterigoidei nel neurocranio e l'articolare nella mandibola sono le ossa che appaiono più tardivamente (stadio 35).

Nello sviluppo del resto dello scheletro risalta in modo particolare che: il carpale distale I e il pisiforme appaiono tardivamente; le clavicole sono presenti dallo stadio 33; gli elementi condrali

delle due cinture cominciano ad ossificare soltanto allo stadio 34B; la diafisi dell'omero e del femore ossificano nella prima e seconda settimana rispettivamente: i due emisterni si fondono in un solo pezzo verso lo stadio 34B.

Fernando LOBO

*Instituto de Herpetologia, Fundación Miguel Lillo.
Conicet y Cátedra de Anatomía Comparada, Fac. Cs. Nats.,
Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 251,
San Miguel de Tucumán, 4000. Argentina.*

Fernando ABDALA

*Sección Paleozoología de Vertebrados y Cátedra de Vertebrados,
Fac. de Cs. Nats., Universidad Nacional de Tucumán,
Miguel Lillo 205, San Miguel de Tucumán, 4000. Argentina.*

Gustavo J. SCROCCHI

*Instituto de Herpetologia, Fundación Miguel Lillo,
Miguel Lillo 251. San Miguel de Tucumán, 4000. Argentina.*

LITERATURA CITADA

- BELLAIRS A. D'A y KAMAL A.M., 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. 1-263 pp. En "Biology of the reptiles" Vol. XI. Chapter 1. C. Gans (Ed.) Academic Press.
- ETHERIDGE R., 1960. The relationships of the Anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae). An interpretation based on skeletal morphology. Ph. D. Thesis. Univ. of Michigan.
- ETHERIDGE R., 1967. Lizard caudal vertebrae. *Copeia* (4): 699-721.
- KAMAL A.M. y ABDEEN A.M., 1972. The development of the chondrocranium of the lacertid lizard, *Acanthodactylus boskiana*. *J. Morph.* 137: 289-334.
- KELLER C. & KRAUSE L., 1986. The appendicular skeleton of *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885 (Sauria, Iguanidae). *Rev. Bras. Biol.* 46(4): 727-740.
- LEMUS D.A., 1967. Contribución al estudio de la embriología de reptiles chilenos II. Tabla de desarrollo de la lagartija vivípara *Liolaemus gravenhorti* (Reptilia: Squamata: Iguanidae). *Biologica* 40: 39-61.
- LEMUS D.A. & DUVAUCHELLE R., 1966. Desarrollo intrauterino de *Liolaemus tenuis tenuis*. *Biologica* 39: 80-98.
- LEMUS D.A., ILLANES J., FUENZALIDA M., PAZ DE LA VEGA Y. & GARCIA M., 1981. Comparative Analysis of the Development of the Lizard, *Liolaemus tenuis tenuis*. II A Series of Normal Post-laying Stages in Embryonic Development. *Journal of Morphology* 169: 337-349.
- MATHUR J.K. y GOEL S.C., 1976. Patterns of chondrogenesis and calcification in the developing limb of the lizard *Calotes versicolor*. *Journ. Morph.* 149: 401-420.
- OELRICH T.M., 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Michigan* (94), 1-122.
- RIEPEL O., 1992a. Studies on skeleton formation in Reptiles. I. The postembryonic development of the skeleton in *Cyrtodactylus pubisulcus* (Reptilia, Gekkonidae). *Journal of Zoology, London*, 227: 87-100.

- RIEPEL O., 1992b. Studies on skeleton formation in Reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana, Zoology New Series* N° 68: 1-25.
- RIEPEL O., 1992c. The skeleton of a juvenile *Lanthanotus* (Varanoidea). *Amphibia-Reptilia* 13: 27-34.
- RIEPEL O., 1993. Studies on skeleton formation in Reptiles. II. *Chamaeleo hoehnelii* (Squamata: Chamaeleoninae), with comments on the homology of carpal and tarsal bones. *Herpetologica*, 49(1): 66-78.
- STIMIE M., 1966. The cranial anatomy of the iguanid lizard *Anolis carolinensis* (Cuvier). *Ann. Univ. Stellenbosch*, 37A, 3-40.
- WASSERSUG R.J., 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain. Tech.* 51: 131-134.
- WILLARD W.A., 1915. The cranial nerves of *Anolis carolinensis*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 59: 15-116.