
PATRONES DE OSIFICACIÓN EN *TUPINAMBIS MERIANAE*
 Y *TUPINAMBIS RUFESCENS* (SQUAMATA: TEIIDAE)
 Y PATRONES GENERALES EN SQUAMATA

ARIAS, FEDERICO & FERNANDO LOBO

Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. Av. Bolivia 5150, (4400) Salta, Argentina.

fjarias@unsa.edu.ar

R E S U M E N. — Se describe la variación ontogenética del esqueleto de 13 embriones de *Tupinambis merianae* y 11 de *Tupinambis rufescens*, detectándose heterocronías entre ambas especies. Los resultados muestran que los elementos dermales (tanto del cráneo como de la cintura pectoral) osifican antes que los elementos condrales, siendo los elementos que forman la mandíbula inferior, el paladar (especialmente los palatinos y los pterigoides) y la clavícula los primeros en osificarse, mientras que los elementos del dermatocráneo más tardíos en osificarse son los del arco temporal superior (lacrimal, postorbital, postfrontal). Las principales diferencias en los tiempos de aparición y osificación se producen en algunos huesos del cráneo y en el autopodio (carpo/tarso), pero estas heterocronías no alteran la arquitectura final del esqueleto. Los resultados encontrados son comparados y discutidos con el conocimiento existente sobre otros linajes de Squamata.

Palabras clave: esqueleto, osificación, *Tupinambis*, embriología.

A B S T R A C T. — We describe the ontogenetic variation of skeleton of 13 *Tupinambis meriane* embryos and 11 *Tupinambis rufescens* embryos. Furthermore heterochronies in ossification sequence between both species are recorded. Results show that dermal elements (belonging to the skull and the pectoral girdle) ossify before the chondral elements, being the elements that constitute the lower jaw, the palate (especially the palatine and the pterygoid), and the clavicle the first ones to ossify. The elements belonging to the dermatocranium which ossify later are the ones of the upper temporal arch (lacrimal, postorbital and postfrontal). The main differences present in timing of onset and ossification are produced in some bones of the skull and of the autopodium (carpus / tarsus); though, these heterochronies do not alter the final structure of the skeleton. Results achieved are compared and discussed with the available knowledge of other squamate lineages.

Key words: skeleton, ossification, *Tupinambis*, embryology.

INTRODUCCIÓN

Una fuente importante de variación en la morfología de los vertebrados es producida por eventos que afectan los distintos procesos ontogenéticos manifestándose en forma de cambios pedomórficos o peramórficos (McKinney y Mcnamara, 1991). Por lo tanto, el estudio de patrones y procesos del desarrollo es una herramienta fundamental para interpretar y comprender los fenó-

menos involucrados en la diversificación de los vertebrados; la información que proporciona puede ser confrontada y comparada también cuando se analizan grupos que contienen formas fósiles (interpretación de homologías, determinación de secuencias ontogenéticas de caracteres, etc.)

Los trabajos más antiguos en los que se describe el desarrollo y secuencias

de osificación del cráneo de Sauria son los de Leydig (1872), Parker (1880a), Gaupp (1900), De Beer (1930), entre los más conocidos, tomado de Lions y Álvarez (1998). Más recientemente se han realizado estudios sobre los patrones de desarrollo y la secuencia de osificación del esqueleto (cráneo y poscráneo) en representantes de tres grandes taxones de Reptilia: Testudines (*Chelydra*: Rieppel, 1993a), Crocodylia (*Alligator*: Rieppel, 1993b) y Squamata (Rieppel, 1992a, b; 1993c; 1994; Good, 1995; Lobo *et al.*, 1995; Abdala *et al.*, 1997; Lions y Álvarez, 1998, entre otros). Los trabajos de Rieppel (1992, 1993b, 1994) son muy importantes porque en ellos se propuso la existencia de "compartimentos" (equiparable con los módulos de desarrollo, Schlosser y Wagner, 2004) en el proceso de osificación del esqueleto (cráneo, columna vertebral, cinturas, extremidades, carpo y tarso). Los tiempos relativos de osificación pueden variar entre los compartimentos sin alterar la secuencia de osificación dentro de un compartimento.

Los estudios comparativos entre especies filogenéticamente cercanas permiten comprender los fenómenos involucrados en la formación del esqueleto y las variaciones que este presenta. Rieppel (1994) comparó la secuencia de osificación de dos especies pertenecientes a un mismo género, *Lacerta agilis exigua* y *Lacerta vivipara* y describió patrones de desarrollo como así también las variaciones en los tiempos de osificación (por ejemplo, el gradiente es distinto en la extremidad posterior y costillas, y el cráneo/cintura pectoral presentan osificación más temprana en la primera de las especies). Haciendo el mismo análisis pero en especies neotropicales, Lobo *et al.* (1995) y Abdala *et al.* (1997) compararon el desarrollo del esqueleto de *Liolaemus scapularis* y *Liolaemus quilmes* y también detectaron cambios (heterocronías) en las secuencias de osificación.

En este trabajo se realiza la descripción de la secuencia de osificación del esqueleto de *Tupinambis merianae*, se

compara con las secuencias de *Tupinambis rufescens*, se remarcan los procesos de heterocronías entre ambas especies y se afronta por primera vez el análisis de las secuencias de osificación en representantes de la familia Teiidae, componente típica de la herpetofauna neotropical. Además se comparan los resultados con especies pertenecientes a otras familias de saurios (dos especies de *Lacerta*, Rieppel, 1992b, 1994; y dos especies de *Liolaemus*, Lobo *et al.*, 1995 y Abdala *et al.*, 1997) y se analizan los procesos generales de osificación en otros escamados: *Elgaria coerulea* (Good, 1995), *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998), *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c), *Sibynomorphus turgidus* (Scrocchi *et al.*, 1998), cinco especies de tres géneros de crotálicos (Savitzky, 1992), cinco especies de cuatro géneros de colúbridos (Franklin, 1945), con el objetivo de determinar patrones generales de osificación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 13 embriones de *Tupinambis merianae* (FML 02316. Reserva Guaycolec, 25 Km. de Formosa. Formosa. 9/1/1989. A. Manzano y P. Blendinger col. FML 02326. Reserva Guaycolec, 25 Km. de Formosa. Formosa. 19/1/1989. S. Chediack col. FML 16292-302. Presidencia Roque Sáenz Peña. Sin datos) y 11 de *Tupinambis rufescens* (FML 02845, FML 02848-50, FML 16285-91. Finca San Javier. Casa principal. A 8 Km. Al sur de Joaquín V. González. Dpto. Anta Muerta. Salta. G. Perotti col. 15/11/1988).

Los huevos se tomaron de los nidos y se fijaron en formol al 10%. Luego fueron preparados usando la técnica de tinción diferencial de cartílagos y de huesos en pequeños esqueletos de vertebrados (Wassersug, 1976). Si bien la técnica no es la más exacta para determinar tiempos absolutos de comienzo de osificación (como técnicas histológicas),

esta técnica es válida para la determinación de los tiempos relativos de osificación. También se tomaron las medidas del tamaño promedio de cada embrión, midiendo su longitud-hocico-cloaca (LHC).

Según Chani *et al.* (1993) el tamaño promedio (LHC), de nacimiento de los embriones de *Tupinambis merianae* varía de 56,5 mm a 59,1 mm, estas medidas son superadas por el embrión N° 13 de *Tupinambis merianae* (el de mayor LHC utilizado de en este trabajo, ver Tabla 1), lo mismo ocurre con el embrión N° 11 de *Tupinambis rufescens* (de mayor LHC, ver Tabla 2) que supera el tamaño promedio de nacimiento que es 72,3 mm (Cruz, 1996). Esto nos permite inferir que los embriones de mayor LHC utilizados en este trabajo estaban próximos a nacer.

Los estadios de desarrollo fueron determinados siguiendo la tabla de *Cnemidophorus uniparens* (Billy, 1988). Algunas observaciones sobre la utilización de esta tabla merecen ser descritas a continuación: la formación de los párpados es más temprana en *Tupinambis* que en *Cnemidophorus uniparens*. Caracteres contradictorios entre estadios de la tabla

de Billy (*op. cit.*) son evidentes: embriones de estadios 15-16 no presentan el tímpano bien desarrollado aún, carecen de lepidosis y pigmentación dorsal (características del estadio 15-16 de la tabla de Billy), pero cuentan con las tres cuartas partes de los párpados cubriendo el ojo. En efecto, los embriones de los estadios 16-17 presentan escamación dorsal (pero no en toda la superficie del cuerpo, carácter del estadio 16) y el párpado está completamente desarrollado (carácter del estadio 17). Algo similar ocurre si utilizamos la tabla de *Lacerta vivipara* (Dufaure y Hubert, 1961). La escamación del cuerpo y la cabeza es más tardía en *Tupinambis* en comparación con la morfología de manos y pies que en *Lacerta vivipara*. Los embriones de *Tupinambis* (cualquier especie de este estudio) del estadio 15 de Billy (1988) correspondientes a los estadios 36-37 de Dufaure y Hubert (1961); tienen menos diferenciados la escamación del cuerpo y cabeza que en *Lacerta* (correspondiendo al estadio 36 de Dufaure y Hubert, 1961) mientras que los dedos de manos y pies están bien separados unos de otros y tienen uñas (correspondiendo entonces al estadio 37 de Dufaure y Hubert, 1961). Debido a esos problemas detectados con la morfología

Tupinambis merianae

N° 1	02316	14-15	28,3	12,9	29,0
N° 2	02326	15-16	29,6	14,1	39,7
N° 3	16292	16-17	35,3	16,3	46,4
N° 4	16293	16-17	36,8	16,4	49,5
N° 5	16294	16-17	41,8	17,5	55,1
N° 6	16295	15	41,5	17,1	57,9
N° 7	16296	15	44,7	18,7	65,0
N° 8	16297	16-17	44,8	18,4	70,0
N° 9	16298	17	57,0	19,3	79,4
N° 10	16299	17	57,2	21,4	90,0
N° 11	16300	18	59,9	20,0	77,5
N° 12	16301	18	60,3	20,1	94,4
N° 13	16302	18	65,4	21,8	95,3

Tabla 1. Ejemplares de *Tupinambis merianae* utilizados en este estudio. Las medidas de longitud hocico-cloaca (LHC), de la cabeza y de la cola son en mm. Se ordenan por LHC; los estadios corresponden a Billy (1988).

Tupinambis rufescens

N° 1	02848	14-15	29,2	12,3	33,7
N° 2	02850	15-16	35,0	17,1	39,3
N° 3	16285	15-16	36,7	16,5	41,1
N° 4	16286	15-16	40,8	16,1	38,6
N° 5	16287	15-16	-	15,0	-
N° 6	02845	16-17	45,2	17,6	48,0
N° 7	02849	17	72,6	24,5	116,0
N° 8	16288	17	74,0	25,0	125,0
N° 9	16289	17	74,7	26,3	126,0
N° 10	16290	17	79,3	26,8	-
N° 11	16291	18	83,3	27,3	108,8

Tabla 2. Ejemplares de *Tupinambis rufescens* utilizados en este estudio. Las medidas de longitud hocico-cloaca (LHC), de la cabeza y de la cola son en mm. Se ordenan por LHC; los estadios corresponden a Billy (1988).

N° de embriones	1	2	3	4	5	6	7	8
Ectopterigoides	■	■	■	■	■	■	■	■
Escamosal	■	■	■	■	■	■	■	■
Frontal	■	■	■	■	■	■	■	■
Lacrimar		■	■	■	■	■	■	■
Maxilar	■	■	■	■	■	■	■	■
Nasal		■	■	■	■	■	■	■
Palatino	■	■	■	■	■	■	■	■
Parietal	■	■	■	■	■	■	■	■
Postfrontal		■	■	■	■	■	■	■
Postorbital		■	■	■	■	■	■	■
Prefrontal		■	■	■	■	■	■	■
Premaxilar	■	■	■	■	■	■	■	■
Pterigoides	■	■	■	■	■	■	■	■
Supratemporal	■	■	■	■	■	■	■	■
Vomer	■	■	■	■	■	■	■	■
Yugal	■	■	■	■	■	■	■	■
Angular	■	■	■	■	■	■	■	■
Coronoides	■	■	■	■	■	■	■	■
Dentario	■	■	■	■	■	■	■	■
Esplénial	■	■	■	■	■	■	■	■
Surangular	■	■	■	■	■	■	■	■
Articular					■	■	■	■
Basiesfenoides			■	■	■	■	■	■
Basioccipital	■	■	■	■	■	■	■	■
Columela				■	■	■	■	■
Cuadrado	■	■	■	■	■	■	■	■
Epipterigoides	■	■	■	■	■	■	■	■
Exoccipital		■	■	■	■	■	■	■
Proótico			■	■	■	■	■	■
Supraoccipital			■	■	■	■	■	■

Tabla 3. Secuencia de osificación de los elementos del cráneo de *Tupinambis merianae*. El número de embriones está indicado por N°. El color negro corresponde a los huesos de origen dérmico y el gris a los elementos de origen condral.

externa (los embriones de ambas especies de *Tupinambis* presentan caracteres de más de un estadio como los definen las tablas de desarrollo citadas arriba), no se puede en algunos casos, asignar con certeza un estado de desarrollo. Por lo tanto los embriones fueron ordenados teniendo en cuenta sus tamaños (largo hocico-cloaca, LHC), aunque en todos los casos se indica el estadio de la tabla de Billy (1988) más aproximado (ver Tablas 1 y 2).

La nomenclatura del esqueleto craneal siguen las descripciones del adulto de *Tupinambis* hechas por Barberena *et al.* (1970), Jollie (1960) y Montero *et al.* (2004), mientras que la nomenclatura del esqueleto poscraneal sigue a Krause (1978a y 1978b).

RESULTADOS

SECUENCIA DE OSIFICACIÓN EN *TUPINAMBIS MERIANAE*

Esqueleto Craneal.— En el embrión N° 1 el pterigoides, yugal, maxilar, palatino y dentario son los elementos que presentan coloración más intensa comparado con otros elementos, lo que permite inferir una mayor deposición de calcio.

A continuación se detalla la secuencia de desarrollo y osificación de los elementos del cráneo, un resumen de dicha secuencia se muestra en la Tabla 3:

Premaxilar: en el embrión N° 1 es pequeño y subtriangular (vista ventral), con la región dental más larga que la nasal. En el embrión N° 2 son de igual longitud y en el embrión N° 3 la región

nasal tiene mayor longitud que la dental. En este mismo embrión (el N° 3) se puede apreciar un diente en la parte media de la región dental, aunque aún no contacta con el hueso subyacente. En el embrión N° 8 se observa la aparición de cuatro dientes en cada parte dental (contactando con el hueso subyacente); el proceso nasal contacta con los nasales y el proceso dental con los maxilares.

Maxilar: en el embrión N° 1 aparecen como una osificación laminar alargada y con fenestras (sobre todo en la región facial). En el embrión N° 2 aparecen 5 dientes sin contactar con el hueso, mientras que en el N° 3 se observan 10 dientes, en este mismo embrión se puede apreciar que el extremo posterior del maxilar contacta con el yugal y la parte palatina con el ectopterigoides. La parte facial está desarrollada y en contacto con el prefrontal y el lacrimal. Se observan 12 dientes en el embrión N° 4 (sin contactar con el hueso adyacente), este número se mantiene en el embrión N° 13. En los embriones N° 7 y N° 8 los dientes contactan con el maxilar y este se presenta como una estructura lisa, que ha perdido en gran parte las fenestras, contactando en su borde anterodorsal con el nasal.

Palatinos: en el embrión N° 1 se presentan como osificaciones tenues de formas triangulares, laminares y planos. En el N° 3 aumentó el tamaño como así también las deposiciones de calcio. La región anterior contacta con su opuesto en la línea media y con el maxilar lateralmente, mientras la posterior contacta con el ectopterigoides y pterigoides.

Vómer: Se presenta en el embrión N° 1, como osificaciones delgadas y triangulares. En el embrión N° 3 está mucho más definido, contactándose en la línea media y estableciendo contacto con los palatinos.

Pterigoides: son los elementos del cráneo que presentan mayor osificación. En el embrión N° 1, se presentan como láminas delgadas y angostas en la re-

gión posterior del techo de la boca, que está dorsalmente en contacto con el epipterigoides y con el ectopterigoides en su región lateral. Su rama posterior, la más larga, está próxima al cuadrado sin contactar con él. En el embrión N° 2 contactan anteriormente con los palatinos.

Epipterigoides: en el embrión N° 1, presentan en la región media esbozos de osificación proceso ascendente del palatoc cuadrado (Fig. 1A). En los embriones de mayor tamaño (N° 8 a 12) aumenta el área de osificación presentándose cartílago sólo en sus extremos. En el embrión N° 13 el epipterigoides está totalmente osificado.

Frontal: en el embrión N° 1 se encuentran presentes bordeando dorsalmente las órbitas. Son angostos, laminares, alargados y están separados del parietal. En el embrión N° 4 se presentan como elementos más compactos y sus extremos anteriores se ubican muy cercanos al nasal; lateralmente contactan con el prefrontal y el extremo posterior con el parietal (Fig. 1B). En el embrión N° 5 se puede observar que los frontales presentan puntos de contacto entre sí en la línea media, que se hace más conspicuo en los embriones de mayor LHC. En el embrión N° 12 los frontales contactan totalmente.

Nasal: Aparece en el embrión N° 2 como pequeñas osificaciones, no contactando con su opuesto ni con ningún otro elemento. En el embrión N° 6 contactan en su extremo anterior con el proceso nasal del premaxilar y lateralmente con el maxilar. En los embriones más desarrollados cubren la mayor parte del techo de la región nasal del cráneo, sin contactar con los frontales ni con los prefrontales.

Prefrontal: La osificación aparece en el embrión N° 2, en el ángulo anterodorsal de la órbita. En el embrión N° 3 contacta con el maxilar y con el frontal.

Lacrimal: aparecen en el embrión N° 2 como osificaciones pequeñas. En el N° 4 contactan, en su parte anterior-ven-

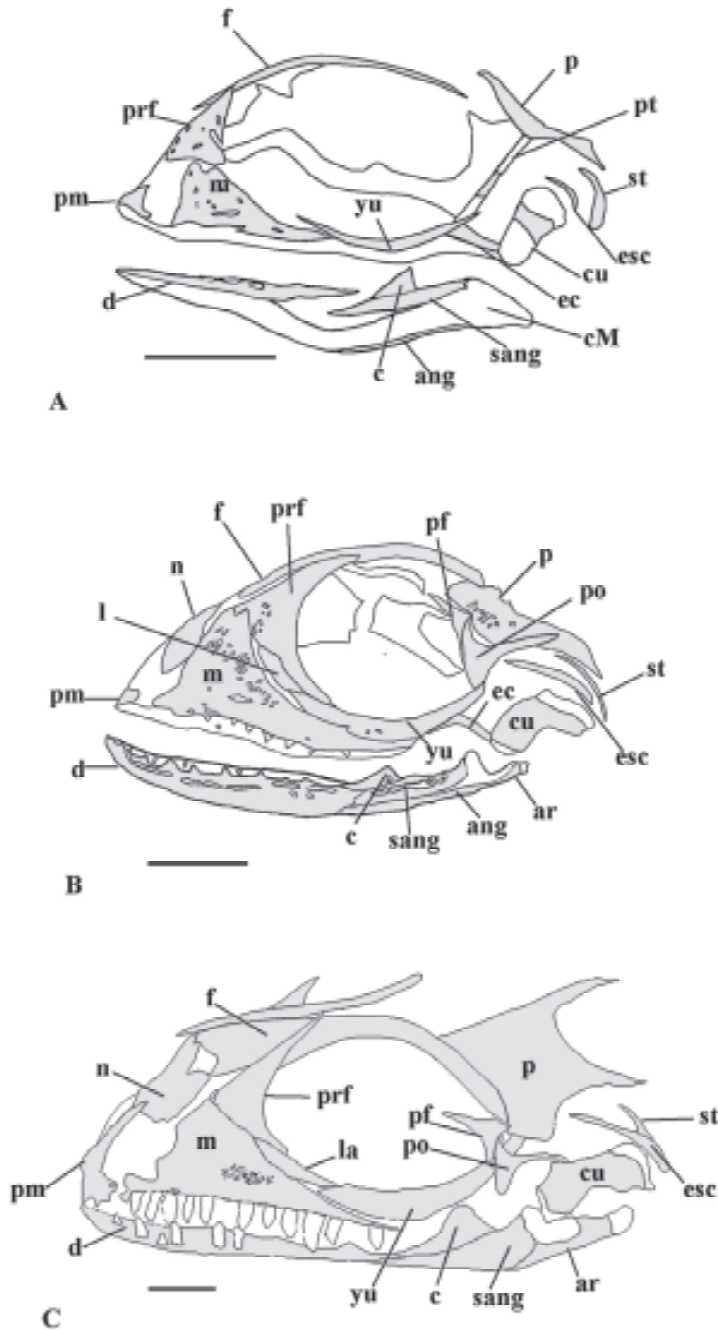


Figura 1. Desarrollo y secuencias de osificación del cráneo de *Tupinambis merianae*, las osificaciones se muestran en gris y los cartilago en blanco. **A:** Embrión N° 1, comienza la osificación del pterigoides y del cuadrado. **B:** Embrión N° 4, se puede observar la aparición del lacrimal, postfrontal, postorbital y un aumento en la osificación del cuadrado. En el maxilar y dentario se observa la aparición de dientes. **C:** Embrión N° 13. La mandíbula inferior aparece muy fina debido a que la vista no es totalmente lateral. Abreviaturas: ang: angular; ar: articular; c: coronoides; cM: cartilago de Meckel; cu: cuadrado; d: dental; ec: ectopterigoides; esc: escamosal; f: frontal; la: lacrimal; m: maxilar; n: nasal; p: parietal; pf: postfrontal; pm: premaxilar; po: postorbital; prf: prefrontal; pt: pterigoides; sang: surangular; st: supratemporal; yu: yugal. Las líneas corresponden a 3 mm.

tral con el maxilar, dorsalmente con el prefrontal y posteriormente con el yugal (Fig. 1B).

Postfrontal: estos huesos aparecen en el embrión N° 2, detrás de la órbita, sin contactar con otro elemento. En los embriones más avanzados se observa que contactan dorsalmente con el frontal y el postorbital.

Yugal: en el embrión N° 1, son unas osificaciones muy delgadas, alargadas y curvadas, por debajo de las órbitas (Fig. 1A). En el embrión N° 3 contactan ampliamente con el maxilar, y el extremo anterior con el lacrimal. En el N° 4 contactan con los ectopterigoides y dorsalmente con los postorbitales (Fig. 1B).

Escamosal: aparecen en el embrión N° 1, como pequeños huesos, de menor tamaño que el supratemporal. En el N° 4 sus tamaños son mayores que el de los supratemporales, como en el adulto. No contactan con otros elementos craneales (Fig. 1B). En el N° 6 se observa que establece contacto con el cuadrado.

Supratemporal: aparecen en el embrión N° 1 como elemento muy delgado dorsal al cuadrado y de mayor tamaño que los escamosales (ver Fig. 1A). En el N° 2 se observa que en la región anterior contactan con el borde posterior del parietal (esto no se observa en la Fig. 1C debido a la desarticulación del cráneo en embrión N° 13), formando parte del borde posteromedial de la fenestra supratemporal. En el embrión N° 6 se observa que su lado posterior contacta con el cuadrado y en el embrión N° 7 con el escamosal.

Postorbital: aparecen en el embrión N° 2 como pequeños huesos de forma triangular sin establecer contacto con otros elementos. En el N° 3 contactan solo con el escamosal (en su borde posterior). En el N° 4 establecen contacto con el postfrontal, en su borde anteromedial, el extremo anterior dorsal con el parietal y el anterior ventral con el yugal (Fig. 1B).

Parietal: se los observa en el embrión N° 1, con forma alargada y delgada, loca-

lizados en el margen laterodorsal del cráneo. En el embrión N° 2 contactan en su borde anterior con el frontal y en el posterior con el supratemporal. En el embrión N° 7 su borde laterodorsal contacta con el escamosal, en este embrión comienzan a extenderse hacia la parte medial del techo del cráneo. En el embrión N° 11 se observa que los parietales contactan entre sí en la región posterior, dicho contacto se extiende hacia la región media en el embrión N° 13.

Basiesfenoides: la osificación de este elemento comienza en el embrión N° 3 en el que está osificado su borde anterior y la base de los procesos basipterigoides, cuyos extremos distales permanecen cartilagosos. Se observan osificaciones alrededor de la fenestra pituitaria. En los embriones más avanzados aumenta considerablemente la extensión de la osificación; sólo presenta cartílago en los extremos de los procesos basipterigoides.

Proóticos: su osificación comienza en el embrión N° 4 de forma uniforme en toda su superficie. En los embriones más desarrollados solo presenta cartílago en los bordes de contacto con los elementos que lo rodean.

Basioccipital: el embrión N° 1 muestra osificaciones en la placa basal, en la región posterior de la fenestra basicraneal. En los embriones más avanzados esta osificación avanza hacia la región anterior de la placa basal, hasta alcanzar al basiesfenoides. En el embrión N° 11 la fenestra basicraneal se va cubriendo de hueso, quedando solo una delgada línea de fenestra que desaparece en el N° 13.

Exoccipital: en el embrión N° 3 se observan esbozos de osificación laterales al *foramen magnum*. En los embriones más desarrollados puede observarse dos forámenes yugulares que corresponden a la salida del nervio hipogloso y vena yugular.

Supraoccipital: se lo observa en el embrión N° 3 con leves osificaciones centrales. En el embrión de mayor LHC

(Nº 13) está muy osificado, con una delgada banda de cartílago en la zona de contacto con los otros elementos.

Columela: se observa en el embrión Nº 7 un inicio de osificación en su placa basal. En el embrión Nº 13 la osificación de la placa basal es mayor; el cartílago persiste solo en su extremo distal.

Cuadrado: en el embrión Nº 1 presenta osificaciones en la región media, sin contactar con otros elementos. Este elemento se encuentra en posición oblicua con relación al plano horizontal del cráneo (Fig. 1A). En el Nº 3 y el Nº 4 la osificación se extiende hacia los extremos y su posición es más perpendicular al plano horizontal del cráneo. En los embriones más desarrollados (Nº 11, 12 y 13) solo presenta cartílago en los extremos; el cóndilo mandibular contacta con el articular y el cóndilo cefálico con el supratemporal.

Mandíbula inferior: es una de las estructuras del cráneo que osifican más tempranamente. En el embrión Nº 1 todos sus componentes de origen dérmico muestran osificaciones (Fig. 1A). El dentario es el hueso más largo y ocupa casi la mitad de la mandíbula, conservándose el cartílago de Meckel en su parte media posterior. El coronoides, que es más pequeño, se encuentra en contacto ventralmente con el surangular. El dentario y surangular no se contactan entre sí, mientras que el esplenial y el angular se hallan superpuestos. En el embrión Nº 2 se observan 6 dientes en el dentario (sin contactar), este número se incrementa a 16 en el embrión Nº 4, que permanece constante en todo el desarrollo embrionario. En este mismo embrión (Nº 4) se observa un centro de osificación del articular en la región central (Fig. 1B), que aumenta progresivamente con los embriones de mayor LHC completándose en el embrión Nº 7.

Esqueleto poscranial.—

Esqueleto axial: A lo largo de la columna vertebral se pueden distinguir 8

vértebras cervicales, 5 torácicas, 12 postorácicas, 2 sacras y las vértebras caudales varían de 65 (en el embrión Nº 1) hasta 70 (en el embrión Nº 13).

En el embrión Nº 1 se observa la incipiente osificación endocondral de los centros vertebrales. El atlas se encuentra abierto dorsalmente (en forma de U) mientras que desde el axis hasta la última vértebra torácica los arcos neurales se encuentran cerrados por una lámina cartilaginosa (desde las vértebras postorácicas hacia atrás están abiertos). En vista lateral se distinguen las pre y poszigapófisis, totalmente cartilaginosas, en contacto entre ellas. Solo se observa procesos transversos cartilaginosos en las vértebras sacras I y II; estos se encuentran ensanchados y fusionados en los extremos distales, sin presentar esbozos de osificación. Las tres primeras vértebras cervicales carecen de costillas mientras que las 4ª, 5ª y 6ª vértebras cervicales tienen las costillas póstero-lateralmente aplanadas (totalmente cartilaginosas) en contacto con los centros vertebrales, con las siguientes longitudes relativas: 4ª < 5ª < 6ª. La sexta tiene la mitad de tamaño con relación a la 7ª y 8ª costillas cervicales; estas dos últimas costillas tienen osificaciones en la región central, al igual que las costillas torácicas (en el segmento vertebrocostal) y la primera postorácica.

El embrión Nº 2 muestra los centros vertebrales con mayor reemplazo de cartílago por hueso, aparecen osificaciones laterales en los arcos neurales del atlas, axis y en los de la 3ª vértebra cervical en un gradiente antero-posterior. También desde la 3ª vértebra caudal hasta la 8ª se puede apreciar la aparición de los chevrones, que articulan en la región ventral del centro vertebral.

En el embrión Nº 3 parecen nuevas osificaciones en la región lateral en los arcos neurales de las vértebras, independiente de la osificación de los cuerpos vertebrales, desde el atlas hasta la 3ª vértebra caudal. Los primeros cinco chevrones muestran osificaciones inde-

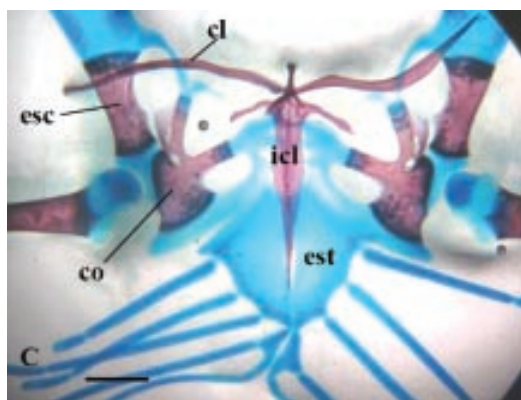
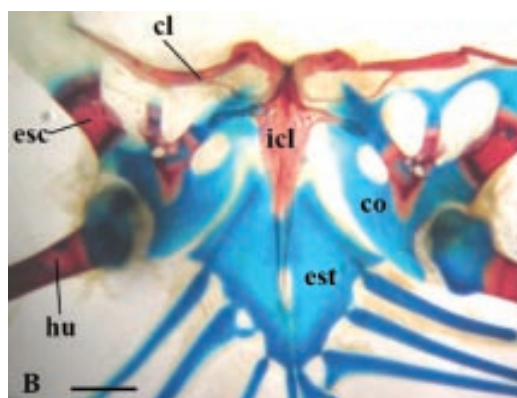
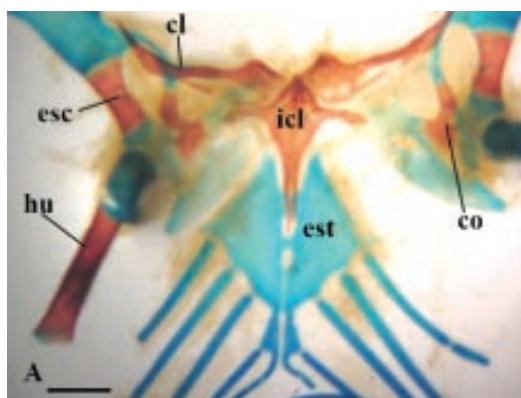


Figura 2. Cintura pectoral y esternón de *Tupinambis merianae* en vista ventral. **A** N° 3, el esternón presenta dos fenestras en la línea media. **B** N° 4, solo queda una fenestra en el esternón; las osificaciones aumentaron. **C** N° 11, el esternón se ha fusionado totalmente en la línea media. La línea equivale a 4 mm. Abreviaturas: cl: clavícula; co: coracoides; esc: escápula; est: esternón; hu: húmero; icl: interclavícula.

pendientes en la región media siguiendo también un gradiente antero-posterior. Aparecen osificaciones en la región media de las costillas de la 5ª y 6ª vértebra cervicales, la 7ª y 8ª han aumentado notablemente su osificación. Las costillas torácicas están totalmente osificadas en el segmento vertebro-costal; de la 1ª a la 9ª postorácicas hay osificaciones centrales en un gradiente antero-posterior, mientras que la 10ª y 11ª están totalmente cartilagosas.

En el embrión N° 4 se observa que, a excepción del atlas, todas las vértebras se han cerrado dorsalmente, aumenta el grado de osificación en los centros vertebrales y de los arcos neurales.

Los embriones N° 5, 6 y 7 no muestran grandes diferencias en el desarrollo del esqueleto axial con respecto al embrión N° 4.

En el embrión N° 8 se observa que los arcos neurales del atlas están totalmente osificados. El resto de las vértebras muestra un aumento del grado de osificación de sus centros, al igual que de los procesos transversos. En las vértebras cervicales aparecen las hipoapófisis unidas a los centros vertebrales, totalmente cartilagosas. Se puede observar que en la región caudal ha aumentado el número de chevrones osificados y que los diez anteriores sólo presentan cartílago distalmente.

El embrión N° 9 muestra osificaciones en el centro de las hipoapófisis (que se completan en el embrión N° 11). Aparecen osificaciones en la región central y ventral del centro vertebral del atlas, al igual que en las pre y poszigapófisis que muestran un alto grado de osificación en todas las vértebras de la región cervical, torácica, postorácica y la vértebra sacra I; la vértebra sacra II y las vértebras caudales permanecen cartilagosas. La región dorsal de la columna vertebral se muestra osificada

sólo en las vértebras postorácicas, mientras que el resto siguen cartilaginosa en la línea media.

En el embrión N° 13 el centro vertebral del atlas no se ha osificado totalmente. El axis presentan una placa cartilaginosa que mantiene unidos los arcos neurales; esta placa se hace cada vez más pequeña hacia la región posterior hasta desaparecer en las vértebras postorácicas (totalmente osificadas en la región dorsal) y reaparecer en las vértebras sacras, haciéndose más conspicua hacia el extremo de la cola. En vista lateral se observa que las pre y poszigapófisis solo tienen cartílagos en sus bordes articulares. En las vértebras caudales existe un marcado gradiente de osificación antero-posterior de todos los elementos vertebrales (centros, arcos neurales, procesos transversos y los chevrones). A partir de la 13ª vértebra caudal se puede identificar planos de fractura o autotomía que se extienden hasta las últimas vértebras, dicha autotomía es perpendicular al eje axial de la vértebra atravesando en el centro al proceso transverso.

Esternón: En el embrión N° 1 el esternón se presenta como dos placas separadas, a cada una se le unen tres costillas en la región anterior y una cuarta en la región xifisternal, en N° 2 es una estructura impar debido a la fusión de las placas.

En el embrión N° 3 se puede observar dos fenestras del mismo tamaño en la región media (Fig. 2A) y la unión de una nueva costilla en la región xifister-

nal; de esta manera hay tres costillas unidas a cada placa del esternón y dos en la región xifisternal, condición conservada en el estado adulto. En N° 4 solo se observa una sola fenestra en la línea media (Fig. 2B), además puede apreciarse que el esternón ha incrementado su tamaño con relación a la placa coraco-epicoracoidea.

En el embrión N° 8 las fenestras de la línea media del esternón desaparecen (Fig. 2C). El resto de los embriones no muestra grandes diferencias.

Esqueleto apendicular.— La Tabla 4 muestra un resumen de la secuencia de osificación de los elementos que forman la cintura pectoral y pélvica. A continuación se describe el desarrollo de las mismas.

Cintura pectoral: en el embrión N° 1 los primeros elementos de la cintura pectoral con signos de osificación son: la clavícula (completamente osificada), la interclavícula (parcialmente osificada) y la escápula con osificación en la parte media.

En el embrión N° 2 la interclavícula se ha osificado totalmente, la escápula aumenta el grado de osificación y el coracoides permanece cartilaginoso. En el N° 3 muestra esbozos de osificaciones en el centro que se extienden hasta el procoracoides (Fig. 2A) y la región anterior de la interclavícula se encuentra fusionada a la región interna de la clavícula. En embrión N° 4 la clavícula articula con el proceso acromial de la supraescápula; a su vez esta se encuentra cubriendo la 7ª

Embriones	Cintura pectoral				Cintura pélvica		
	Interclavícula	Clavícula	Escápula	Coracoides	Ilion	Pubis	Isquion
N° 1	+	+	+	0	0	0	0
N° 2	+	+	+	0	+	0	0
N° 3	+	+	+	+	+	+	0
N° 4	+	+	+	+	+	+	+
N° 5	+	+	+	+	+	+	+

Tabla 4. Comparación entre la secuencia de osificación de la cintura pectoral y pélvica de *Tupinambis merianae*. + indica inicio de osificación y el 0 ausencia de osificación.

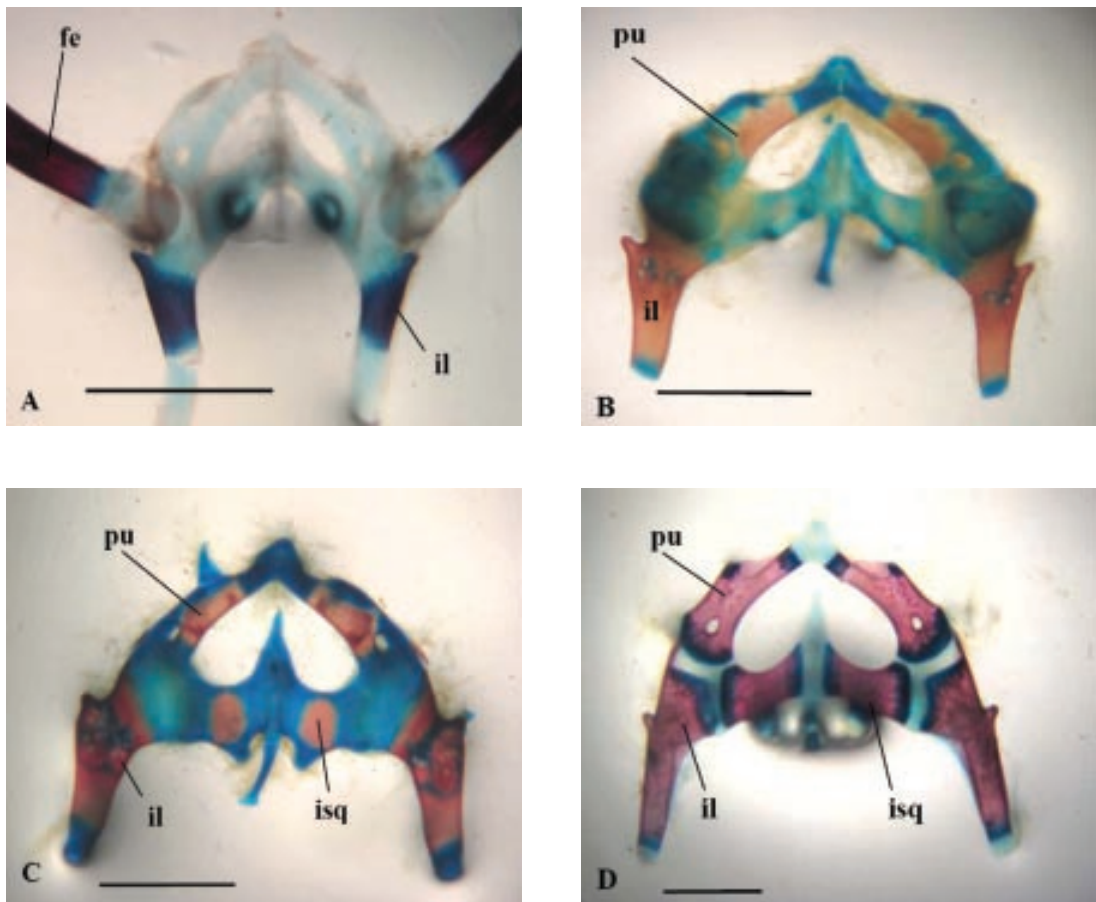


Figura 3. Secuencia de osificación de la cintura pélvica de *Tupinambis merianae*: **A** embrión N° 2, solo muestra osificaciones el ilion. **B** embrión N° 3, aparecen osificaciones en el centro del pubis. **C** embrión N° 4, los isquiones muestran osificaciones y **D** N° 13, se ha completado la osificación. Abreviaturas; fe: fémur; il: ilion; isq: isquion; pu: pubis. Las líneas equivalen a 6 mm.

y 8ª vértebra cervical. La escápula solo tiene cartílago en sus extremos y en el coracoides la osificación es mayor, extendiéndose hasta el mesacoracoides y metacoracoides (Fig. 2C).

Los embriones N° 5, 6 y 7 no muestran grandes cambios en la osificación de la cintura en relación al anterior. En N° 8 se observa un marcado aumento de la osificación de los elementos condrales (escápula y coracoides), que solo están separados por una banda cartilaginosa.

En el embrión N° 11 la supraescápula se encuentra más ensanchada que en los estadios anteriores, cubriendo total-

mente a la 6ª, 7ª y 8ª vértebra cervical. La escápula y el coracoides están totalmente osificados. De esta manera la cintura pectoral ha completado su osificación.

Cintura pélvica: En el embrión N° 1 todos los elementos de la cintura pélvica son cartilagosos (a diferencia de lo que ocurre en la cintura pectoral). Se observan los pubis formando un solo elemento, mientras que los isquiones se encuentran separados en la línea media ventral.

En el embrión N° 2 se observan esbozos de osificación en el centro del ilion (Fig. 3A). Los isquiones se fusionan

totalmente en la línea media mostrando un hipoisquion largo y cartilaginoso.

El pubis comienza su osificación en el embrión N° 3 (Fig. 3B), mientras que los isquiones en el embrión N° 4 (Fig. 3C) en la región media.

En el embrión N° 8 los elementos de la cintura pélvica solo muestran cartílago en la región del acetábulo como una banda que separa los tres elementos pélvicos. Esta es más estrecha a medida que en los embriones aumenta la longitud del cuerpo.

En el embrión N° 13 los elementos que forman la cintura pélvica están totalmente osificados pero siguen separados por una delgada banda de cartílago.

La secuencia de osificación de los elementos que forman la cintura pélvica es la siguiente: ilion > pubis > isquion.

Extremidades: los primeros signos de osificación (embrión N° 1) se observan en la diáfisis de los huesos largos, como se describe a continuación:

1) aquellos que forman el estilopodio y zeugopodio (húmero-fémur, radio-ulna y tibia-fíbula) de manera sincrónica.

2) los metacarpales I, II, III y IV (el metacarpo 5 permanece cartilaginoso) sincrónicos con todos los metatarsales.

3) las primeras falanges de la mano de los dígitos I, II, III y V (la IV permanece cartilaginosa), además de la 2ª falange del dígito III.

4) las primeras falanges de todos los dedos del pie, las 2ª de los dígitos II-III-IV-V y las 3ª de los dígitos III y IV (más avanzada en el dígito IV).

Se observan 8 elementos cartilaginosos formando el carpo: el radial y el ulnar; un elemento central, los distales: dc2-dc3-dc4-dc5 (ausente todavía el dc1) y el pisiforme. Los elementos del tarso se han formado todos: un tarsal proximal, el dt4 y el dt3 que tiene la mitad del tamaño del dt4.

En el embrión N° 2 la osificación en la diáfisis de las falanges aumenta notablemente; en el dígito I las falanges 1 y 2 ya presentan osificación (más osificada falange 1); en el dígito II (1=2>3); en el dígito III (1>3,2); en el dígito IV es: (1=4>3> 2=5) y en el dígito V (1>2>3), y su fórmula falangeal es la misma que en el adulto: 2-3-4-5-3. Para el pie el gradiente de osificación próximo-distal de las falanges se observa en todos los dedos: en el I es (1>2); en el II (1=2>3); el dígito III (1>2=3>4); en el IV (1>2>3>4>5) y en el dígito V (1>2>3) y su fórmula falangeal es: 2-3-4-5-4.

En el embrión N° 3 aparece el cartílago del dc1, completándose el número de elementos en el carpo sin mostrar osificaciones. En el caso de los metacarpales el gradiente de osificación es el siguiente: mc3 > mc4 = mc2 > mc1; en este estadio el mc5 continúa cartilaginoso. En el caso de los metatarsales el gradiente es: mt4 > mt3 > mt2 > mt1 > mt5.

Los embriones N° 4 y 5 muestran un aumento en la reabsorción de cartílagos y una incipiente mineralización en las diáfisis de los huesos largos, con cartílago en la región de las epífisis.

Embriones	Carpo				Tarso			
	Ulnar	Radial	Pisiforme	Distales carpales	Calcáneo	Astrágalo	dt4	dt3
N° 8	0	0	0	0	0	+	0	0
N° 9	0	0	0	0	0	+	+	0
N° 10	0	0	0	0	0	+	+	+
N° 11	0	0	0	0	0	+	+	+
N° 12	0	0	0	0	0	+	+	+
N° 13	0	0	0	0	+	+	+	+

Tabla 5. Comparación entre la secuencia de osificación de los elementos del basipodio de las extremidades anteriores y posteriores de *Tupinambis merianae*. El signo + indica comienzo de osificación y el 0 ausencia de osificación.

En los embriones N° 6 y 7 la secuencia de osificación de los dedos de la mano es: III > II > IV > I > V y para el pie: IV > III > II > I > V.

Estas observaciones indican un mayor avance de osificación en el autopodio de las extremidades posteriores con respecto a las anteriores, haciéndose más evidente en todos los elementos de los embriones de mayor LHC.

En el embrión N° 8 aparece un centro de osificación, el astrágalo en el tarso, siendo la primera osificación de los basipodios (Tabla 5). La extensión de la osificación de este elemento aumenta notablemente en el embrión N° 9, que además muestra osificación en el centro del dt4, mientras que los demás elementos del tarso y del carpo permanecen cartilagosos.

Recién en el embrión N° 13 se puede ver el centro de osificación del calcáneo

en el tarsal proximal, mientras que los elementos del carpo siguen sin mostrar osificaciones (ver Fig. 4). En este embrión también se observó un centro de osificación en cada epífisis de los elementos del estilopodio (húmero/fémur).

COMPARACIÓN ENTRE AMBAS ESPECIES DE *TUPINAMBIS* Y DESCRIPCIÓN DE HETEROCRONÍAS

A continuación se detallan las principales diferencias en los tiempos relativos de osificación del esqueleto de ambas especies de *Tupinambis*:

1) En *T. merianae* el cuadrado y el epipterigoides muestran signos de osificación al mismo tiempo que se osifican los primeros huesos dérmicos (pterigoides, yugal, maxilar, palatino y dentario), mientras que en *T. rufescens* la osifica-

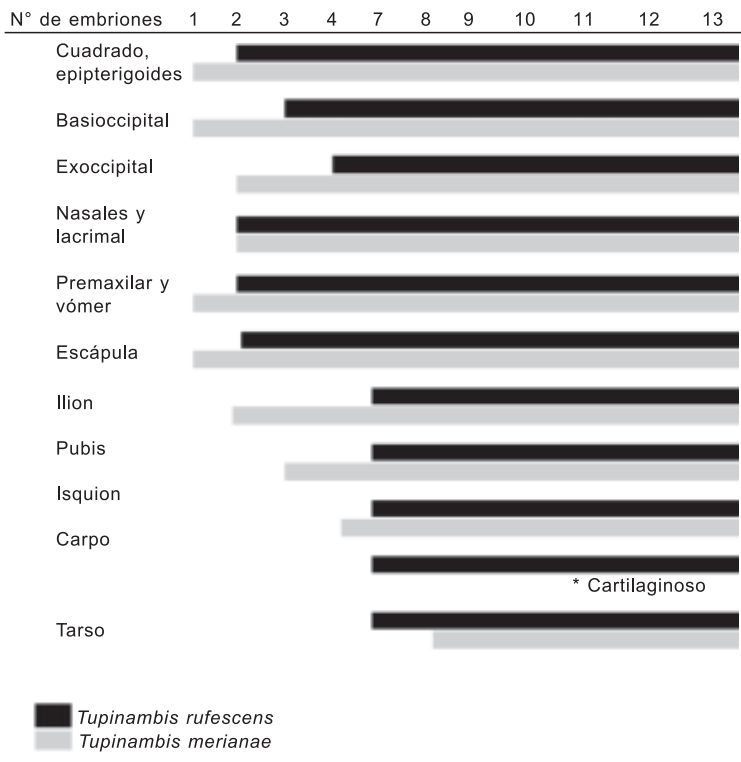


Tabla 6. Heterocronías en la secuencias de osificación en ambas especies de *Tupinambis*. *Carpo en *T. merianae* permanece cartilaginoso en el embrión N° 13. Los números (1-13) corresponden a los embriones.

ción del cuadrado y pterigoides es posterior a los huesos dérmicos nombrados arriba.

2) En *T. merianae* el basioccipital es uno de los primeros huesos condrales en comenzar su osificación (al mismo tiempo que el cuadrado y epipterigoides), en *T. rufescens* la secuencia es diferente porque el basioccipital muestra un centro de osificación posterior al cuadrado y epipterigoides.

3) En *T. merianae* el premaxilar y vómer osifican antes que el nasal y lacrimal, en *T. rufescens* la osificación de estos cuatro elementos es sincrónica.

4) En *T. merianae* la escápula muestra un centro de osificación al mismo tiempo que se osifican los huesos dérmicos de la cintura pectoral (clavícula e interclavícula), mientras que en *T. rufescens* la osificación de la escápula es posterior a la de la clavícula e interclavícula.

5) La osificación de los elementos de la cintura pélvica en *T. merianae* sigue el siguiente gradiente: ilion > pubis > isquion. En *T. rufescens* la osificación de estos elementos es sincrónica.

6) La diferencia más conspicua en la secuencia de osificación del esqueleto se presenta en los elementos que forman el autopodio (tanto del carpo como del tarso): en los embriones de *T. merianae* no se observaron signos de osificación en los elementos que forman el carpo, en tanto que en los embriones de *T. rufescens* más próximos a eclosionar (Nº 10 y 11) se observó la siguiente secuencia de osificación: ulnar > dc4 > dc5 > dc3 > dc2 > central. Con respecto a los elementos que forman el tarso; los embriones de *T. merianae* solo muestran osificaciones en el astrágalo, dt4 y calcáneo mientras que en *T. rufescens* además de estos elementos se suma el dt3 (ver Fig. 4).

Un resumen de las variaciones en los tiempos relativos de osificación de los elementos que forman el esqueleto se muestra en la Tabla 6.

DISCUSIÓN

PATRONES DE OSIFICACIÓN EN EL ESQUELETO CRANEAL DE SQUAMATA

Del análisis realizado para los trabajos sobre la secuencia de osificación del esqueleto en: *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995), *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997), *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998), *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b), *Lacerta agilis exigua* (Rieppel, 1994), *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c), *Elgaria coerulea* (Good, 1995), *Amphisbaena darwini heterozonata* (Montero *et al.*, 1999) y algunos Ophidia estudiados por Franklin (1945), Haluska y Alberch (1983), Saviitzky (1992) y Scrocchi *et al.* (1998) y con los resultados obtenidos en este trabajo se establecen algunos patrones generales de osificación del cráneo de Squamata:

1) Los huesos condrales comienzan su osificación después que los dérmicos como ha sido dicho por Good (1995), en su trabajo sobre *Elgaria coerulea*. En general se observan que los huesos del paladar y de la mandíbula inferior son los primeros en osificarse.

2) Los primeros huesos condrales en comenzar a osificarse son:

a) **cuadrado**, como fue observado en ambas especies de *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b; 1994), *Liolaemus* (Lobo *et al.*, 1995 y Abdala *et al.*, 1997) y en *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c).

b) **epipterigoides**, observado en ambas especies de *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b; 1994), *Elgaria coerulea* (Good, 1995) y *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998).

Estos dos elementos son derivados del primer arco (mandibular) del esplancocráneo, se osifican antes que el resto de los elementos condrales.

c) **exoccipital** se lo observó en ambas especies de *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994), *Liolaemus* (Lobo *et al.*, 1995 y Abdala *et al.*, 1997) y *Elgaria coerulea* (Good, 1995), *Amphisbaena darwini heterozonata* (Mon-

tero *et al.*, 1999) y Ophidia (Franklin, 1945; Haluska y Alberch, 1983; Savitzky, 1992; y Scrocchi *et al.*, 1998)

d) **basioccipital** solo se lo observó en ambas especies de *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994), *Elgaria*

coerulea (Good, 1995) y Ophidia (Franklin, 1945; Haluska y Alberch, 1983; Savitzky, 1992; y Scrocchi *et al.*, 1998).

Tanto en *T. merianae* como en *T. rufescens* la secuencia de osificación de

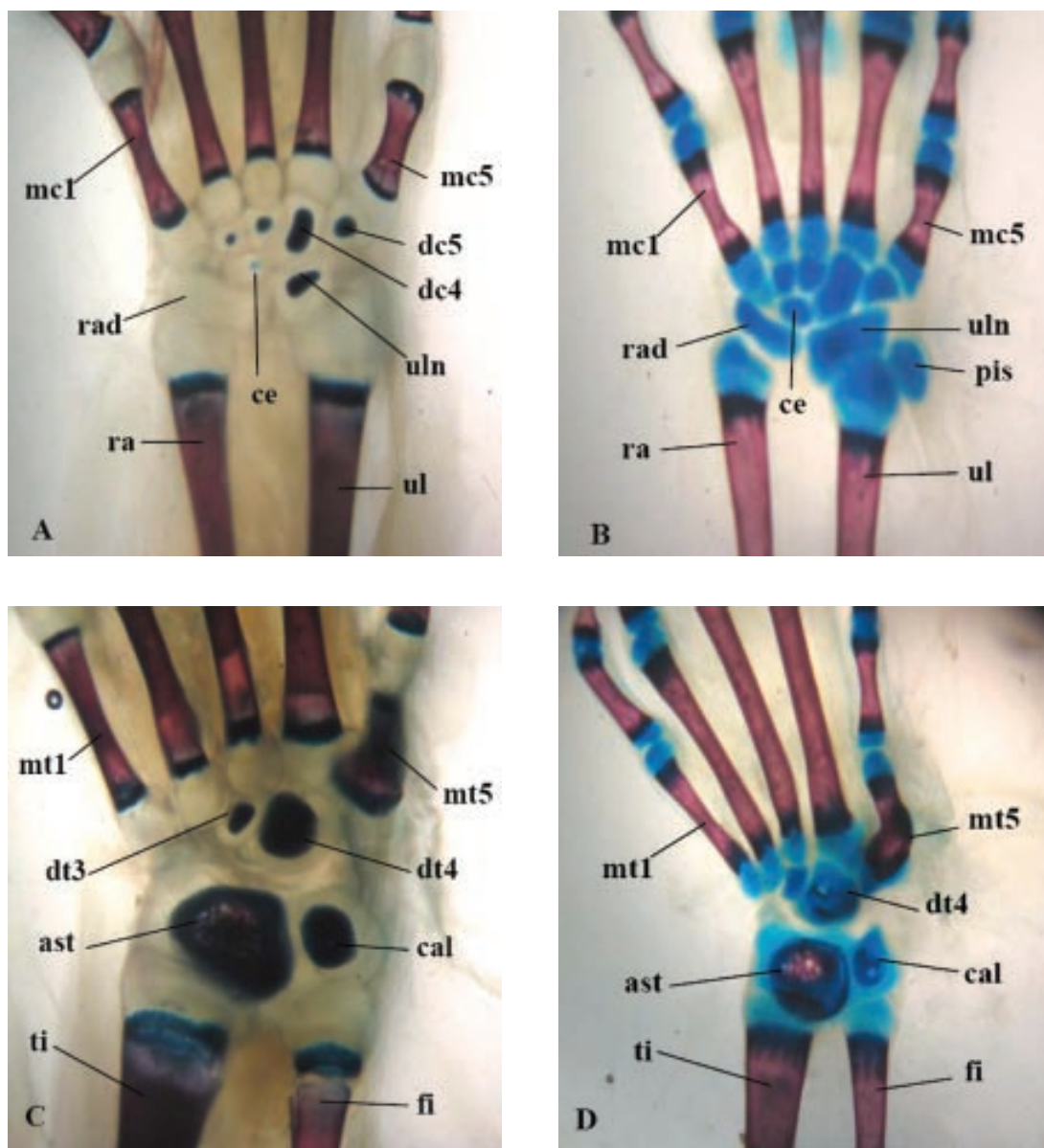


Figura 4. Osificaciones de los elementos de basipodio de la mano y el pie. **A** y **C** embrión N° 10 de *Tupinambis rufescens*; con osificaciones en el carpo y en el tarso. **B** y **D**: embrión N° 13 de *Tupinambis merianae*, sin osificaciones en el carpo. Abreviaturas: ast: astrágalo; cal: calcáneo; ce: central; dc4: distal carpal 4; dc5: distal carpal 5; dt3: distal tarsal 3; dt4: distal tarsal 4; fi: fibula; mc1: metacarpo 1; mc5: metacarpo 5; mt1: metatarsol; mt5: metatarso 5; pis: pisiforme; ra: radio; ran: radian; ti: tibia; ul: ulna; uln: ulnar.

estos cuatro huesos condrales es la siguiente: cuadrado-epipterigoides > basioccipital > exoccipital.

3) Los huesos dérmicos más tardíos (muchas veces posteriores a la aparición de los primeros esbozos de osificación de los elementos condrales) comunes a casi todas las especies son:

a) **lacrimal** que fue observado en ambas especies de *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994), *Liolaemus* (Lobo *et al.*, 1995 y Abdala *et al.*, 1997), *Elgaria coerulea* (Good, 1995) y *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998). Este elemento no está presente en Dibamidae, Gekkota, Xantusiidae, Ophidia, Amphisbaenia, y linajes dentro de Lacertidae, Scincidae e Iguania (Estes *et al.*, 1988).

b) **nasal** se observó en ambas especies de *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994), *Liolaemus* (Lobo *et al.*, 1995 y Abdala *et al.*, 1997), *Elgaria coerulea* (Good, 1995), *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998), *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c) y *Amphisbaena darwini heterozonata* (Montero *et al.*, 1999).

c) **posfrontal** observado en *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994), *Liolaemus* (Lobo *et al.*, 1995 y Abdala *et al.*, 1997) y *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998). El postfrontal es por lo general el elemento más tardío en osificarse. Este elemento se pierde en algunas especies de *Phymaturus* (Lobo y Quinteros, 2005).

d) **postorbital** en ambas especies de *Tupinambis*, *Lacerta* (Rieppel, 1992b; 1994) y *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998). Este elemento se pierde en *Heloderma*, *Lanthanotus*, Gekkota y linajes dentro de Scincidae y Amphisbaenia (Estes *et al.*, 1988).

4) El techo dérmico del cráneo comienza a osificarse a través de frontal y parietal de forma sincrónica, en la mayoría de los casos, la excepción es en *Elgaria coerulea* (Good, 1995) y *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998) donde la osificación del parietal aparece

antes que la del frontal. En *Lacerta agilis exigua* (Rieppel, 1994) ocurre la secuencia inversa (frontal antes que parietal). En todas las especies, el nasal aparece después de estos dos huesos excepto en Ophidia (Franklin, 1945; Haluska y Alberch, 1983; Savitzky, 1992; y Scrocchi *et al.*, 1998) donde este elemento es uno de los primeros. Para ambas especies de *Tupinambis* se produce la siguiente secuencia: frontal-parietal > nasal. El techo del cráneo al momento del nacimiento en *Tupinambis* se cierra con la fusión de frontales y parietales, estos últimos unidos en la línea media posterior quedando una fenestra parietal muy grande de forma similar a lo indicado por Maisano (2001, Fig. 2E) para *Dipsosaurus dorsalis*.

5) De los huesos dérmicos del paladar (vómer, palatino, pterigoides y ectopterigoides), en las especies de *Lacerta* (Rieppel, 1992b; 1994), *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c), y *Elgaria coerulea* (Good, 1995) el ectopterigoides es el último en comenzar a osificarse, mientras que en *T. rufescens* y *L. scapularis* (Lobo *et al.*, 1995) es el vómer. En todos los casos, el palatino y el pterigoides son los primeros en osificarse. En el embrión N° 1 de *T. merianae* ya se encuentran osificados todos los elementos del paladar. El ectopterigoides, que es el último en comenzar a osificarse en la mayoría de las especies, está reducido o se pierde en Chamaeleonidae, Ophidia, *Dibamus* y algunos grupos dentro de Iguania (Estes *et al.*, 1988).

6) De los elementos que forman el arco temporal superior, en *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b, 1994) el último que aparece es el postorbitofrontal (presente solo en esta especie). En *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998), ambas especies de *Tupinambis*, *L. scapularis* (Lobo *et al.*, 1995) y *L. quilmes* (Abdala *et al.*, 1997), el postfrontal y postorbital, comienzan su osificación después del escamosal y supratemporal, mientras que en *Elgaria coerulea* (Good, 1995) se produce lo inverso.

La secuencia de osificación para ambas especies de *Tupinambis* es la siguiente: escamosal-supratemporal > prefrontal-postorbital-postfrontal.

7) En todos los casos el surangular es el primer elemento de la mandíbula inferior en osificarse. En *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997) y *Lacerta agilis exigua* (Rieppel, 1994) existe la misma secuencia: dentario-surangular > esplenial-coronoides-angular > articular. En *Elgaria coerulea* (Good, 1995), donde la serie de embriones es muy completa, se registra la siguiente secuencia: surangular > esplenial-dentario > coronoides-prearticular > angular > articular. En *Amphisbaena darwini heterozonata* (Montero *et al.*, 1999) los elementos que forman la mandíbula inferior aparecen de manera sincrónica. Para las otras especies no hay información de embriones más inmaduros que permitan discernir la secuencia.

PATRONES DE OSIFICACIÓN EN EL ESQUELETO POSCRANEAL DE SQUAMATA

A diferencia del cráneo, los estudios sobre el desarrollo embrionario poscraneal son pocos. Solo se tiene información para *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995), *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997), *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998), *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b), *Lacerta agilis exigua* (Rieppel, 1994) y muy poca sobre *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c). Con los resultados de este estudio se establecen algunos patrones generales de osificación:

1) Se ha observado en la mayoría de las especies, que las costillas y los centros vertebrales son los primeros elementos en mostrar osificaciones, excepto en *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995) y *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997) donde la osificación es sincrónica con las costillas, centros vertebrales y arcos neurales. Las osificaciones de la columna vertebral siguen un gradiente

de osificación anterior-posterior en ambas especies de *Tupinambis*, como fue observado por Rieppel (1992b; 1994) en *Lacerta vivipara* y *Lacerta agilis exigua*.

2) En la cintura pectoral, el patrón de osificación indica que la clavícula precede a la interclavícula y a los elementos condrales, tanto de la cintura pectoral como los de la cintura pélvica (ver tabla 4). En *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995), *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997) y *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998) la osificación de los elementos condrales de la cintura pectoral es sincrónica, mientras que en ambas especies de *Lacerta* (Rieppel, 1992b; 1994) y *Tupinambis* la escápula muestra signos de osificación antes que el coracoides.

3) La osificación de los elementos de la cintura pélvica (ilion, pubis e isquion) en *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995) y *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997) es sincrónica, en *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998) se osifica en primer lugar el ilion e isquion y luego el pubis. Lo contrario ocurre en en ambas especies de *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994), *Tupinambis* y *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c) donde la secuencia de osificación es la siguiente: ilion > pubis > isquion. En todos los casos el ilion siempre osifica en primer lugar.

4) Los elementos del estilopodio (húmero/fémur) y zeugopodio (radio-ulna/tibia-fíbula) se osifican de forma sincrónica, a excepción de *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995) donde los elementos del estilopodio preceden a los del zeugopodio.

5) En términos generales los elementos del basipodio de las extremidades posteriores preceden a sus equivalentes de las extremidades anteriores. En *Liolaemus scapularis* (Lobo *et al.*, 1995) y *Liolaemus quilmes* (Abdala *et al.*, 1997), *Tropidurus etheridgei* (Lions y Álvarez, 1998), *Chamaeleo hoehnelii* (Rieppel, 1993c), en ambas especies de *Lacerta* (Rieppel, 1992b, 1994) y *Tupinambis*

merianae no se ha descrito signos de osificaciones en el desarrollo embrionario. En todos los casos el carpo comienza su osificación con el ulnar. El astrágalo es el primer centro de osificación en aparecer (como fue observado por Maisano, 2002), mc5/mt5 son los últimos elementos en osificarse de los metacarpianos y metatarsianos respectivamente.

HETEROCRONÍAS ENTRE ESPECIES DE UN MISMO GÉNERO

En el presente trabajo se encontraron algunas diferencias en la secuencia de osificación de ambas especies de *Tupinambis*: una importante fuente de variación se registró en elementos del cráneo, especialmente en la región temporal superior, techo del cráneo y elementos de la región occipital. Estas variaciones también fueron observadas entre especies pertenecientes a un mismo género: *Lacerta vivipara* vs. *L. agilis exigua*, Rieppel (1992b, 1994); *Liolaemus scapularis* vs. *L. quilmes*, Lobo et al. (1995) y Abdala et al. (1997), respectivamente.

Con respecto al esqueleto postcranial la diferencia más sobresaliente se encuentra en los elementos que forman el basipodio. En *Lacerta vivipara* el metatarso 3 es el primero en osificarse seguido por el metatarso 4, mientras que en *L. agilis exigua* ocurre la situación inversa, primero se osifica el metatarso 4 y luego el metatarso 3. En los embriones de *T. merianae* el carpo no muestra signos de osificación (Fig. 4B) en todo el desarrollo embrionario mientras que en *T. rufescens* el ulnar, dc4, el dc3 y el dc2 y el central (siguiendo esa secuencia) muestran centros de osificación antes de la eclosión (Fig. 4A). Maisano (2001) indica que existen especies donde los individuos nacen con los elementos del carpo exhibiendo ya centros de osificación mientras que otras los presentan totalmente cartilagosos. Maisano (op. cit.) señala estas diferen-

cias entre especies de géneros distintos, las dos especies de *Liolaemus*, así como las de *Lacerta* exhiben el mismo patrón. Este no sería el caso de las dos especies de *Tupinambis* aquí estudiadas, como lo describimos arriba. Además el tarso de *T. merianae* solo muestra osificaciones en el astrágalo, calcáneo y dt4; mientras que en *T. rufescens*, además de los elementos osificados en *T. merianae*, se le suma el dt3; antes de que se produzca la eclosión.

Rieppel (1994) describe la existencia de "compartimientos" en el proceso de formación del esqueleto, haciendo la siguiente división: cráneo, esqueleto axial, cintura pectoral y pélvica, elementos del estilo y zeugopodio de las extremidades anteriores y posteriores, metacarpos-metatarsos y finalmente elementos del carpo y del tarso. Las variaciones en las secuencias de osificación se producirían entre los compartimientos, sin modificar la secuencia dentro de los compartimientos. Al respecto Abdala et al. (1997) sugieren la existencia de dos compartimientos en el cráneo: el dermatocráneo y el condrocráneo, donde la osificación de los elementos del primero son anterior a los elementos condrales. Esta idea de compartimientos como los describe Rieppel (1994) sería lo que se conoce actualmente como módulos (Wagner, 1996).

Los resultados obtenidos en este estudio refuerzan la idea de compartimientos en la osificación del esqueleto, debido a que las variaciones en la secuencia de osificación de ambas especies de *Tupinambis* se produjeron entre los compartimientos, respetándose la secuencia dentro de cada uno de ellos.

CONCLUSIONES

En términos generales, ambas especies de *Tupinambis* presentan un patrón y secuencia de osificación similar, como ocurre entre los taxa pertenecientes al mismo género, mencionadas arriba (*La-*

certa vivipara vs. *L. agilis exigua* y *Liolaemus scapularis* vs. *L. quilmes*). Se observó que las principales diferencias entre especies de un mismo género se producen en los elementos del cráneo y del autopodio (carpo/tarso). No hay heterocronías de alguna unidad morfológica-funcional completa (huesos de paladar, arco temporal superior, etc.), sino que solo se registraron heterocronías en huesos aislados.

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que las variaciones mencionadas anteriormente no juegan un papel importante en la morfología final, debido a que hacia el final del desarrollo embrionario la arquitectura del esqueleto en ambas especies presenta características similares.

Dentro de un linaje tan amplio como Squamata, comparando con la información disponible en la literatura, se pudo detectar patrones de osificación comunes a los distintos grupos de escamados: 1) la osificación de los elementos del dermatocráneo precede a los del esplacno y neurocráneo; 2) los primeros elementos dermales del cráneo en osificarse son los que forman la mandíbula inferior y el paladar (especialmente los palatinos y los pterigoides); 3) los elementos del dermatocráneo más tardíos en osificarse son los del arco temporal superior (lacrimal, postorbital, postfrontal), estos son los huesos que están perdidos en distintos grupos, como se detalló más arriba; 4) de los elementos condrales, tanto del esplacnocráneo como del neurocráneo, el cuadrado y el pterigoides son los primeros en mostrar osificaciones; 5) con respecto al esqueleto postcraneal, la osificación de la columna vertebral sigue un gradiente anterior-posterior y 6) los elementos tarsales muestran centros de osificación antes que los carpales.

Sin lugar a dudas que el estudio del desarrollo del esqueleto puede brindar información valiosa para el estudio de las relaciones filogenéticas entre los distintos linajes de Squamata, aunque este

tipo de análisis se debiera realizar tomándose algunos recaudos. Maisano (2002) analiza los eventos de osificación utilizando comparaciones de a pares entre todos los elementos del poscráneo (además de cuadrado y retroarticular) como si se tratara de caracteres independientes (invocando las argumentaciones de Kluge, 1967) cuando resulta poco confidente que ello sea lo que ocurre en la realidad. Por ejemplo los elementos de la región temporal del cráneo y mandíbula tienen un desarrollo en común e íntima con el desarrollo de la musculatura asociada, probablemente más relacionados entre sí que con los del techo del cráneo (Hanken y Hall, 1993), lo mismo podría ocurrir con distintos elementos del esqueleto postcraneal.

AGRADECIMIENTOS

A M. Fabrezi, G. Scrocchi, G. García y G. Monasterio por la lectura crítica e importantes sugerencias sobre primeras versiones del trabajo. Este trabajo recibió ayuda de un subsidio de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT N°01-12418) de M. Fabrezi. A E. Lavilla y S. Kretzschmar por facilitarnos el material utilizado en este estudio depositado en la colección de la Fundación Miguel Lillo.

LITERATURA CITADA

- ABDALA, F.; F. LOBO & G. SCROCCHI. 1997. Patterns of ossification in the skeleton of *Liolaemus quilmes* (Iguania: Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 18: 75-83.
- BARBERENA, M. C.; N. M. B. GOMES & L. M. P. SANCHOTENE. 1970. Osteología craneana de *Tupinambis teguixin* (Lacertilia, Teiidae). *Publicação Especial Escola de Geologia* (21): 1-32.
- BILLY, A. 1988. Observations on the embryology of the unisexual lizard *Cne-*

- midophorus uniparens* (Teiidae). *Journal of Zoology* 215: 55-81.
- CHANI, J. M.; F. CRUZ; G. PEROTTI; M. AGUIRRE & S. RUFINO. 1993. Rol de la hembra de *Tupinambis teguixin* (Teiidae) durante la nidificación. *Acta Zoológica Lilloana* 42 (2): 295-299.
- CRUZ, F. B. & M. RAMÍREZ PINILLA. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropicuridae), del Chaco occidental, Salta, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 10: 33-39.
- DE BEER, G. R., 1930. The early development of the chondrocranium of the lizard. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 73: 707- 739.
- DUFAURE, J. P. & J. HUBERT. 1961. Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Arch. d'Anatomie microscopique et de Morphologie expérimentale*, 50 (3): 309-328.
- ESTES, R.; K. DE QUEIROZ & J. GAUTHIER. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata: 119-282. *En: Estes, R. & G. Pregill (Eds.), Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford University Press, Stanford, California.
- FRANKLIN, M. A., 1945. The embryonic appearance of centers of ossification in the bones of snakes. *Copeia* 1945 (2): 68-72.
- HALUSKA, F. & P. ALBERCH. 1983. The cranial development of *Elaphe obsoleta* (Ophidia, Colubridae). *Journal of Morphology* 178: 37-55.
- HANKEN, J. & B. K. HALL. 1993 (Eds.). The Skull, Volume 1: Development. *The University of Chicago Press*. 602 pp.
- GAUPP, E. 1900. Das chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verstandnis des Amniotenschadles. *Anatomische Hefte*, 15: 433-595.
- GOOD, D. A. 1995. Cranial ossification in the northern alligator lizard, *Elgaria coerulea* (Squamata, Anguillidae). *Amphibia-Reptilia* 16: 157-166.
- JOLLIE, M. T. 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica* 41: 1-64.
- KLUGE, A. G. 1967. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 135: 1-60.
- KRAUSE, L. 1978a. Osteologia pos-craniana de *Tupinambis teguixin* (L., 1758) Sensu Boulenger, 1885. Parte I: Esqueleto axial (vértebras e costelas). (Lacertilia, Scincomorpha, Teiidae). *Revista Brasileira de Biologia* 38(2): 481-499.
- KRAUSE, L. 1978b. Osteologia pos-craniana de *Tupinambis teguixin* (L. 1758) Sensu Boulenger, 1885. Parte II: Esqueleto apendicular (cintura e membros). (Lacertilia, Scincomorpha, Teiidae). *Revista Brasileira de Biologia* 38 (3): 509-521.
- LEYDIG, F. 1872. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, untersucht und beschrieben von Franz Leydig. vii+262. H. Laupp, Tubingen.
- LIONS, M. & B. ÁLVAREZ. 1998. Desarrollo del esqueleto de *Tropidurus etheridgei* (Iguania: Tropicuridae). *Revista Española de Herpetología* 12: 7-18.
- LOBO, F. & S. QUINTEROS. 2005. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos de Zoologia* 45 (11): 143-177.
- LOBO, F.; F. ABDALA & G. SCROCCHI. 1995. Desarrollo del esqueleto de *Liolaemus scapularis* (Iguania: Tropicuridae). *Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali*, Torino. Vol. 13 (1): 77-104.
- MAISANO, J. A. 2001. A Survey of state ossification in neonatal squamates. *Herpetological Monographs* 15: 135-157.

- MAISANO, J. A. 2002. The potential utility of postnatal skeletal developmental patterns in squamate phylogenetics. *Zological Journal of the Linnean Society* 136: 277-313.
- MCKINNEY, M. L. & K. J. MCNAMARA. 1991. Heterochrony. The evolution of ontogeny. Plenum, New York, USA. 437 pp.
- MONTERO, R.; V. ABDALA; S. MORO & G. GALLARDO. 2004. Atlas de *Tupinambis rufescens* (Squamata: Teiidae). Anatomía externa, osteología y bibliografía. *Cuadernos de Herpetología* 18 (1): 17-32.
- MONTERO, R.; C. GANS & M. L. LIONS. 1999. Embryonic development of the skeleton of *Amphisbaena darwini heterozonata* (Squamata: Amphisbaenidae). *Journal of Morphology* 239: 1-25.
- PARKER, W. K. 1880. On the structure and development of the skull in the lacertilian. Part I. On the skull of the common lizards (*Lacerta agilis*, *L. vivipara*, and *Zootoca vivipara*) *Philosophical Transactions of the Royal Society* 170: 595-640.
- RIEPEL, O. 1992a. The skeleton of a juvenile *Lanthanotus* (Varanoidea). *Amphibia-Reptilia* 13: 27-34.
- 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* 68: 1-25.
- RIEPEL, O. 1992c. Studies on skeleton formation in Reptiles. I. The post-embryonic development of the skeleton in *Cyrtodactylus pubisulcus* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology* 227: 87-100.
- RIEPEL, O. 1993a. Studies on skeleton formation in reptiles. VII. Patterns of ossification in the skeleton of *Chelydra serpentina* Linnaeus (Reptilia: Chelonia). *Journal of Zoology* 231: 487-509.
- RIEPEL, O. 1993b. Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). *Zological Journal of The Linnean Society* 109: 301-325.
- RIEPEL, O. 1993c. Studies on skeleton formation in reptiles. II. *Chamaeleo hoehnelii* (Squamata: Chamaeleoninae), with comments on the homology of carpal and tarsal bones. *Herpetologica* 49: 66-78.
- RIEPEL, O. 1994. Studies on skeleton formation in Reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua* Eichwald (Reptilia, Squamata). *Journal of Herpetology* 28 (2): 145-153.
- SAVITZKY, A. H. 1992. Embryonic development of the maxillary and prefrontal bones of crotaline snakes: 119-141. *En: Campbell, J. & Brodie, E. D., Jr. (Eds.). Biology of the pitvipers*. Selva. Tyler, Texas.
- SCROCCHI, G.; F. LOBO & J. C. MORETA. 1998. Desarrollo del esqueleto craneal de *Sibynomorphus turgidus* (Serpentes: Colubridae). *Acta zoologica lilloana* 44 (1): 27-39.
- SCHLOSSER, G. & G. P. WAGNER. 2004. Modularity in development and evolution. The University of Chicago Press. 600 pp.
- WAGNER, G. P. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. Symposium: "Historical patterns of developmental integration". *American Zoologist* 36 (1): 36-43.
- WASSERSUG, R. J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technology* 51: 131-134.