

El primer Presidente de la AHA: Raymond F. Laurent

Marissa Fabrezi¹, Virginia Abdala², Fernando Lobo¹

¹ Instituto de Bio y Geociencias, CONICET y Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2, 4400. Salta, Argentina.

² Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, CONICET, Miguel Lillo 251, 4000. San Miguel de Tucumán, Argentina.

Recibido: 14 Marzo 2013

Revisado: 05 Julio 2013

Aceptado: 24 Septiembre 2013

Editor Asociado: J. Goldberg
(Comisión Directiva AHA)

RESUMEN

En este artículo presentamos una síntesis de la obra científica de Raymond Ferdinand Laurent (1917–2005) quien fuera el primer presidente de la Asociación Herpetológica Argentina. Nacido en Bélgica, antes de radicarse en Argentina, fue investigador en el Museo Real para África Central en Tervuren y en el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard y exploró la diversidad de anfibios y reptiles en Uvira, Ruanda y Katanga. En 1964 se instaló en San Miguel de Tucumán (Argentina) y fue un investigador destacado del CONICET, a Fundación Miguel Lillo y la Universidad Nacional de Tucumán. Publicó más de 200 trabajos que contribuyeron al conocimiento de la biodiversidad tanto de África subsahariana como de Sudamérica que constituyen bases para entender algunas clasificaciones e hipótesis filogenéticas. Como primer presidente de la AHA su aporte tuvo consecuencias en la formación de recursos humanos, el desarrollo de líneas de investigaciones originales y novedosas, y trabajó desde las instituciones para que la Herpetología tuviese un buen lugar en el conjunto de las disciplinas Biológicas en Argentina.

Palabras clave: Aniversario AHA; Herpetología; Historia.

ABSTRACT

Herein, we present a summary about the contribution to the herpetology by Raymond F. Laurent (1916-2005) who was the first president of the Asociación Herpetologica Argentina. Born in Belgium, he worked as researcher at Royal Museum for Central Africa in Tervuren and at Harvard University, and explored the herpetology in Uvira, Rwanda and Katanga. In 1964 he moved to San Miguel de Tucumán (Argentina) to research in CONICET and Fundación Miguel Lillo, and to teach at the Universidad Nacional de Tucumán. He published more than 200 papers on taxonomy, systematics and morphology of African and South American herpetofauna. Most of these studies still constitute the basis to understand some classifications. As the first AHA's president, he encouraged young people to carry on new research topics and was a caring mentor and a major influence in the development of the career of many Argentine herpetologists. Furthermore, he contributed to increase the level of the Herpetology among the Biological Sciences in Argentina.

Key words: AHA anniversary; Herpetology; History.

Raymond Ferdinand Laurent nació en Wasmes (Hainaut, Bélgica) en 1917 y murió en San Miguel de Tucumán (Argentina) en 2005 a la edad de 87 años.

Entre 1934–1940 cursó estudios superiores en la Universidad Libre de Bruselas y posteriormente se incorporó como investigador al Museo Real para África Central en Tervuren (Bélgica) hasta su traslado a África. Durante ese período publicó varios artículos en la Revista de Zoología y Botánica

África donde describió con detalles la variación morfológica de varios anuros africanos (artroléptidos, hiperólidos, racofóridos y microhílicos) y que fueron resultados de su tesis doctoral: Contribution à l'Ostéologie et à la Systématique des Ranidae et Rha-cophoridae africains. Esta etapa de su obra fue muy rica en el análisis de la morfología de los ranoideos, organizó la variación dentro de determinados linajes, notando conjuntos de caracteres muy interesantes

(en el carpo, en el hioides) que son actualmente muy usados en la macrosistemática de los anuros.

Entre 1950–1960 vivió en Uvira, Ruanda y Katanga (colonias belgas en Africa). Durante ese período realizó numerosas descripciones de especies nuevas y publicó datos biogeográficos tanto de anuros como de otros herpetos. En 1961 se trasladó a Estados Unidos donde investigó en el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard. Finalmente, en 1964 se radicó en San Miguel de Tucumán (Argentina) para desarrollar tareas de investigación y docencia a través del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, la Fundación Miguel Lillo y la Universidad Nacional de Tucumán. Fue Investigador Superior del CONICET y Director del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo hasta 1996.

Raymond F. Laurent publicó más de 200 trabajos que contribuyeron al conocimiento de la biodiversidad tanto de Africa subsahariana como de Sudamérica y muchas de esas publicaciones constituyen hoy las bases para entender algunas clasificaciones e hipótesis filogenéticas. En la obra de Raymond Laurent, el estudio de la herpetofauna se podría diferenciar de acuerdo con su pasión por los anfibios durante toda su carrera (ver Tabla 1) y el estudio de los lagartos del género *Liolaemus*, a partir de los inicios de la década de 1980, cuando ya estaba definitivamente instalado en Argentina.

Sobre la fauna africana, hay una cantidad de información publicada que corresponde a novedades zoogeográficas, descripciones de nuevas especies y datos de la historia natural de poblaciones de anfibios y reptiles de las actuales República Democrática del Congo, Ruanda y Burundi y que constituyen registros únicos ya que una vez que los procesos de independencia se desencadenaron, los conflictos sociales de la etapa post-colonial hicieron imposible continuar relevando la diversidad de esa zona. En America, Laurent continuó trabajando sobre los especímenes colectados en Africa, en los que describió nuevas especies sobre todo en las familias Hyperoliidae y Arthroleptidae. A fines de los '90 todavía trabajaba sobre un manuscrito en francés dedicado a las especies del género *Ptychadena* que estuvo basado en la morfometría de numerosas especies (algunas inéditas) y que estaba acompañado de una clave. Este manuscrito no se publicó.

Los registros de Laurent de la herpetofauna del río Lomami, del macizo de la Virunga y del lago Kivu se encuentran depositados principalmente en los

Museos de Tervuren (Bélgica) y el Museo Nacional de Historia Natural (Francia). Algunos ejemplares que pertenecieron a su colección personal fueron donados a otras instituciones o colegas.

Antes de fijar su atención en Argentina, Raymond Laurent estuvo un tiempo trabajando en el Museo de Zoología Comparada (Universidad de Harvard) donde aprovechó sus colecciones y compartió tiempo con su amigo y colega Ernest Williams, sistemático prestigioso que dedicó gran parte de su vida a la sistemática y evolución del género *Anolis*.

Ya en Argentina, la relación establecida con jóvenes zoólogos (Esteban Lavilla, Enrique Terán, Gustavo Scrocchi, Alicia Marcus, entre otros) fue la base para la consolidación de un grupo de investigación en Herpetología en torno a las colecciones existentes en la Fundación Miguel Lillo, las cuales se enriquecieron exponencialmente como resultado de las investigaciones de todo el grupo. Este trabajo en equipo tuvo un impacto directo en el desarrollo de las carreras de muchos herpetólogos de Argentina para quienes Laurent no fue solamente un maestro sino también un colega entusiasta y un amigo deseoso de plantear inquietudes científicas y de compartir su placer por la música, el cine y la historia.

Cuando llegó a la Argentina, emprendió investigaciones en anuros del noroeste, simultáneamente con la continuidad de sus investigaciones acerca de la herpetofauna de Africa. Trabajó en anuros como *Melanophryniscus rubriventris*, *Telmatobius* spp. y *Gastrotheca* spp. Era la década del '70 y su visión de la sistemática, con la utilización de técnicas fenéticas de agrupamiento, llevaba implícita el modelo de la evolución que asumía la similitud como parte de la herencia. Así, tanto el reconocimiento de nuevas especies (*Gastrotheca* spp.) como la caracterización de subespecies (*Melanophryniscus rubriventris* y *Rhinella arenarum*) tenían como fundamento la descripción o el reconocimiento de rasgos semejantes o diferentes que solo un profundo conocimiento de la morfología puede dar.

A fines de los '70, Laurent emprendió la dirección de la Tesis Doctoral: Sistemática de Larvas de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae), defendida en 1983 por Esteban Lavilla en la Universidad Nacional de Tucumán. En esta tesis el estudio sistemático de un género de anuros con énfasis en estadios larvales y con herramientas de morfometría, es pionero en cuanto a que, por primera vez en la Argentina (y quizás en el mundo), la variación morfológica de los

Tabla 1: Síntesis de la contribución de Raymond Laurent a la sistemática y taxonomía de los anfibios, donde se detallan todos los taxones (desde familia a especies) en los que Raymond F. Laurent es reconocido como autor en la taxonomía actual (Frost, 2013: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>). Obviamente, hubo una lista más extensa, ya que su etapa más prolífica fue aquella en la que las clasificaciones incluían otros niveles jerárquicos como superfamilias, supergéneros, subgéneros, superespecies y subespecies.

Arthroleptidae Laurent, 1972 (Anura)
 Herpelidae Laurent, 1984 (Gymnophiona)
 Hyperoliidae Laurent, 1943 (Anura)
 Mantellidae Laurent, 1946 (Anura)
 Phrynobatrachidae Laurent, 1941 (Anura)
 Leptopelinae Laurent, 1972
 Mantellinae Laurent, 1946
 Scaphiophryninae Laurent, 1946

Acanthixalus Laurent, 1944
Afrixalus Laurent, 1944
Callixalus Laurent, 1950
Chrysobatrachus Laurent, 1951
Cryptothylax Laurent & Combaz, 1950
Heterixalus Laurent, 1944
Hyperolius Incertae Sedis: *Hyperolius sagitta* Laurent, 1943
Indirana Laurent, 1986
Kassinula Laurent, 1940
Phlyctimantis Laurent & Combaz, 1950
Pseudophilautus Laurent, 1943

Afrixalus

A. equatorialis (Laurent, 1941); *A. leucostictus* Laurent, 1950; *A. orophilus* (Laurent, 1947); *A. upembae* (Laurent, 1941); *A. wittei* (Laurent, 1941)

Amietia

A. amieti (Laurent, 1976); *A. desaegeri* (Laurent, 1972); *A. ruwenzorica* (Laurent, 1972)

Arthroleptis

A. hematogaster (Laurent, 1954); *A. mossoensis* (Laurent, 1954); *A. phrynooides* (Laurent, 1976); *A. pyrrhoscelis* Laurent, 1952; *A. sylvaticus* (Laurent, 1954); *A. vercammeni* (Laurent, 1954)

Cacosternum leleupi Laurent, 1950
Callixalus pictus Laurent, 1950
Cardioglossa cyaneospila Laurent, 1950
Chrysobatrachus cupreonitens Laurent, 1951
Cryptothylax minutus Laurent, 1976

Gastrotheca

G. christiani Laurent, 1967; *G. chrysocticta* Laurent, 1976; *G. gracilis* Laurent, 1969

Hemisus

H. brachydactylus Laurent, 1963; *H. microscaphus* Laurent, 1972; *H. olivaceus* Laurent, 1963; *H. perreti* Laurent, 1972; *H. wittei* Laurent, 1963

Hyperolius

H. atrigularis Laurent, 1941; *H. chrysogaster* Laurent, 1950; *H. diaphanus* Laurent, 1972; *H. ferrugineus* Laurent, 1943; *H. frontalis* Laurent, 1950; *H. ghesquieri* Laurent, 1943; *H. inornatus* Laurent, 1943; *H. kibarae* Laurent, 1957; *H. kivuensis* Ahl, 1931; *H. lamottei* Laurent, 1958; *H. lateralis* Laurent, 1940; *H. leleupi* Laurent, 1951; *H. leucotaenius* Laurent, 1950; *H. major* Laurent, 1957; *H. nasicus* Laurent, 1943; *H. obscurus* Laurent, 1943; *H. pardalis* Laurent, 1948; *H. polystictus* Laurent, 1943; *H. pustulifer* Laurent, 1940; *H. pyrrhodictyon* Laurent, 1965; *H. rhodesianus* Laurent, 1948; *H. robustus* Laurent, 1979; *H. sankuruensis* Laurent, 1979; *H. schoutedeni* Laurent, 1943; *H. vilhenai* Laurent, 1964; *H. wermuthi* Laurent, 1961; *H. xenorhinus* Laurent, 1972; *H. zonatus* Laurent, 1958

Kassina mertensi Laurent, 1952

Kassinula wittei Laurent, 1940

Laurentophryne parkeri (Laurent, 1950)

Leptopelis

L. fenestratus Laurent, 1972; *L. fiziensis* Laurent, 1973

Phrynobatrachus

P. asper Laurent, 1951; *P. dalcqi* Laurent, 1952; *P. sulfureogularis* Laurent, 1951

Ptychadena

P. chrysogaster Laurent, 1954; *P. gansi* Laurent, 1965; *P. grandisonae* Laurent, 1954; *P. guibei* Laurent, 1954; *P. perplicata* Laurent, 1964; *P. taenioscelis* Laurent, 1954

Telmatobius

T. ceiorum Laurent, 1970; *T. hypselocephalus* Lavilla & Laurent, 1989; *T. laticeps* Laurent, 1977; *T. pingiculus* Lavilla & Laurent, 1989; *T. pisanoi* Laurent, 1977; *T. platycephalus* Lavilla & Laurent, 1989; *T. scrocchii* Laurent & Lavilla, 1986; *T. stephani* Laurent, 1973

Xenopus vestitus Laurent, 1972

renacuajos era aplicada en propuestas clasificatorias y filogenéticas más allá de los tipos larvales de Orton (1953, 1957) y la hipótesis de Sokol (1975). Así, al nacer la AHA, Laurent ya había desencadenado directa o indirectamente una nueva manera de estudiar los anfibios en Argentina.

En la década del '80, Laurent publica su clasificación de la Subclase Lissamphibia (Laurent, 1986). Esta representará durante varios años, antes y después de ser publicada, gran parte del curso de Herpetología que dictaba a alumnos de grado y de postgrado en la Universidad Nacional de Tucumán. La publicación, extensa por la detallada diagnosis de los taxones, en algunos casos hasta nivel de género, contiene una hipótesis sobre las relaciones intraordinales de los anuros en las se manifiesta su firme adhesión a la Tectónica de Placas. Es muy probable que la riqueza en la caracterización morfológica de los tres órdenes de Lissamphibia haya sido una fuerte influencia en la carrera de muchos herpetólogos y una invitación a estudiar caracteres homólogos, convergencias, paralelismos, variación heterocrónica, entre otros conceptos de la morfología comparada en la evolución de los anuros.

En la época cercana al nacimiento de la Asociación Herpetológica Argentina, la obra de Laurent pone al descubierto su interés por la fauna de lagartos del género *Liolaemus*. Efectivamente, en el año 1982 publica su primer artículo sobre este género que empezaba a conquistar decididamente su entusiasmo; en el mismo describe tres especies en *Spixiana* (para Argentina, Bolivia y Perú) y ese mismo año además revisa las descripciones de un verdadero pionero de los herpetólogos argentinos, Julio Koslowskyi. De allí en más, su dedicación se centró en el estudio de las lagartijas y llegó a describir hasta el año 1998, 24 especies de *Liolaemus* y la mitad de los saurios presentes en la puna argentina, además de varias especies de Bolivia y Perú.

Raymond Laurent no se conformaba con la sola descripción de nuevos taxones para la ciencia sino que indagaba con las herramientas de su tiempo acerca de la macrosistemática y evolución del grupo. Tan es así que apenas comenzó a trabajar en el grupo (1983, Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus*, Wiegmann, Iguanidae) planteó hipótesis hasta hoy sostenidas por los análisis cladísticos más modernos: discriminó los grupos argentino y chileno (los dos grandes subclados del género); reconoció a *Ortholaemus* (especies arenícolas = grupo *L. wiegmannii*)

como derivadas de lo que él consideraba *Eulaemus* (grupo argentino); propuso el parentesco entre *L. lineomaculatus* y *L. magellanicus* y éste a su vez con los entonces llamados “*Vilcunia*”; y además planteó la duda sobre las relaciones de las formas patagónicas afines a *Liolaemus kingi* y *L. archeforus*, como relacionadas a *Eulaemus* (como se considera actualmente) o basales al género (como las aceptó Etheridge en 1995). En 1984 identificó a *Ctenoblepharys adpersa* como género monotípico (tal como se lo considera actualmente); propuso la monofilia de un grupo formado por *L. pseudoanomaus* y *L. anomalus* (“*Ceiolaemus*”). Además consideró también monofilético el agrupamiento de *L. reichei*, *L. stolzmani* y *L. audituvelatus*, aunque esta hipótesis aun no fue puesta a prueba.

En 1985 (Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann, Iguanidae) aplicó análisis fenéticos y recuperó numerosos agrupamientos hoy considerados grupos naturales. Raymond Laurent fue plenamente consciente de los alcances de las técnicas fenéticas y de que tales agrupamientos estaban basados por similitud y no necesariamente por parentesco y en el mismo trabajo planteó una hipótesis filogenética donde las relaciones eran diferentes a los grupos rescatados en sus fenogramas. Cabe mencionar que las dos contribuciones quizás más relevantes del aporte de Laurent a la sistemática de *Liolaemus* fueron publicadas en el antiguo Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina (1983) y en Cuadernos de Herpetología (1985).

Raymond Laurent estuvo muy al tanto de la problemática de la definición de grupos monofiléticos y el problema de la parafilia en la sistemática, lo que uno reconoce de largas charlas con él y de su correspondencia con su amigo herpetólogo Richard Etheridge, quien alguna vez supo bromear acerca de que su amigo Raymond era cladista sin reconocerlo. En 1992 presentó una lista actualizada con los subgéneros *Eulaemus* y *Liolaemus* (en el mismo trabajo dividió a *Eulaemus* en los grupos *L. fitzingeri* y *L. signifer* y describió tres nuevos taxones). En aquel trabajo expresó con claridad conceptos filogenéticos modernos que aún algunos herpetólogos de la actualidad desconocen: “...A patch of enlarged postfemoral scales is unique within tropidurine iguanids and is almost certainly derived. However, if a patch of enlarged postfemoral scales was derived only once within *Liolaemus*, then the *fitzingeri* group is paraphyletic, because the patch is also found in species

excluded from the group and placed in the subgenus Ortholaemus (Laurent, 1984)...". El grupo *fitzingeri* de Laurent fue reconocido como grupo *L. boulengeri* por Etheridge (1995).

Laurent se sentía contrariado y molesto a veces con la soberbia de algunos devenidos repentinamente en cladistas que alardeaban de sus resultados y subestimaban la obra de los fenéticos cuando en realidad todos partían de un grupo inicial definido por similitud. Del pensamiento de Laurent podemos resaltar fundamentalmente que aceptó y entendió la importancia de reconocer los grupos mono y parafiléticos concordando con la idea cladista; consideró a los análisis fenéticos como herramientas para aproximarse al conocimiento de las morfologías y la discriminación de los grupos; no basó estrictamente sus agrupamientos y clasificaciones en los fenogramas; y diferenció sus hallazgos de similitud fenética de sus hipótesis filogenéticas.

Parte importante de su propuesta sistemática de *Liolaemus* tiene plena vigencia y es sostenida por los estudios cladísticos más modernos de la macro-sistemática (e.g. Yung Downey, 1998; Schulte *et al.*, 2000; Morando *et al.*, 2003, 2004; Espinoza *et al.*, 2004; Lobo, 2005; Avila *et al.*, 2006; Abdala, 2007; Lobo *et al.*, 2010). El estímulo que generó Laurent para el estudio de los *Liolaemus* en Argentina no se limitó a la taxonomía y sistemática, sino que además incentivó a sus colegas a encarar investigaciones sobre aspectos eco y etológicos de grupos determinados (Halloy *et al.*, 1998).

Una mirada después de 30 años de la creación de la AHA en el desarrollo de investigaciones y la formación de recursos humanos en temas relacionados con la Herpetología Argentina, destaca la habitual presencia de Laurent en las Reuniones de Comunicaciones anuales de la AHA y la forma en que motorizó el I Congreso Argentino y Sudamericano de Herpetología (donde herpetólogos de distintos países sudamericanos pudimos conocer a la generación de notables). También resulta remarcable su inserción y compromiso institucional (CONICET, FML; Universidades) que lo alejaban de su mesa de trabajo llena de frascos con especímenes, calibre y lupa, pues convirtieron su obra individual en algo colectivo, con gente iniciándose en temáticas que terminaron desarrollándose en líneas de investigaciones originales y novedosas.

Laurent influyó mucho en la Herpetología Argentina y por ende en la Asociación, porque contribuyó a jerarquizarla como disciplina científica y a

sacarla de la órbita de los aficionados y encargados de colecciones. Esto no solamente se debió a la seriedad y rigurosidad de sus investigaciones, reconocidas por los colegas nacionales y extranjeros, sino también porque participó en distintas instancias de evaluación tanto en el ámbito de las universidades argentinas (concursos docentes, defensas de tesis) como de Ciencia y Técnica (comisiones asesoras de CONICET). En ese papel le tocó trabajar para que la Herpetología tuviese un buen lugar en el conjunto de las disciplinas Biológicas.

Para quienes conocimos a Raymond Laurent cuando éramos inexpertos jóvenes recién graduados, el impacto fue enorme. Su generosidad para disponer de todo el tiempo para hablar con los estudiantes sobre evolución, sistemática, biogeografía, sumados a la amabilidad y humildad en el trato impactaba, pues éramos conscientes de que este hombre además, se escribía e intercambiaba ideas de la misma manera con grandes zoólogos que marcaron una época; como Simpson, Mayr, Williams y otros.

Para finalizar, la contribución de Raymond F. Laurent a la Herpetología Argentina fue por demás significativa, generó ideas, recursos humanos, líneas de investigación, razones para crecer, consolidarse y también para destacarse en el contexto de la comunidad científica internacional. A 30 años de la creación de la AHA y de su apoyo como primer presidente de la misma, queremos dejar este sentido homenaje para uno de los grandes herpetólogos y maestros que tuviera nuestro país, representante de una época paradigmática en la historia de la ciencia argentina.

Para leer un poco más de la historia y vida de Raymond F. Laurent se pueden consultar:

- Adler, K. 2007. Contributions to the History of Herpetology. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, issued to commemorate the Society's 50th Anniversary Meeting, Saint Louis, Volume 2: 205-206.
- Lavilla, E. & Scrocchi, G. 2005. Raymond F. Laurent (1917-2005). *Cuadernos de Herpetología* 19: 65-67.
- Stewart, M. M. & Halloy, M. 2002. Historical Perspectives: Raymond Laurent. *Copeia* 2002: 245-247.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores por comentarios, críticas y sugerencias. A la Asociación Herpetológica Argentina, Javier Goldberg y Marcos Vaira por esta iniciativa de Cuadernos de Herpetología en conmemoración de los 30 años de la AHA.

Literatura citada

- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, Liolaemus) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Avila, L.J.; Morando, M. & Sites, J.W. 2006 Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Espinoza, R.E.; Wiens, J.J. & Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adpersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of the Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Halloy, M.; Etheridge, R. & Burghardt, G.M. 1998. To bury in the sand: phylogenetic relationships among lizard species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12: 1-37.
- Laurent, R.F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del genero *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1: 16-18.
- Laurent, R.F. 1984. On some iguanid genera related to or previously confused with *Liolaemus* Wiegmann. *Journal of Herpetology* 18: 357-373.
- Laurent, R.F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 1: 1-37.
- Laurent, R.F. 1986. Sous classe lissamphibiens (Lissamphibia). Systematique. pp. 594-798. *En: Grassé, P.-P.; Delsol, M. (eds.), Traite' de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie.* Paris: Tome XIV, Batraciens, Fasc. 1B. Masson.
- Laurent, R.F. 1992. On some overlooked species of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia Tropicuridae) from Peru. *Breviora* 494: 1-33.
- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo *chiliensis* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoológica Lilloana* 49: 67-89.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E. & Quinteros, S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1-30.
- Morando, M.; Avila L.J.; Baker, J. & Sites, Jr.J.W. 2004 Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for introgression and incomplete lineage sorting. *Evolution* 58: 842-861.
- Morando, M.; Avila, L.J. & Sites, Jr.J.W. 2003. Sampling strategies for delimiting species: genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian South America. *Systematic Biology* 52: 159-185.
- Orton, G.I. 1953. The systematics of vertebrate larvae. *Systematic Zoology* 2: 63-75.
- Orton, G.I. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Systematic Zoology* 6: 79-86.
- Schulte II, J.A.; Macey, J.R.; Espinoza, R.E. & Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Sokol, O. 1975. The phylogeny of anuran larvae: A new look. *Copeia* 1975: 1-23.
- Young-Downey, A.R. 1998. Phylogenetic studies on *Liolaemus* (Sauria: Tropicuridae): an interpretation based on molecular data and a biochemical test of a biogeographic hypothesis. Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Miami, Coral Gables, Florida.