
CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DEL ESQUELETO EN *MABUYA* SP. (SQUAMATA: SCINCIDAE): UNA COMPARACIÓN CON ESCÍNCIDOS AFRICANOS

STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF THE SKELETON IN *MABUYA* SP.
(SQUAMATA: SCINCIDAE): A COMPARISON WITH AFRICAN SCINCIDS

Adriana Jerez¹

Resumen

Para establecer las particularidades del plan corporal en *Mabuya* sp. se describen las principales características estructurales del esqueleto, se comparan con otros escíncidos africanos y se discuten en el contexto de la evolución de los escíncidos en América y del plan corporal en los Squamata. El taxón *Mabuya* sp. exhibe caracteres craneales diferentes a las especies africanas que podrían constituir sinapomorfias para el clado americano. Si bien, *Mabuya* sp. exhibe un cráneo con características similares a lagartos con un plan corporal lacertiforme, presenta transformaciones incipientes hacia un plan corporal serpentiforme, las cuales se evidencian en aumento del número de vértebras y en la reducción del tamaño de las extremidades. En *Mabuya* sp. el alargamiento corporal, representado en mayor número de vértebras, podría estar relacionado con la viviparidad, como también se observa en las especies vivíparas africanas, lo cual aumentaría el volumen en el abdomen para mantener los embriones en crecimiento. Por lo tanto, en su evolución a partir de formas africanas, esta característica del plan corporal probablemente subyace a la evolución del conjunto de especializaciones relacionadas con la viviparidad en el género *Mabuya*, las cuales son únicas dentro de reptiles y alcanzan su pináculo en este clado.

Palabras clave: esqueleto, *Mabuya*, plan corporal, Scincidae, Squamata

Abstract

To analyze the features of the body plan of *Mabuya* sp., the structural characteristics of its skeleton are described and compared with other African scincids and are discussed in the context of the evolution of scincids in America and the evolution of body forms in Squamata. The taxon *Mabuya* sp. exhibits cranial traits that are different from African species, which may represent synapomorphies for the American clade. Even though the skull of *Mabuya* exhibits characteristics similar to those of lizards with a lacertiform body plan, it also shows incipient transformations towards a serpentiform body plan, which is evidenced by the increase in the number of vertebrae and the decrease in limb size. In *Mabuya* sp., body elongation, represented by an increase in the number of vertebrae, might be related to viviparity as evidenced by viviparous African species, which would increase the abdominal volume available to support the developing embryos. Therefore, in its evolution from African forms, this feature of the body plan probably underlies the evolution of the set of specializations associated with viviparity within the genus *Mabuya*, which are unique among reptiles and reach their pinnacle in this clade.

Keywords: bodyplan, *Mabuya*, Scincidae, skeleton, Squamata

Recibido: abril 2012; aceptado: septiembre 2012

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Bogotá, Colombia. Correo electrónico: <arjerezm@unal.edu.co>.

INTRODUCCIÓN

El género *Mabuya* (Fitzinger 1826) con 26 especies, está distribuido desde México hasta Argentina (Ávila-Pires 1995). Exhibe características reproductivas únicas, que en conjunto sólo han evolucionado en este linaje dentro de los Squamata; estas características que convergen con los mamíferos euterios, incluyen un modo reproductivo vivíparo, un ovocito microlecítico, un patrón nutricional placentotrófico y una gestación prolongada (Blackburn y Vitt 1992, Blackburn et al. 1984, Jerez y Ramírez-Pinilla 2001, 2003). En Colombia, *Mabuya* se encuentra ampliamente distribuida (Sánchez et al. 1995). Sin embargo, estas poblaciones constituyen un complejo de especies y no corresponden con *Mabuya mabouya* (Bonnaterre 1789), como se denominaban anteriormente, ya que esta especie quedó restringida a algunas islas del Caribe (Ávila-Pires 1995, Miralles et al. 2005). Con base en análisis moleculares, existirían probablemente en Colombia al menos tres linajes diferentes que corresponderían a tres especies nuevas para este género (Pinto et al. 2010) y por estas razones, las poblaciones distribuidas en Colombia se mantienen actualmente bajo la nominación de *Mabuya* sp.

Este género antes considerado pantropical, se dividió en los siguientes cuatro géneros partir de un análisis filogenético molecular, quedando relacionados de la siguiente forma (*Eutropis* (*Chioninia* (*Trachylepis* + *Mabuya*))) (Bauer 2003, Mausfeld et al. 2002). De esta manera, *Mabuya* reúne a las especies distribuidas en América, *Trachylepis* (Fitzinger 1843; en Fitzinger 1973) a las de África, *Chioninia* (Gray 1845) a las de Cabo Verde, y *Eutropis* (Fitzinger 1843; en Fitzinger 1973) a las de Asia (Bauer 2003, Mausfeld et al. 2002). Por lo tanto, la historia evolutiva del género en América ha despertado gran interés y se ha propuesto que *Mabuya* se originó por un proceso de colonización

transoceánica de escíncidos africanos en el Mioceno (Mausfeld et al. 2002, Miralles y Carranza 2010, Whiting et al. 2006). Sin embargo, debido a su distribución desde México hasta Argentina, incluyendo las islas del Caribe, los aspectos relacionados con su origen aún están en discusión, sobre todo en Colombia donde los diferentes linajes probablemente se originaron por colonizaciones del Caribe y de la Amazonía (Pinto et al. 2010). Recientemente, el género *Mabuya* en América fue dividido en 16 géneros a partir de un análisis filogenético molecular de Hedges y Conn (2012). Sin embargo, en este trabajo se mantiene el arreglo taxonómico propuesto por Mausfeld et al. (2002), ya que sus caracteres diagnósticos para el género son bastantes robustos. Por lo tanto, aunque se han estudiado y se investigan actualmente aspectos muy importantes de la biología del género *Mabuya* en Colombia (ej., biología reproductiva, ecología, sistemática), no se cuenta con suficiente información morfológica de las especies del Neotrópico; la cual es importante para evaluar qué cambios evidencian en el esqueleto las especies americanas respecto a sus congéneres africanos. De igual forma, estos estudios podrían complementar a nivel taxonómico los análisis sistemáticos del género, que en general se vienen realizando con base en caracteres moleculares (Miralles y Carranza 2010, Miralles et al. 2009, Pinto et al. 2010), salvo un análisis taxonómico con base en caracteres craneales para las poblaciones colombianas (Caicedo-Portilla 2010).

En el futuro, estos enfoques sistemáticos en su conjunto aportarán sustancialmente al conocimiento de nuestra diversidad no sólo a escala local sino a nivel regional. Por lo tanto, los objetivos de este trabajo son: describir las características estructurales del esqueleto de *Mabuya* sp., compararlas con el escíncido africano *Trachylepis maculilabris* (Gray 1845), y finalmente, discutir sus características anatómicas en el contexto de la evolución de los escíncidos en

América y del plan corporal en los Squamata. Con esto se busca establecer si *Mabuya* sp. evolucionó no sólo con especializaciones en su biología reproductiva (ej., viviparidad, placentotrofia, gestación prolongada) sino que también con transformaciones estructurales en su plan corporal expresadas a nivel esquelético.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especímenes y variables morfológicas o morfométricas. Los ejemplares estudiados corresponden a una población de *Mabuya* sp. distribuida en Yacopí (Cundinamarca), Colombia; en esta población se han analizado aspectos del desarrollo, biología reproductiva y ecología (Caicedo-Portilla et al. 2010, Gómez y Ramírez-Pinilla 2004, Jerez 2007, Jerez y Ramírez-Pinilla 2001, 2003, Leal y Ramírez-Pinilla 2008, Ramírez-Pinilla 2006, Ramírez-Pinilla et al. 2002).

Para determinar las particularidades del esqueleto de *Mabuya* sp. se describieron las características anatómicas más sobresalientes del esqueleto axial (cráneo, columna vertebral) y apendicular (cinturas, extremidades) en cinco ejemplares adultos de *Mabuya* sp. (UIS-R- 0290, 0298, 0313, 0319, 0349) procedentes de Guadualito, municipio de Yacopí (Cundinamarca), Colombia, depositados en la Colección Herpetológica de la Universidad Industrial de Santander (Bucaramanga), Colombia.

En todos los ejemplares se midió la longitud hocico-cloaca y la longitud de ambas extremidades, tomándose siempre el lado derecho. Los esqueletos se prepararon con la técnica de tinción diferencial y diafanización para hueso y cartílago de Wassersug (1976). La descripción osteológica sigue la nomenclatura de Hoffstetter y Gasc (1969), Krause (1989), Oelrich (1954) y Renous-Lécuru (1973). Las observaciones fueron hechas con un estéreo Nikon SMZ1000 equipado con cámara clara.

Con fines comparativos, se analizó el esqueleto de *Trachylepis maculilabris* (n = 2) y se establecieron las diferencias respecto al esqueleto de *Mabuya* sp. La especie *T. maculilabris*, es un escíncido ampliamente distribuido en África central (Uetz et al. 2012) y al igual que *Mabuya* hace parte de la subfamilia Lygosominae (Greer 1970). Los ejemplares pertenecen a la colección privada del Dr. R. Laurent (Salta), Argentina. Adicionalmente, se comparó con otros escíncidos distribuidos en África y Asia, antes considerados del género *Mabuya*, de acuerdo a la bibliografía.

RESULTADOS

Características del cráneo en *Mabuya* sp. (figura 1). El cráneo, con 19 mm de longitud (UIS-R-319), presenta el hocico romo y ligeramente largo (33% de la longitud del cráneo) y las órbitas grandes (35% de la longitud del cráneo). El arco temporal está completo y la fenestra supratemporal es pequeña; esta se encuentra limitada por el postorbital, el postfrontal, el temporal y el escamoso. La región postorbital está cubierta dorsalmente por osteodermos. Ventralmente las fenestras suborbital y subtemporal son grandes, al igual que la vacuidad interpterigoidea, la cual se extiende hasta el vómer. A continuación se describen las características más sobresalientes de cada uno de los elementos del cráneo divididos en tres grandes grupos, inicialmente los elementos del dermatocráneo organizados en las regiones nasal, orbital, temporal y occipital; seguidamente se describen los elementos derivados del condrocráneo y finalmente el esplanocráneo.

En la región nasal del dermatocráneo tenemos varios elementos como son la premaxila, el nasal y el maxilar. La premaxila es par y cada una presenta dos procesos: **1)** el proceso nasal, aguzado, se extiende dorsal y posteriormente contactando el nasal; **2)** el proceso lateral,

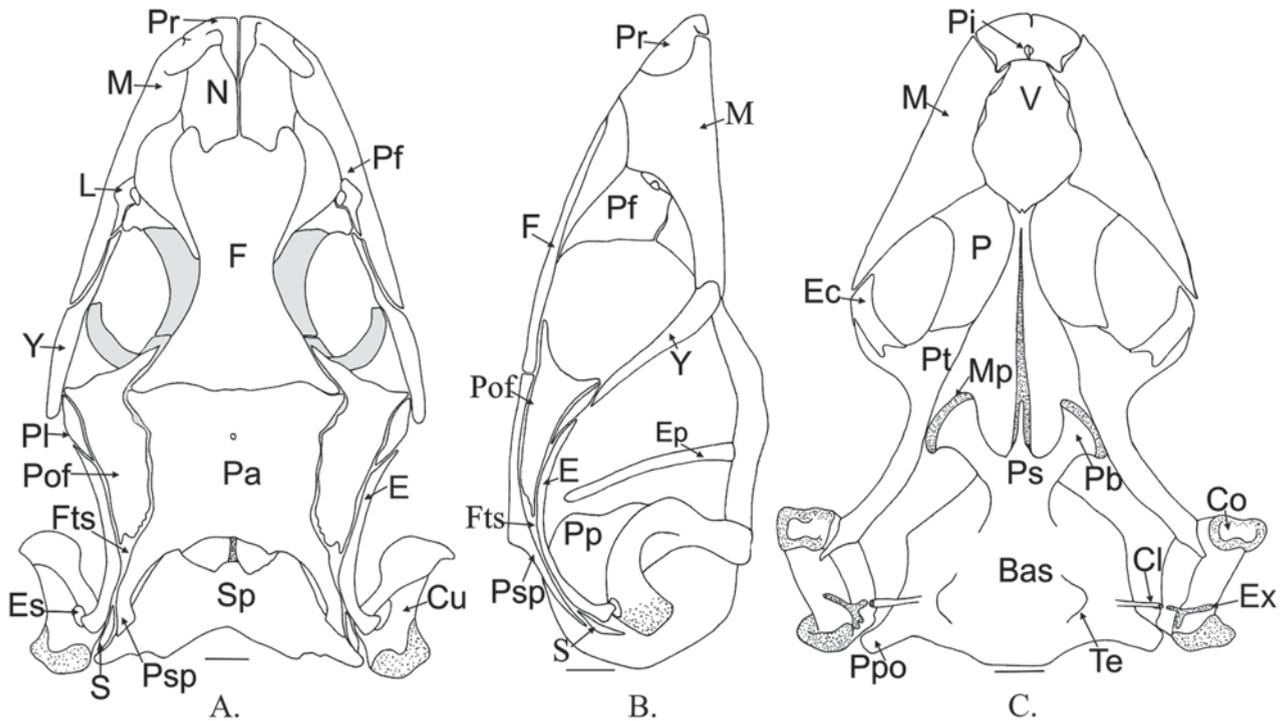


Figura 1. Cráneo de *Mabuya* sp. presenta el hocico largo, la región orbital ensanchada, el arco temporal completo, la fenestra supratemporal reducida en tamaño. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista lateral. **C.** Vista ventral (**Bas:** basioccipital; **Cl:** columela; **Co:** cóndilo mandibular; **Cu:** cuadrado; **E:** escamoso; **Ec:** ectopterygoides; **Ex:** extracolumela; **Ep:** epipterygoides; **Es:** escotadura cuadrática; **F:** frontal; **Fpt:** fenestra posttemporal; **Fts:** fenestra temporal superior; **L:** lacrimal; **M:** maxilar; **Mp:** menisco pterigoideo; **N:** nasal; **P:** palatino; **Pa:** parietal; **Pb:** procesos basiptyergoides; **Pf:** prefrontal; **Pi:** proceso incisivo; **Pl:** postorbital; **Pof:** posfrontal; **Pp:** proceso alar del proótico; **Ppo:** proceso paraoccipital del otoccipital; **Pr:** premaxilar; **Ps:** Parabasipterygoides; **Psp:** proceso supratemporal del parietal; **Pt:** pterigoideo; **S:** supratemporal; **Sp:** supraoccipital; **Te:** tubérculos esfenoccipitales; **V:** vómer; **Y:** Yugal; barra = 1 mm)

corto y romo, se extiende lateralmente hacia el maxilar sin contactarlo. Cada premaxila exhibe una hilera de 5 dientes cónicos, monocúspidos y homodontos; ventral y lateralmente lleva un proceso posterior que se superpone al maxilar y contacta con el vómer; cada premaxila presenta un proceso incisivo ubicado longitudinalmente en su región medial y posterior. El maxilar presenta tres procesos: **1)** el proceso premaxilar, que se extiende anteriormente sin contactar el premaxilar; **2)** el proceso nasal, que contacta el nasal y el prefrontal; **3)** el proceso posterior, largo y bífido en su extremo, se extiende contactando el lacrimal y el yugal; ventralmente, el maxilar presenta una hilera de 21 dientes cónicos, monocúspidos y homodontos. El nasal

se superpone ligeramente al prefrontal y un tercio de su longitud descansa sobre la faceta articular del frontal.

Hacia la región orbital del dermatocráneo tenemos varios elementos como son el prefrontal, el frontal, el lacrimal, el yugal, el postfrontal y el postorbital. El prefrontal presenta el proceso palatino que forma la pared preorbital; en su origen, este proceso se superpone al proceso descendente del frontal. El frontal en un elemento único; sobre su borde anterior presenta dos facetas articulares para los nasales, lateralmente contacta con el prefrontal y el postfrontal y posteriormente forma la sutura frontoparietal; el proceso descendente, es corto, con forma

de V y su mitad anterior está cubierta por el proceso palatino del prefrontal. El postfrontal es un hueso grande y triangular que limita la sutura frontoparietal; lateralmente contacta con el yugal, el postorbital y el escamoso. El postorbital es alargado, ligeramente ensanchado en la región media y con los extremos agudos. El yugal presenta el proceso maxilar extendiéndose anteriormente y contactando el lacrimal y el maxilar, y el proceso temporal que se dirige posteriormente articulando con el postorbital. El lacrimal es un hueso corto; presenta una región anterior muy ensanchada, y posteriormente se hace muy estrecho y agudo.

En la región temporal del dermatocráneo encontramos el escamoso que por el borde medial y anterior articula con el postorbital y el postfrontal y por el extremo posterior con el cuadrado. El parietal presenta el foramen pineal, anteriormente forma la sutura frontoparietal y lateralmente contacta con el postfrontal; posteriormente, presenta el proceso supratemporal que lateralmente se superpone sobre el escamoso y posteriormente contacta con el supratemporal; el proceso descendente está ausente. El supratemporal, corto y delgado, se apoya sobre el escamoso lateralmente, medialmente contacta con el proceso supratemporal del parietal y posteriormente con el otoccipital.

Ventralmente el dermatocráneo está constituido por varios elementos como son el vómer, el palatino, el ectopterigoides y el pterigoides. El vómer es un hueso único que articula por su región anterior con la premaxila y posteriormente con el elemento dorsal del palatino. Los palatinos no se contactan en la línea media ventral; cada palatino está conformado por dos elementos: **1)** un elemento ventral que contacta el maxilar anteriormente; posteriormente presenta el proceso pterigoideo, que es corto y se superpone al pterigoides; **2)** un elemento dorsal, paralelo al elemento ventral

y que se extiende dorsalmente desde la región lateral del elemento ventral hacia la línea media; el elemento dorsal presenta medialmente el proceso vomerino que es corto, obtuso y articula con el vómer. El pterigoides articula con el proceso basipterigoideo del parabasiesfenoides a través del menisco pterigoideo y no exhibe dientes pterigoideos; presenta tres procesos: **1)** el palatino, aguzado, se extiende anterior y medialmente y cubre el proceso pterigoideo del palatino; **2)** el transverso, alargado y romo, se extiende lateralmente y articula con el ectopterigoides; **3)** el cuadrado, largo y delgado, se dirige posteriormente y articula con el cuadrado. El ectopterigoides presenta dos procesos, **1)** el ventral, subrectangular y con el extremo bífido, cubre el proceso transverso del pterigoides; **2)** el proceso dorsal, angosto, cubre la región anterior del proceso transverso y exhibe un proceso corto en la región media que se dirige posteriormente.

En estados adultos los elementos de la región ótico-occipital forman una sola unidad ya que todos los huesos se encuentran fusionados. El supraoccipital presenta el proceso ascendente cartilaginoso que articula con el parietal. El parabasiesfenoides presenta el proceso paraesfenoides cartilaginoso que se extiende anteriormente; lateralmente presenta los procesos basipterigoideos. En el proótico el proceso alar se extiende anteriormente hacia el epipterigoides pero no lo contacta. El otoccipital presenta el proceso paraoccipital que contacta el extremo posterior del supratemporal; en el receso occipital se encuentran el foramen perilinfático y el foramen rotundo, y en la región del receso yugular se observan el foramen vagal y los forámenes hipoglosales. El basioccipital exhibe los tubérculos esfenoccipitales.

Los elementos derivados del esplanocráneo que se observan en estado adulto son el epipterigoides y el cuadrado. El epipterigoides, largo y muy delgado, no contacta con el parietal ni con

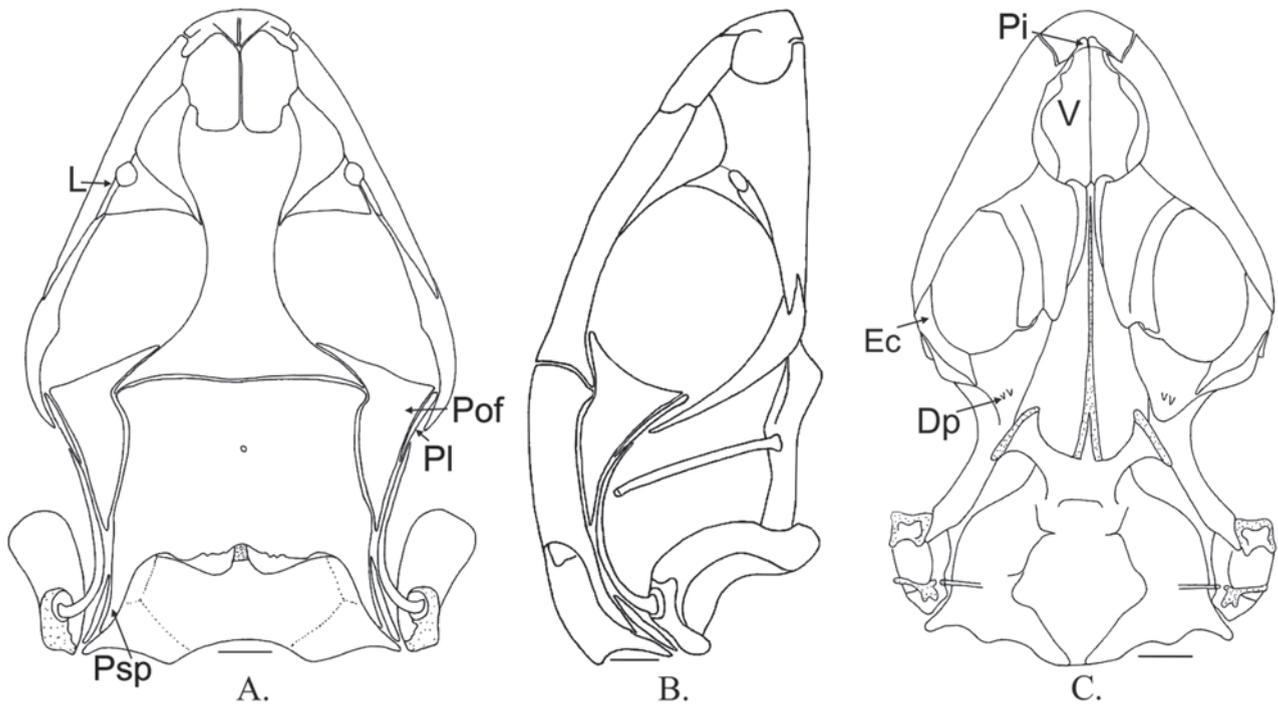


Figura 2. Cráneo de *Trachylepis maculilabris*. Presenta el hocico largo y la región orbital ensanchada, el arco temporal completo, la fenestra supratemporal reducida en tamaño y la fenestra posttemporal presente. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista lateral. **C.** Vista ventral (**Dp**: dientes pterigoides; **Ec**: ectopterigoides; **Pr**: premaxilar; **Pi**: proceso incisivo; **L**: lacrimal; **Pof**: posfrontal; **Pl**: postorbital; **Psp**: proceso supratemporal del parietal; **V**: vómer; barra = 1 mm)

el proótico. El cuadrado presenta una región cóncava dispuesta casi verticalmente que está limitada por las crestas posterior y timpánica, y una región dorsal curvada en dirección posterior que presenta el cóndilo dorsal; dorsalmente presenta la escotadura cuadrática donde articula el escamoso; posteriormente contacta con el proceso supraoccipital del otoccipital a través del cartílago intercalar; por su porción medial e inferior articula con el pterigoides y en el extremo inferior presenta el cóndilo mandibular para el articular.

Diferencias craneales con *Trachylepis maculilabris* (figura 2). En esta especie el cráneo presenta una longitud de 16 mm. Cada premaxila, con 4 dientes en la región alveolar, no exhibe ventralmente el proceso posterior superpuesto al maxilar y el proceso incisivo es vertical y perpendicular a la línea media.

El maxilar presenta 24 dientes. En el frontal, el proceso descendente es corto, romo y está cubierto dorsalmente por el proceso palatino del prefrontal. El lacrimal es alargado y delgado. El postorbital es alargado y delgado. El parietal presenta el proceso supratemporal aguzado. El vómer es par y el pterigoides presenta dos dientes. En el ectopterigoides, el proceso ventral es subrectangular, con el borde medial agudo y cubre casi todo el proceso transversal; el proceso dorsal, más corto que el ventral, presenta el borde posterior recto y cubre dorsalmente el proceso transversal.

La columna vertebral en *Mabuya* sp. La especie *Mabuya* sp. exhibe 29 vértebras presacras, 8 vértebras cervicales, 21 dorsales, 2 vértebras sacras y aproximadamente 60 vértebras caudales. El atlas presenta una hipapófisis comprimida, corta y aguzada. Los

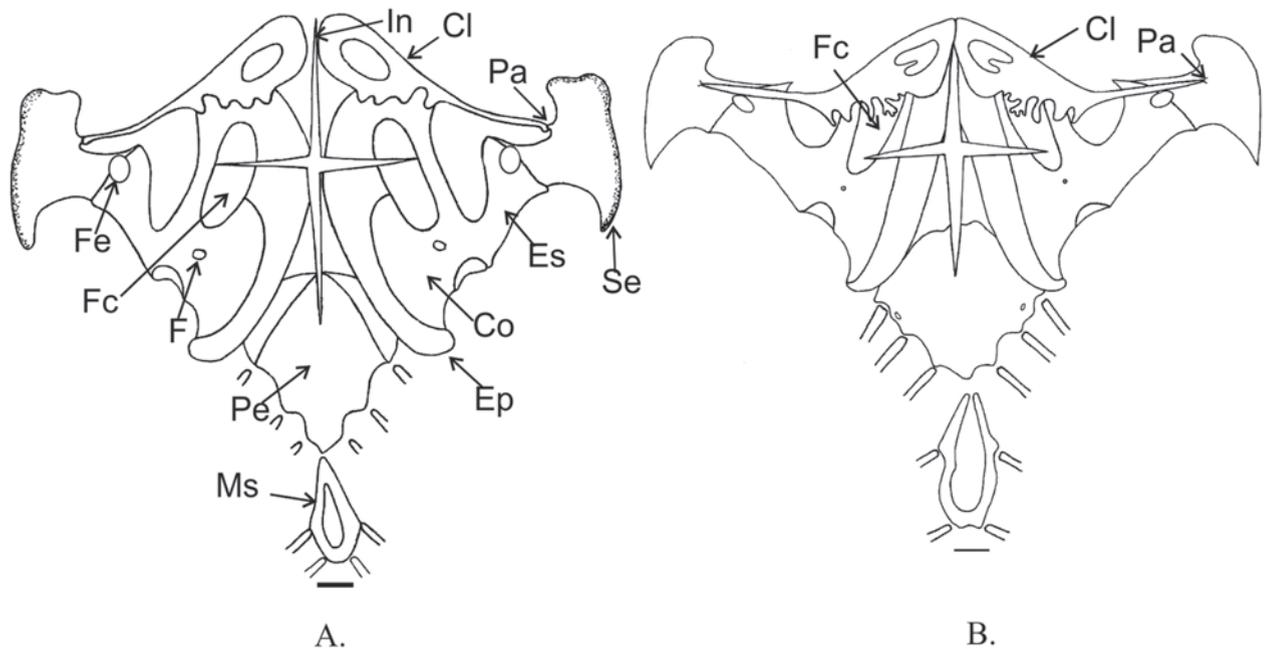


Figura 3. Complejo cintura escapular-esternón. **A.** *Mabuya* sp. **B.** *Trachylepis maculilabris* (**Cl**: clavicula; **Co**: coracoides; **In**: interclavícula; **Ep**: epicoracoides; **Es**: escápula; **F**: foramen coracoideano; **Fe**: fenestra escapular; **Fc**: fenestra coracoideana; **Ms**: mesoesternón; **Pa**: proceso acromial; **Pe**: preesternón; **Se**: supraescápula; barra = 1 mm)

intercentros se presentan en la región cervical hasta la cuarta vértebra y corresponden a la categoría B de Hoffstetter y Gasc (1969), ya que se fusionan con la región posterior del centro vertebral anterior. Las tres primeras vértebras cervicales no poseen costillas; las tres siguientes (4-6) presentan costillas cortas y con el extremo bifurcado; y las dos últimas vértebras cervicales (7-8) presentan costillas largas, delgadas y aguzadas. En el tórax, las vértebras 9, 10, y 11 presentan costillas articuladas al preesternón, y las vértebras 12 y 13 costillas articuladas al mesoesternón; solo se observa una costilla inscripcional. Las vértebras sacras presentan los centros vertebrales y los arcos neurales fusionados; las pleuroapófisis están fusionadas distalmente y presentan el foramen sacral. Las vértebras caudales presentan procesos transversos y chevrones hasta la vértebra número 24; después las vértebras disminuyen notablemente en tamaño, se hacen muy pequeñas y pierden estas estructuras. Las vértebras caudales 1 y 2 son las vértebras

pigales. La línea de autotomía caudal aparecen en la vértebra número 7 y el septo autotómico es anterior al proceso transverso.

Diferencias con *T. maculilabris* en la columna vertebral. Esta especie presenta 26 vértebras presacras. Los intercentros están presentes hasta la quinta vértebra cervical. Las vértebras sacras no presentan los arcos neurales fusionados; las caudales pierden los procesos transversos y chevrones después de la vértebra número 13.

Esqueleto apendicular. Complejo cintura escapular-esternón en *Mabuya* sp. (figura 3A): el coracoides presenta dos procesos: el mesocoracoides anterior, largo y delgado, y el metacoracoides, posterior y ancho; los dos procesos rodean la fenestra coracoideana; el foramen supracoracoideo se encuentra en la región media entre la base de los dos procesos. Unido al coracoides se observa el epicoracoides, que es laminar y angosto, se orienta longitudinalmente rodeando el borde

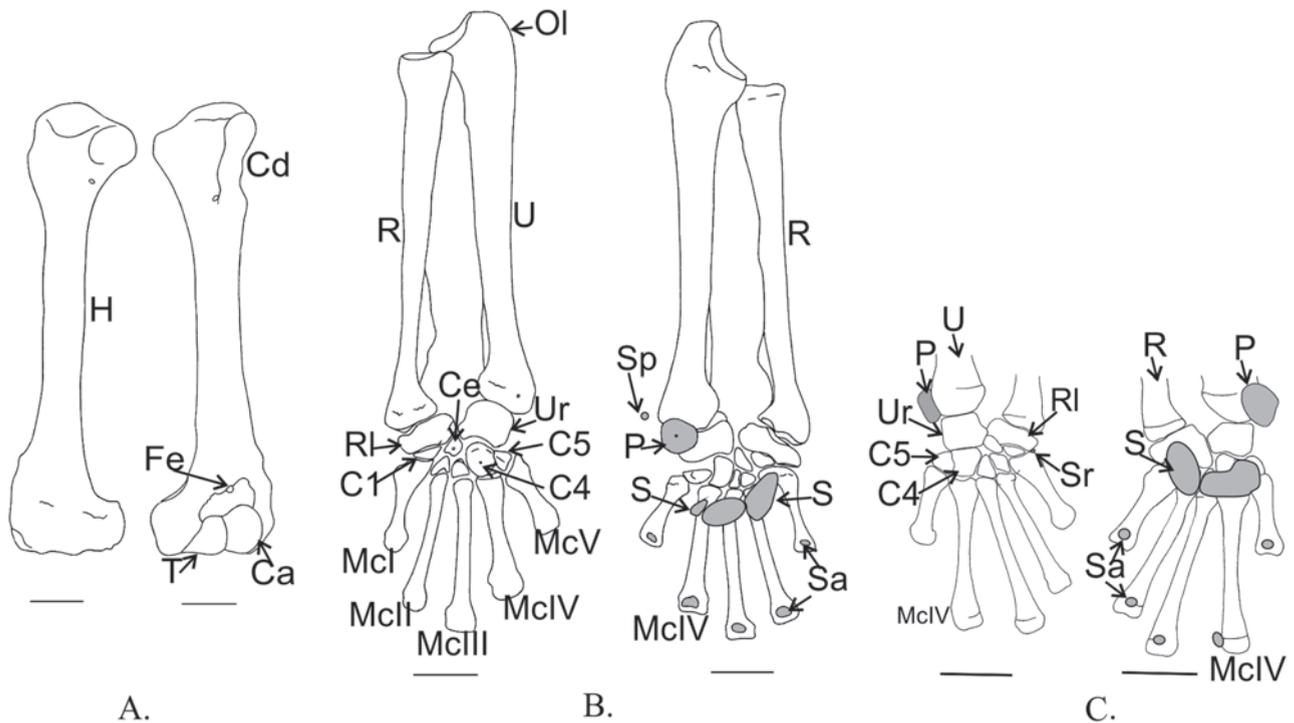


Figura 4. Extremidad anterior. **A.** Vistas dorsal y ventral del propodio en *Mabuya* sp. **B.** Vistas dorsal y ventral del epipodio y autopodio en *Mabuya* sp. **C.** Vistas dorsal y ventral del autopodio en *Trachylepis maculilabris* (C1: carpal 1; C4: carpal 4; C5: carpal 5; Ca: capítulo; Cd: cresta deltopectoral; Ce: central; Fp: foramen epicondilar; H: húmero; Mc I-McV: metacarpales I al V; Ol: olecranon; P: pisiforme; R: radio; RI: radial; S: sesamoides palmares; sa: sesamoides metacarpofalangeales ventrales; sr: sesamoide dorsal a la articulación entre el radial y el metacarpo I; Sp: sesamoide anterior al pisiforme; T: troclea; U: ulna; Ur: ulnar; barra = 1 mm)

medial del coracoides y cierra por delante la fenestra coracoideana; cada epicoracoides se encuentra en la línea medioventral con su opuesto y posteriormente diverge y se superpone al esternón. Lateralmente, el coracoides está fusionado a la escápula, que es rectangular; presenta la fenestra escapular en la región lateral y la supraescápula la cierra anteriormente. La supraescápula es angosta en su contacto con la escápula y se ensancha dorsalmente; sobre el borde anterior y hacia la región ventral presenta el proceso acromial que es corto, de extremo redondeado y articula con la clavícula. La clavícula se extiende desde la línea media ventral hacia la supraescápula; es alargada, con el extremo medial ensanchado y con una fenestra; lateralmente se adelgaza y articula con el proceso acromial. La interclavícula tiene forma

de cruz; el proceso anterior se extiende hasta las clavículas; el proceso posterior se dirige al preesternón y los procesos laterales se apoyan sobre los coracoides. El preesternón es una placa romboidal que articula con tres pares de costillas. El mesoesternón, presenta una fenestra y articula con dos pares de costillas.

Diferencias con *T. maculilabris* en el complejo cintura escapular-esternón (figura 3B). Las diferencias respecto a *Mabuya* sp. se observan en el proceso acromial, clavícula, y la interclavícula. En *T. maculilabris*, la clavícula articula sobre la supraescápula, ya que el proceso acromial se encuentra sobre la superficie anterior y ventral de este elemento. Los procesos laterales de la interclavícula se extienden entre el borde medial y la región media de la fenestra

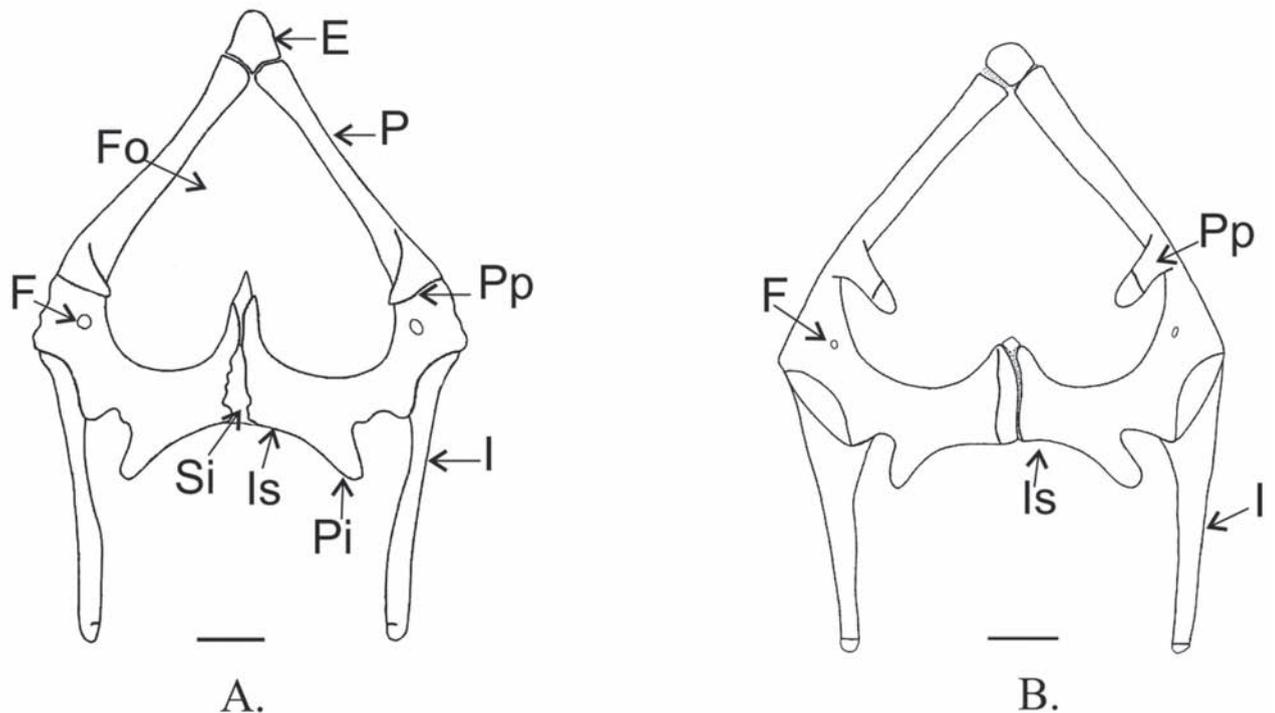


Figura 5. Cintura pélvica. **A.** *Mabuya* sp. **B.** *Trachylepis maculilabris* (E: epipubis; F: foramen obturador; Fo: fenestra obturadora; I: ilion; Is: isquion; P: pubis; Pi: proceso isquiático; Pp: proceso prepúbico; Si: sínfisis isquiática; barra = 1 mm)

coracoideas, mientras que en *Mabuya* sp. llegan hasta el borde lateral de la fenestra.

Extremidad anterior en *Mabuya* sp. (figura 4 A, B). El húmero presenta una torsión de 45 a 50° aproximadamente. El extremo proximal se expande transversalmente y lleva un cóndilo ubicado en posición central; posterior a este se encuentra la tuberosidad antero-externa, la cual es baja; la cresta deltopectoral está poco desarrollada y se extiende ventralmente. El extremo distal del húmero está menos expandido; la epífisis ventralmente presenta dos regiones articulares: el capítulo y la tróclea; por encima de la epífisis se encuentra el foramen epicondilar. El radio y la ulna están en contacto proximalmente. El radio posee en la diáfisis una cresta longitudinal ubicada distal y medialmente; la epífisis distal exhibe dos concavidades para la articulación con el radial. La ulna presenta la

diáfisis deprimida con el extremo proximal formando el olecranon. El carpo presenta el radial, el ulnar, el central y los carpales 1-5. Se observan varios sesamoides: el pisiforme, tres sesamoides palmares, dos grandes y uno pequeño, y un sesamoide ubicado anterior al pisiforme. El metapodio está conformado por cinco metacarpales; el metacarpal III es el más largo de la serie que decrece en la secuencia: II, IV, I, V. Sobre las epífisis distales de los metacarpales están los sesamoides metacarpo-falangeales ventrales. La fórmula falangeal es 2-3-4-5-3. La penúltima falange de cada dedo presenta el sesamoide falangeal distal. La falange terminal es aguzada.

Diferencias con *T. maculilabris* en la extremidad anterior (figura 4C). El húmero presenta una torsión de aproximadamente 30°. El radio no presenta ninguna cresta en

la diáfisis. Exhibe el sesamoide dorsal a la articulación entre el radial y el metacarpal I, y sólo dos sesamoides palmares. Los metacarpales decrecen en secuencia III, IV, II, I y V, a diferencia de *Mabuya* sp. el metacarpal II es más corto que el IV.

Cintura pélvica en *Mabuya* sp. (figura 5A). El pubis presenta el foramen obturador; sobre el margen lateral y posterior presenta el proceso prepúbico. Por el extremo anterior, el pubis articula con el epipubis, un elemento romboidal y pequeño, que se ubica entre cada pubis. El isquion, se une con su opuesto en la línea media ventral formando la sínfisis isquiática; presenta el proceso isquiático como que se extiende posteriormente. La fenestra obturadora es grande y cordiforme. El ilion se orienta en un ángulo de 45° y articula con el sacro dorsalmente.

Diferencias con la cintura pélvica de *T. maculilabris* (figura 5B). Las dos especies son similares en las características de los elementos de la cintura pélvica. La única diferencia se observó a nivel del borde posterior del isquion, donde se encuentra un proceso corto y agudo antes del proceso isquiático.

La extremidad posterior en *Mabuya* sp. (figura 6 A, B). El fémur presenta proximalmente el trocánter interno, y entre éste y el cóndilo se encuentra la fosa intertrocántérica; en el extremo distal, en posición ventral se encuentra la fosa poplítea. La tibia presenta la cresta cnemial desarrollada; en su extremo distal presenta una cresta dorsal que se extiende desde la epífisis distal hasta la región media de la diáfisis. La fibula lleva una cresta que se extiende longitudinalmente en el extremo distal y medial. Se observan varios sesamoides: uno sobre el trocánter; la patela tibial, ubicada sobre la cara dorsal del cóndilo distal del fémur; la parafíbula en la articulación fémur-fibula; tres lúnulas en la articulación tibiofemoral, la lúnula tibial en posición postaxial, la lúnula

tibial preaxial dorsal y la lúnula tibial preaxial ventral; el sesamoide del ligamento postaxial (fabela), lateral a la fibula; finalmente el sesamoide ventral a la epífisis distal del fémur. El tarso está compuesto por un tarsal proximal y los tarsales distales 4 y 3. El tarso lleva varios sesamoides: el sesamoide tarsal dorsal, el sesamoide plantar, el sesamoide tarsal preaxial ventral. En el metapodio, el metatarsal III es el más largo y decrecen en una secuencia IV, II, I, y V; el metatarsal V es corto, con la forma típica de gancho que caracteriza a los Squamata. La epífisis distal de los metatarsales presenta el sesamoide metatarsalofalangeal ventral con excepción del metatarsal V. Entre las epífisis proximales de los metatarsales IV y V en posición dorsal se encuentra el sesamoide en el nicho preaxial del metatarsal V. Las falanges presentan los extremos ligeramente expandidos. La fórmula falangeal es 2-3-4-5-4. La falange terminal es aguzada. Todos los dedos presentan sobre la epífisis distal de la penúltima falange el sesamoide falangeal distal.

Diferencias con *T. maculilabris* en la extremidad posterior (figura 6C). La fibula no presenta la cresta en la región distal de la diáfisis. Presenta otros sesamoides además de los descritos en *Mabouya* sp.: el sesamoide tarsal postaxial y lateral, el sesamoide dorsal entre el tarsal distal 4 y el metatarsal IV, y el sesamoide dorsal al metatarsal V. En esta especie, los metatarsales IV y III son subiguales.

DISCUSIÓN

Las diferencias encontradas entre *Mabuya* sp. y *Trachylepis maculilabris* se evidencian a nivel de casi todo el esqueleto. Si bien estas diferencias no son drásticas, analizadas en el contexto de la historia evolutiva de los escíncidos y de las transformaciones del plan corporal en los Squamata, cobran una importancia relevante, la cual se discute a continuación.

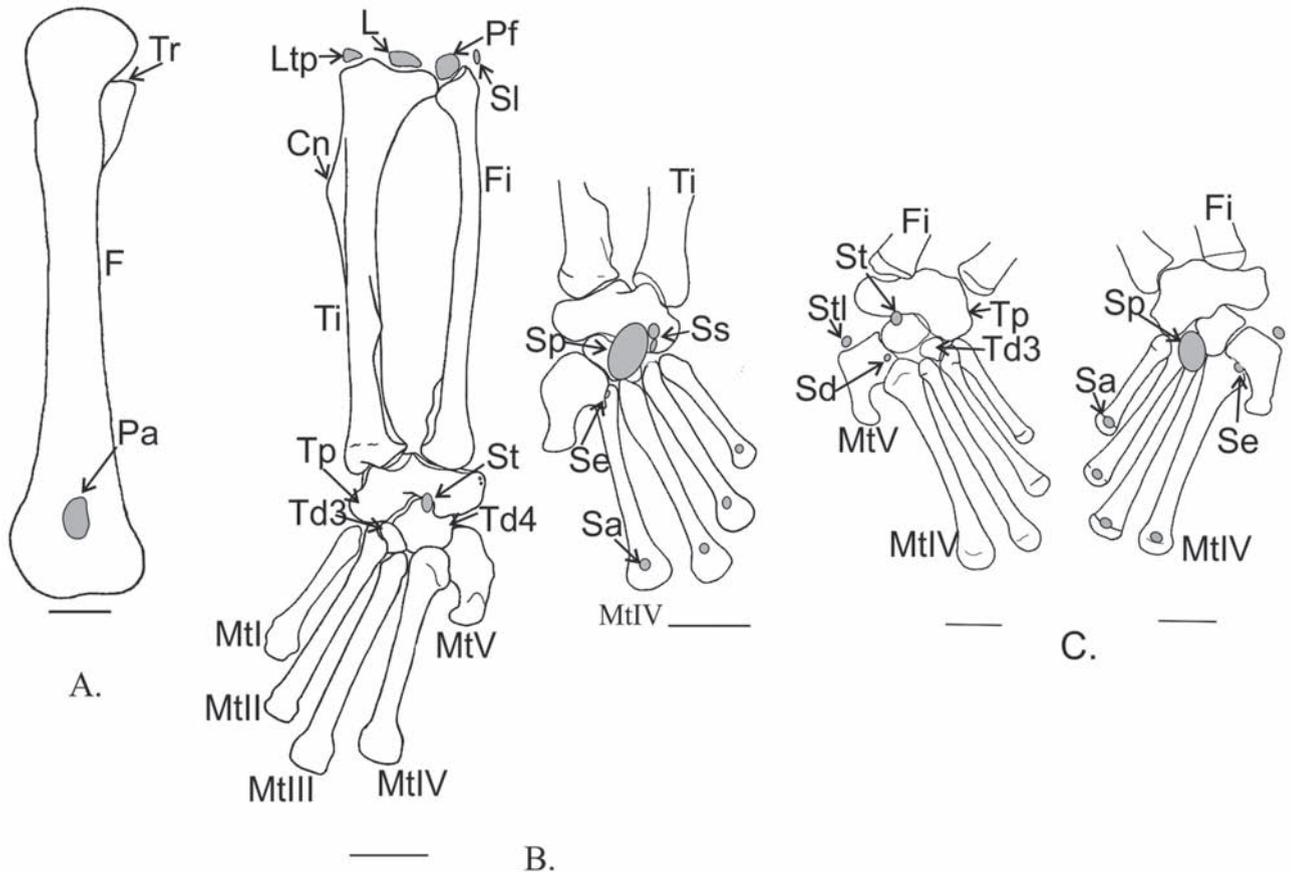


Figura 6. Extremidad posterior. **A.** Vista dorsal del propodio en *Mabuya* sp. **B.** Vistas dorsal y ventral del epipodio y autopodio en *Mabuya* sp. **C.** Vistas dorsal y ventral del autopodio en *Trachylepis maculilabris* (**Cn**: cresta cnemial; **F**: fémur; **Fi**: fibula; **L**: lúnula tibial; **Ltp**: lúnula tibial preaxial dorsal; **Pa**: patela tibial; **Pf**: parafíbula; **Mt I-V**: metatarsales I al V; **Sa**: sesamoideos metacarpofalangeales ventrales; **Sd**: sesamoide dorsal entre el tarsal distal 4 y el metatarsal IV; **Se**: sesamoide en el nicho preaxial del metatarsal V; **Sl**: sesamoideo del ligamento postaxial (fabela); **Sp**: sesamoideo plantar; **Ss**: sesamoide tarsal preaxial ventral; **St**: sesamoideo tarsal dorsal; **Stl**: sesamoide tarsal postaxial y lateral; **Tp**: tarsal proximal; **Td4**: tarsal distal 4; **Td3**: tarsal distal 3; **Ti**: tibia; **Tr**: trocánter interno; barra = 1 mm)

La especie *Mabuya* sp. se caracteriza por presentar un hocico largo con órbitas grandes, el arco supratemporal completo, la fenestra supratemporal superior pequeña, la fenestra posttemporal abierta, el hueso frontal impar y el ectopterigoides excluye por completo al pterigoides del borde lateral de la fenestra suborbital. Estas características osteológicas las comparte con *Trachylepis maculilabris* y son propias de los escíncidos de la subfamilia Lygosominae (Greer 1970). En *Mabuya* sp. y *T. maculilabris* el cráneo es característico de escíncidos (ligosominos) con un plan corporal

lacertiforme, sin reducciones en tamaño, o de elementos óseos (Greer 1970). Esto aparentemente se relaciona con el modo de vida terrestre a trepador de estas especies (Akani y Luiselli 2009, Caicedo-Portilla et al. 2010, Hoogmoed 1974). En los Squamata las especies con hábitos terrestres no exhiben rasgos que indiquen una deriva en el diseño craneal propia de lagartos serpentiformes; un plan corporal que ha evolucionado repetidas veces y es propio de escíncidos fosoriales; estas especies, por lo tanto, si exhiben grandes modificaciones craneales como se observa en los géneros fosoriales

africanos *Feylinia*, *Acontias* y *Typhlosaurus* (Greer 1970, Rieppel 1981, 1984).

Ambas especies, *Mabuya* sp. y *Trachylepis maculilabris*, antes consideradas como parte de un mismo género, comparten similitudes morfológicas que sólo pueden ser producto de una historia común. Sin embargo, *Mabuya* sp. presenta algunas diferencias con *T. maculilabris* y por lo tanto, exhibe varios caracteres que no comparte con las especies africanas y asiáticas. El postorbital es alargado y delgado en *E. carinata*, *T. capensis* y *T. maculilabris* (Rao y Ramaswami 1952, Skinner 1973) a diferencia de *Mabuya* sp. que exhibe un postorbital ensanchado hacia la región media. El parietal presenta el proceso supratemporal aguzado en *E. carinata*, *T. capensis* y *T. maculilabris* (Rao y Ramaswami 1952, Skinner 1973), diferente al de *Mabuya* sp. que es robusto y romo. El vómer es par en *E. carinata*, *T. capensis* y *T. maculilabris* (Rao y Ramaswami 1952, Skinner 1973), mientras que en *Mabuya* sp. es un hueso único. En *E. carinata*, *T. capensis* y *T. maculilabris* (Rao y Ramaswami 1952, Skinner 1973), el ectopterigoides presenta el proceso ventral con el extremo medial agudo y el proceso dorsal cubre todo el proceso transversal; en *Mabuya* sp. el proceso ventral presenta el extremo bifido y el proceso dorsal es angosto y lleva un proceso corto. El pterigoides presenta dos dientes en *E. carinata*, *T. capensis* y *T. maculilabris* (Rao y Ramaswami 1952, Skinner 1973), en *Mabuya* sp. los dientes pterigoideos están ausentes; esta constituye una característica diagnóstica para el clado americano (Mausfeld et al. 2002). Por lo tanto, estos caracteres, si son evaluados en otras especies americanas, comparativamente con un mayor número de especies distribuidas en África y Asia, podrían constituir caracteres diagnósticos y sinapomorfías para el clado *Mabuya*, como es el caso de los dientes pterigoideos ausentes (Mausfeld et al. 2002). Además, aportarían información morfológica adicional (ej., caracteres anatómicos) para

soportar un estatus taxonómico diferente al de sus congéneres africanos y asiáticos; ya que aunque la monofilia del clado americano ha sido mantenida en diferentes análisis moleculares (Carranza y Arnold 2003, Jesús et al. 2005, Mausfeld et al. 2002, Miralles y Carranza 2010, Whiting et al. 2006), la división de *Mabuya* en cuatro géneros, ha sido controversial y algunos autores consideran que se requieren más análisis dada la gran diversidad y distribución pantropical del antiguo género *Mabuya* (Jesús et al. 2005, Whiting et al. 2006).

Adicionalmente, algunos de estos caracteres craneales evidencian cambios durante el desarrollo; específicamente se observan en el patrón de osificación, que inicia en estados embrionarios y finaliza en estados postembrionarios (juveniles o adultos). En este sentido el vómer es un ejemplo de variaciones a nivel del desarrollo respecto a los congéneres africanos. En estados embrionarios este elemento es doble en *Mabuya* sp. y en estados postembrionarios los dos elementos se fusionan formando un único hueso, que caracteriza los adultos (Jerez 2007); mientras que en los congéneres africanos y asiáticos nunca se fusionan. Por lo tanto, más estudios sobre el desarrollo de estas especies incluyendo el patrón de osificación aportarían información útil a nivel sistemático, ya que pueden constituir sinapomorfías para ciertos clados, y a nivel genético evidencian cambios subyacentes en procesos como el desarrollo de las osificaciones.

Otras características a nivel del cráneo, sin embargo, relacionan a *Mabuya* sp. sólo con la especie *Trachylepis capensis*. Específicamente el premaxilar en *E. carinata* y *T. maculilabris* no exhibe ventralmente el proceso posterior de la premaxila y el proceso incisivo es vertical y perpendicular a la línea media (Rao y Ramaswami 1952); mientras que *T. capensis* (Skinner 1973) es similar a *Mabuya* sp. En el frontal, el proceso descendente de *T.*

maculilabris es corto y romo pero en *T. capensis* (Skinner 1973) presenta forma de V, similar al de *Mabuya* sp. Estas similitudes podrían deberse a la historia común de estas especies; el hecho de estar compartidas con *T. capensis*, una especie vivípara africana, resalta las afirmaciones de algunos autores que consideraban que en África las especies vivíparas podrían estar más relacionadas con el clado americano (Greer et al. 2000); sin embargo, según el análisis filogenético de Sindaco et al. (2012) no se sustenta la propuesta de estos autores, ya que *T. capensis* no hace parte del clado más relacionado con las especies americanas.

Otra de las características sobresaliente en los escíncidos es el alargamiento corporal, el cual genera en los lagartos una apariencia de serpiente. Esta es una característica que se encuentra determinada por el incremento en la longitud relativa del cuerpo, y que se debe a un aumento del número de vértebras en la región presacra de la columna (Gans 1975, Wiens y Slingluff 2001). En los Scleroglossa hay una tendencia hacia el aumento del número de vértebras en la región presacra; especies con extremidades bien desarrolladas presentan 26 vértebras, mientras que las especies con reducción y pérdida de extremidades presentan entre 40 a 120 vértebras (Hoffstetter y Gasc 1969). El alargamiento corporal es una transformación evidente en el clado americano, ya que presentan entre 29-31 vértebras presacras (Greer et al. 2000); por lo tanto esta especie no presenta transformaciones sobresalientes en el cráneo pero si en la columna. Esto coincide con la hipótesis de que el alargamiento corporal es uno de los cambios principales en la evolución de un plan corporal serpentiforme en escamados (Gans 1975, Wiens y Slingluff 2001). El alargamiento corporal en *Mabuya* sp. podría interpretarse como una manifestación incipiente de la tendencia de los escíncidos de evolucionar hacia planes corporales serpentiformes (Greer y Wadsworth 2003). *Mabuya* sp. exhibe 29 vértebras presacras, un número ligeramente mayor a 26, el cual ha

sido propuesto como condición ancestral para los escíncidos y que observamos en *T. maculilabris* y en las especies africanas y asiáticas (Greer et al. 2000). Esta característica del esqueleto de *Mabuya* sp. y de todo el clado americano (Greer et al. 2000), es compartida con especies vivíparas africanas como *Trachylepis buettneri*, *T. capensis* y *T. ivensii* que también presentan un incremento moderado en el número de vértebras presacras (Greer et al. 2000). Inclusive, *Trachylepis vittata* (Olivier 1804) (= "*Mabuya vittata*"), la especie más relacionada con el clado americano (Carranza y Arnold 2003, Miralles y Carranza 2010), es una especie vivípara y presenta alargamiento corporal con 27 vértebras presacras (Greer et al. 2000).

Por lo tanto, en la historia del gran grupo *Mabuya* (Greer 1979, Honda et al. 2000) subyacen dos tendencias evolutivas muy relacionadas, el alargamiento corporal y la viviparidad. En las mabuyas americanas el plan corporal evolucionó con una columna entre 28 a 31 vértebras (Greer et al. 2000), probablemente porque se mantuvieron sus condiciones ecológicas como el uso del hábitat ya que son terrestres y arborícolas (Caicedo et al. 2010, Pinto y Ávila-Pires 2004). Por lo tanto, en América no evolucionaron formas con cambios drásticos en el plan corporal asociados a variaciones en el modo de vida (ej., fosorialidad) propio de especies serpentiformes. Sin embargo, las formas americanas evolucionaron con un conjunto de características relacionadas a la viviparidad que son únicas dentro de los Squamata. En este sentido, Whiting et al. (2006) destacan el clado americano como un modelo para estudiar la evolución de la viviparidad, ya que las formas americanas están distribuidas en tierras bajas y contrasta con la hipótesis de que la viviparidad en los Squamata evolucionó asociada a los climas fríos.

En las extremidades de los Squamata, la reducción implica una disminución del tamaño de toda la extremidad y/o la pérdida de elementos

Tabla 1. Relación entre el número vértebras y la longitud relativa del cuerpo y de las extremidades en algunas especies de la familia Scincidae (*Greer y Wadsworth 2003; **Jerez 2007; # VP = número de vértebras presacras; LRE = Longitud relativa de las extremidades)

<i>Especie</i>	# VP	LRE
<i>Trachylepis maculilabris</i>	26	1,65
<i>Mabuya</i> sp.	29	3,50
<i>Hemiergis decresiensis</i> *	36	10,72
<i>Chalcides chalcides</i> **	50	15,89
<i>Feylinia grandisquamis</i> *	74	Sin extremidades
<i>Typhlosaurus cregoi</i> *	85	Sin extremidades

(Greer 1990,1991, Greer et al. 1998, Presch 1975, Stokely 1947). En las especies estudiadas las extremidades no presentan ausencia de elementos. Sin embargo, *Mabuya* sp. exhibe reducción del tamaño de las extremidades cuando se analiza en relación con la longitud hocico-cloaca (tabla 1). Esta condición, que probablemente se observa en todo el clado americano, se debe a una alometría positiva para el cuerpo y negativa en las extremidades como lo demostraron Pinto y Ávila-Pires (2004) para cinco especies de *Mabuya* distribuidas en Brasil de hábitats terrestres y arborícolas.

Las especies *Mabuya* sp. y *T. maculilabris* exhiben diferencias en el número de sesamoides. Estas especies comparten los sesamoides más frecuentes en Squamata (Jerez et al. 2009); entre estos se encuentran la lúnula tibial, el sesamoide palmar, el pisiforme, los sesamoides supraparticulares en las falanges de manos y pies, las lúnulas tibiofemorales preaxiales dorsal y ventral, la paráfíbula y el sesamoide plantar. Los sesamoides que difieren entre *Mabuya* sp. y *T. maculilabris* corresponden a sesamoides poco frecuentes en Squamata, cuya presencia es altamente variable entre especies (Jerez et al. 2009). En *Mabuya* sp. los sesamoides palmares varían de 1 a 3, mientras que *T. maculilabris* sólo exhibe 2, como en los

escíncidos *Chalcides chalcides* (Linnaeus 1758) y *Trachylepis aurata* (Linnaeus 1758) y también en los lacértidos *Acanthodactylus boskianus* (Daudin 1802; en Daudin y Sonnini 1802), *A. opheodoros* (Arnold 1980) y *Mesalina brevirostris* (Blanford 1874) (Jerez 2007, Mohammed 1989).

Un incremento moderado en el número de vértebras presacras y un patrón reproductivo vivíparo son características compartidas entre las especies africanas *Trachylepis capensis*, *T. ivensii* (Bocage 1879) y *T. vittata* (Olivier 1804) con el clado americano (Greer et al. 2000). *Mabuya* sp. exhibe un plan corporal con características de lagartos lacertiformes en el cráneo y transformaciones incipientes hacia un plan corporal serpentiforme representadas en un aumento del número de vértebras y la reducción en el tamaño de las extremidades. Estas características son extensivas a todo el clado, ya que 28-31 vertebras presacras es un carácter diagnóstico para las especies americanas (Mausfeld et al. 2002). El alargamiento corporal sería una ventaja relacionada con la viviparidad, ya que aumenta el volumen en el abdomen para mantener los embriones en crecimiento. Por lo tanto, en su evolución a partir de formas africanas, esta característica del plan corporal probablemente subyace a la evolución del conjunto de especializaciones relacionadas con la viviparidad en el género *Mabuya*. Este género forma parte de un linaje monofilético con una reciente diversificación y con una combinación de características morfológicas y reproductivas muy particulares. Resulta un modelo útil para abordar la problemática del grupo, ya que si bien no presenta cambios estructurales sustanciales como otros escíncidos, que reflejen relaciones con hábitos particulares, exhibe otras especializaciones que también pueden haber tenido su origen en particularidades del plan corporal.

AGRADECIMIENTOS

A Martha P. Ramírez-Pinilla por el préstamo de los ejemplares de *Mabuya* sp. de la Colección

Herpetológica (Universidad Industrial de Santander). A Marissa Fabrezi, por sus observaciones y el préstamo de los ejemplares de la colección privada del Dr Laurent. Al Museo de Ciencias Naturales (UNSa, Salta, Argentina) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Conicet-Argentina). A Paola María Sánchez, Francisca Leal, Oscar Tarazona y Carlos A. Hernández por sus comentarios al trabajo. Agradezco a los dos evaluadores anónimos por sus valiosas sugerencias para mejorar este trabajo.

REFERENCIAS

- Akani GC, Luiselli LM. 2009. Aspects of community ecology of amphibians and reptiles at Bonny Island (Nigeria), an area of priority relevance for petrochemical industry. *African Journal of Ecology*, 48: 939-948.
- Arnold EN. 1980. The scientific results of the Oman flora and fauna survey 1977 (Dhofar). The reptiles and amphibians of Dhofar, Southern Arabia. *Journal of Oman Studies Special Report*, 1980 (2): 273-332.
- Avila-Pires TCS. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Journal Zoologische Verhandlungen*, 299 (1): 1-76.
- Bauer AM. 2003. On the identity of *Lacerta punctata* Linnaeus 1758, the type species of the genus *Euprepis* Wagler 1830, and the generic assignment of Afro-Malagasy skinks. *African Journal of Herpetology*, 52: 1-7.
- Blackburn DG. 1993. Chorioallantoic placentation in squamate reptiles: structure, function, development, and evolution. *Journal of Experimental Zoology*, 266: 414-430.
- Blackburn DG, Vitt LJ. 1992. Reproduction in viviparous South American lizards of the genus *Mabuya*. En: Hamlett WC, editor. *Reproductive biology of South American vertebrates: Aquatic and terrestrial*. New York: Springer-Verlag. p. 150-164.
- Blackburn DG, Vitt LJ, Beuchat A. 1984. Eutherian like reproductive specializations in a viviparous reptile. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81: 4860-4863.
- Blanford WT. 1874. Descriptions of new Reptilia and Amphibia from Persia and Baluchistan. *Annals and Magazin of Natural History*, (4) 14: 31-35.
- Bocage JVB. 1879. Reptiles et batraciens nouveaux d'Angola. *Jornal de ciencias mathematicas, physicas e naturaes/Academia Real das Ciencias de Lisboa*, 7: 97-99.
- Bonnaterre PJ. 1789. *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature: Erpétologie*. Paris (Francia): Chez Panckoucke. p. 71.
- Caicedo-Portilla JR. 2010. Osteología craneal de algunas especies del género *Mabuya* (Squamata: Scincidae) en Colombia. En: Asociación Colombiana de Zoología, editores. *III Congreso Colombiano de Zoología. Resúmenes del Congreso*. Medellín (Colombia): Asociación Colombiana de Zoología. p. 332.
- Caicedo-Portilla JR, Serrano-Cardozo VH, Ramírez-Pinilla MP. 2010. Diet, microhabitat use and daily activity patterns of an Andean population of *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *South American Journal of Herpetology*, 5 (1): 57-63.
- Carranza S, Arnold EN. 2003. Investigating the origin of transoceanic distributions: mtDNA shows *Mabuya* lizards (Reptilia, Scincidae) crossed the Atlantic twice. *Systematics and Biodiversity*, 1: 275-282.
- Daudin FM, Sonnini CS. 1802. *Histoire naturelle, générale et particulière, des reptiles; ouvrage faisant suite à l'Histoire naturelle générale et particulière*. Paris (Francia): Impr. de F. Dufart. Vol. 3.
- Fitzinger LJFJ. 1826. *Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften. Nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des K. K. zoologischen museum's zu Wien*. Viena (Austria): J.G. Hübner. p. 66.
- Fitzinger LJFJ. 1826. *Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften. Nebst einer verwandtschafts-tafel und einem verzeichnisse der reptilien-sammlung des K. K. zoologischen museum's zu Wien*. Viena (Austria): J.G. Hübner. p. 66.
- Fitzinger LJFJ. 1973. *Fitzinger's Systema reptilium. Fasciculus primus (1). Amblyglossae*. Athens (Ohio, U. S. A.): Society for the study of Amphibians and Reptiles. p. 106.
- Gans C. 1975. Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *American Zoologist*, 15: 455-467.
- Gómez D, Ramírez-Pinilla MP. 2004. Ovarian histology of the placentotrophic *Mabuya mabouya* (Squamata, Scincidae). *Journal of Morphology*, 259: 90-105.
- Gray JE. 1845. *Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum*. London: The Trustees of the British Museum (Natural History). p. 289.
- Greer AE. 1970. A subfamilial classification of Scincid lizards. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 139: 151-184.
- Greer AE. 1990. Limb reduction in the scincid lizard genus *Lerista*. 2. Variation in the bone complements of the front and rear limbs and the number of postsacral vertebrae. *Journal of Herpetology*, 24: 142-150.
- Greer AE. 1991. Limb reduction in Squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology*, 25: 166-173.
- Greer AE. 1979. A phylogenetic subdivision of Australian skinks. *Records of the Australian Museum*, 32: 339-371.
- Greer AE, Arnold C, Arnold EN. 2000. The systematic significance of the number of presacral vertebrae in the scincid lizard genus *Mabuya*. *Amphibia-Reptilia*, 21: 121-126.
- Greer AE, Wadsworth L. 2003. Body shape in skinks: the relationship between relative snout-vent length. *Journal of Herpetology*, 37: 554-559.
- Hedges SB, Conn CE. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa*, 3288: 1-244.

- Hoffstetter R, Gasc JP. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. En: Gans C, Bellairs A d'A, Parsons TS, editores. *Biology of the Reptilia*, Vol 1. Morphology A. London: Academic Press. p. 201-310.
- Honda M, Ota H, Kobayashi M, Nabhitabhata J, Yong H, y Hikida T. 2000. Phylogenetic relationships, character evolution, and biogeography of the subfamily Lygosominae (Reptilia: Scincidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 452-461
- Hoogmoed. MS.1974. Ghanese lizards of the genus *Mabuya* (Scincidae, Sauria, Reptilia). *Zoologische Verhandelingen*, 138: 3-62
- Jerez A, Ramírez-Pinilla MP. 2001. The allantoplacenta of *Mabuya mabouya* (Sauria, Scincidae). *Journal of Morphology*, 249: 132-146.
- Jerez A, Ramírez-Pinilla MP. 2003. Morphogenesis of extraembryonic membranes and placentation in *Mabuya mabouya* (Squamata; Scincidae). *Journal of Morphology*, 258: 158-178.
- Jerez A. 2007. Desarrollo del plan corporal en *Mabuya mabouya*. Tucumán (Argentina): Facultad de Ciencias. Naturales e Instituto Miguel Lillo. Universidad Nacional de Tucumán. p. 173.
- Jerez A, Mangione S, Abdala V. 2009. Occurrence and distribution of sesamoid bones in squamates: a comparative approach. *Acta Zoologica*, 91 (3): 295-305.
- Jesus J, Brehm A, Harris DJ. 2005. Relationships of scincid lizards (*Mabuya* spp.) from the islands of the Gulf of Guinea based on mtDNA sequence data. *Amphibia-Reptilia*, 26, 467-473.
- Krause L.1989. Morfologia e aspectos funcionais do esqueleto apendicular de macroteiídeos (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Boletim do Instituto de Biociencias*, 47: 9-113.
- Leal F, Ramírez-Pinilla MP. 2008. Morphological variation in the allantoplacenta within the genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *The Anatomical Record*, 291: 1124-1139.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, Editio decima reformatata*. Lipsiae (Leipzig): impensis G. E. Beer. Volume 1, p. 824.
- Mausfeld P, Schmitz A, Böhme W, Misof B, Vrcibradic D, Duarte-Rocha CF. 2002. Phylogenetic affinities of *Mabuya atlantica* Schmidt, 1945, endemic to the Atlantic Ocean archipelago of Fernando de Noronha (Brazil): necessity of partitioning the genus *Mabuya* Fitzinger, 1826 (Scincidae: Lygosominae). *Zoologischer Anzeiger*, 241: 281-293.
- Miralles A. 2005. The identity of *Lacertus mabouya* Lacepède, 1788, with description of a neotype: an approach toward the taxonomy of new world *Mabuya*. *Herpetologica*, 61 (1): 46-53
- Miralles A, Carranza S. 2010. Systematics and biogeography of the Neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54 (2010): 857-869.
- Miralles A, Rivas-Fuenmayor G, Bonillo C, Schargel WE, Barros T, García-Perez JE, Barrio-Amorós CL. 2009. Molecular systematics of Caribbean skinks of the genus *Mabuya* (Reptilia, Scincidae), with descriptions of two new species from Venezuela. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156: 598-616.
- Mohammed MBH. 1989. Carpus and tarsus patterns in some Arabian lizards (Reptilia: Agamidae, Lacertidae, Scincidae). *Folia Morphologica*, 27: 201-207.
- Oelrich TM. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publications (University of Michigan Museum of Zoology)*, 94: 1-112.
- Olivier GA. 1804. *Voyage dans l'Empire Othoman, l'Égypte et la Perse: fait par ordre du Gouvernement, pendant les six premières années de la République*. Paris (Francia): chez H. Agasse. Vol. 2, p. 58.
- Pinto GS, Ávila-Pires TCS. 2004. Crescimento alométrico, morfologia, e uso do habitat em cinco espécies de *Mabuya* (Reptilia, Scincidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21 (2): 161-168.
- Pinto-Sánchez NR, Calderón-Espinosa ML, Miralles A, Ramírez-Pinilla MP. 2010. Revelando la diversidad críptica: filogenia molecular en lagartijas del género *Mabuya*. Colombia. En: Asociación Colombiana de Zoología, editores. III Congreso Colombiano de Zoología. Resúmenes del Congreso. Medellín (Colombia): Asociación Colombiana de Zoología. p. 332.
- Presch W. 1975. The evolution of limb reduction in the teiid lizard genus *Bachia*. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 74: 113-121.
- Ramírez-Pinilla MP. 2006. Placental transfer of nutrients during gestation in Andean population of the highly matrotrophic lizard genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Herpetological Monographs*, 20 (2006): 194-204.
- Ramírez-Pinilla MP, Serrano VH, Galeano JC. 2002. Annual reproductive activity of *Mabuya mabouya*. (Squamata, Scincidae). *Journal of Herpetology*, 36: 667-677.
- Renous-Lécuru S. 1973. Morphologie comparée du carpe chez les Lepidosauriens actuels (Rhynchocéphales, Lacertiliens, Amphisbaéniens). *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 119: 727-766.
- Rao MKM, Ramaswami LS. 1952. The fully formed chondrocranium of *Mabuya* with an account of the adult osteocranium. *Acta Zoologica*, 33: 209-275.
- Rieppel O. 1981. The skull and the jaw adductor musculature in some burrowing scincomorph lizards of the genera *Acontias*, *Typhlosaurus* and *Feylinia*. *Journal of Zoology*, 195: 493-528.
- Rieppel O. 1984. Miniaturization of the lizard skull: its functional and evolutionary implications. *En: Ferguson*

- MWJ, editor. *The structure, development and evolution of reptiles*. London: *Academic Press*. p. 503-520.
- Sanchez HM, Castaño OV, Cárdenas AG. 1995. Diversidad de los reptiles en Colombia. En: Rangel-CH JO, editor. Colombia diversidad biótica I. Bogotá (Colombia): Universidad Nacional de Colombia. p. 327-374.
- Sindaco R, Metallinou M, Pupin F, Fasola M, Carranza S. 2012. Forgotten in the ocean: systematics, biogeography and evolution of the *Trachylepis* skinks of the Socotra Archipelago. *Zoologica Scripta*, 41 (4): 346-362.
- Skinner MM. 1973. Ontogeny and adult morphology of the skull of the South African skink *Mabuya capensis* (Gray). *Annals of the University of Stellenbosch*, 48: 1-116.
- Stokely PS. 1947. Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of lizards. **American Midland Naturalist**, 38: 725-754.
- Uetz P, Goll J, Hallerman J. 2012. The reptile database [Internet]. Fecha de acceso: 28 de febrero de 2012. Disponible en: <<http://www.reptile-database.org>>.
- Vrcibradic D, Duarte-Rocha CF. 1996. Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 30: 60-67.
- Vrcibradic D, Duarte-Rocha CF. 1998. Reproductive cycle and life-history traits of the viviparous skink *Mabuya frenata* in southeastern Brazil. *Copeia*, 1998: 612-619.
- Wassersug RJ. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technology*, 51: 131-134.
- Whiting AS, Sites JW Jr, Pellegrino KCM, Rodrigues MT. 2006. Comparing alignment methods for inferring the history of the new world lizard genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 719-730.
- Wiens JJ, Slingluff JL. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguillid lizards. *Evolution*, 55: 2303-2318.