



**Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche**

**Ventajas de la viviparidad: Adaptaciones  
fisiológicas y sociales de los lagartos más  
australes del mundo, *Liolaemus sarmientoi* y  
*Liolaemus magellanicus*, al clima frío**



**Trabajo de Tesis para optar al Título de  
Doctora en Biología**

**Autora: Lic. Jimena B. Fernández  
Directora: Dra. Nora R. Ibargüengoytía  
Co-Director: Dr. Barry R. Sinervo**

**2016**

---

---

## RESUMEN

Los ambientes templados-fríos presentan restricciones térmicas que influyen en la ecología, fisiología y el comportamiento de los ectotermos. No obstante, la relación entre la historia de vida y el ambiente está también condicionada por factores genéticos que evolucionaron por haber estado sometidos a condiciones ambientales diferentes en el pasado. Actualmente han predominado dos hipótesis para explicar la evolución de la viviparidad en reptiles, la primera propone que la viviparidad ha evolucionado en respuesta a la ocupación de climas fríos dada la posibilidad de las hembras preñadas, mediante la termorregulación, de mantener temperaturas mayores que la que los embriones podrían experimentar en el nido. La segunda hipótesis, sugiere que la ventaja de la viviparidad se basa en la posibilidad de mantener temperaturas estables durante el desarrollo, ya que afecta positivamente la aptitud de los recién nacidos. Actualmente se presenta una nueva hipótesis que se basa en un fenómeno de selección sexual frecuencia-dependiente entre morfotipos de coloración y comportamiento. Estos morfotipos limitan el intercambio de genes y promueven la especiación, ya que se encuentran codificados por un gen de tipo Mendeliano que determina el morfotipo de color e interviene en mecanismos de control de diversos fenómenos comportamentales, fisiológicos y estrategias reproductivas alternativas. El polimorfismo de coloración se ha asociado generalmente a comportamientos diferenciales, más marcados en machos maduros. Los machos dominantes generalmente tienen mayor velocidad y resistencia física y cabezas y cuerpos más grandes que los machos sumisos, por lo que los dominantes serían capaces de adquirir y defender grandes territorios y tener un mayor éxito reproductivo.

Las lagartijas que viven en ambientes sujetos a cambios extremos presentan características particulares que les permiten reproducirse exitosamente. Así, las lagartijas Patagónicas están activas en un periodo restringido a la primavera y el verano en el cual llevan a cabo la vitelogénesis, la preñez y los nacimientos, y los machos presentan ciclos reproductivos adaptados a la corta temporada reproductiva de las hembras. En esta tesis, se espera avanzar en el conocimiento de las adaptaciones fisiológicas y comportamentales al clima frío relacionadas con la reproducción de las dos especies de lagartijas más australes del mundo, las especies vivíparas y simpátricas *Liolaemus sarmientoi* y *Liolaemus magellanicus*. Además en machos de *L. sarmientoi* se analiza la existencia de morfotipos de coloración asociados con un comportamiento diferencial, y en hembras la influencia de dos tratamientos de temperatura durante la preñez en las fechas de puesta y también en el peso, morfometría corporal y velocidad de carrera de los recién nacidos. Los resultados se discuten en relación a las hipótesis de la viviparidad en reptiles.

Las hembras de las dos especies comienzan la vitelogénesis a fines de primavera, la cual probablemente se detiene o continúa a tasas muy bajas durante la brumación, y concluye en la primavera siguiente. La preñez comienza en la primavera y los nacimientos se producen durante un mes a mediados del verano. Las hembras que dan a luz temprano en la temporada de actividad pueden iniciar un nuevo ciclo vitelogénico antes del otoño y llevar a cabo un ciclo reproductivo anual. Sin embargo, las hembras que dan a luz tarde retrasan el comienzo de un nuevo ciclo vitelogénico hasta la siguiente primavera, llevando a cabo un ciclo reproductivo bianual. Los machos llevan a cabo una reproducción continua, mostrando la presencia de esperma durante toda la temporada de actividad, aumentando las posibilidades de aparearse a comienzos de primavera y favoreciendo los nacimientos a principios del verano. El potencial de las

hembras de ajustar su frecuencia reproductiva anual-bianual, de acuerdo a las restricciones impuestas por las condiciones ambientales, y de los machos de realizar un ciclo reproductivo continuo confieren una ventaja adaptativa para lidiar con las adversidades del clima frío que habitan.

En cuanto a los experimentos de laboratorio, las hembras preñadas de *L. sarmientoi*, que experimentaron desde un estadio medio de desarrollo embrionario la posibilidad de termorregular libremente, parieron antes y crías en buenas condiciones de salud, de mayor tamaño y peso corporal y que mostraron una mayor aptitud para la carrera que las crías de las hembras que experimentaron durante la preñez una temperatura similar a la que experimentaría un huevo en un nido. A su vez, la variabilidad de la distribución de las temperaturas preferidas fue mayor en las hembras no preñadas que en las preñadas. Las hembras preñadas buscan mantener la temperatura preferida en un rango estrecho de temperaturas, apoyando la hipótesis del clima frío dado que las crías de hembras expuestas a temperaturas bajas no se desarrollaron adecuadamente como para nacer con tiempo para alimentarse antes de la brumación, y a su vez presentaron baja aptitud para la carrera. Además las hembras preñadas fueron capaces de termorregular a temperaturas mayores que las del ambiente, alcanzando una eficiencia térmica típica de un termorregulador moderado. Del mismo modo, la hipótesis de la manipulación térmica materna es apoyada fuertemente, ya que las hembras preñadas mostraron menor variabilidad en la temperatura preferida que las hembras no preñadas y sus crías mostraron mayor aptitud que las que se desarrollaron a temperaturas menores.

En cuanto a la hipótesis de polimorfismo de coloración y comportamiento, en machos de *Liolaemus sarmientoi* se observan los morfotipos rojo puro (RR), rojo-amarillo (RA) y amarillo puro (AA). El largo entre rodillas y el alto de la cabeza de RR resultó mayor que el de AA y el alto de la cabeza de RA mayor que el de AA. De los despliegues comportamentales registrados de los enfrentamientos entre machos, la variable "Rasqueteo" fue mayor en el morfotipo AA y la variable "Lagartijeo" mayor en RR que en RA; también el RR presentó mayor temperatura corporal al finalizar el enfrentamiento que el AA. Por lo que el morfotipo RR presenta características de dominante al enfrentarse a un RA o AA, el cual exhibe comportamiento de sumisión en los enfrentamientos. Estas especies, al vivir en amplios roquedales distribuidos a lo largo de la estepa arbustiva, presentan despliegues comportamentales mucho menores y más sutiles a los observados en otras especies de climas templados o tropicales en los cuales el tamaño poblacional y la lucha territorial es mucho mayor. Aunque es necesario un mayor tamaño de muestra para concluir acerca de las diferencias entre los distintos morfotipos de *L. sarmientoi*, éstos pueden influir en la posibilidad de aparearse con las hembras y de esta forma tener un efecto directo en la descendencia, por lo que el comportamiento y la selección sexual pueden haber influido en la evolución de la viviparidad.

Finalmente las dos hipótesis térmicas sobre el origen de la viviparidad se pueden confirmar en relación a estos lagartos de clima frío y además se complementan. Las hembras preñadas pueden termorregular para mantener temperaturas mayores que las que tendría un huevo de un ovíparo en un nido, y eligen temperaturas estables en un rango estrecho de temperaturas que benefician el desarrollo y la adecuación biológica de las crías. A su vez, los comportamientos y los enfrentamientos entre machos previos a la cópula pueden limitar el intercambio de genes y haber influido a nivel hormonal en la retención del huevo en útero y la evolución de la viviparidad.

## ABSTRACT

Cold-temperate environments have thermal constraints affecting the ecology, physiology and behavior of ectotherms. However, the relationship between life history and the environment is also influenced by genetic factors that evolved by being subjected to different environmental conditions in the past. Currently two hypotheses have prevailed to explain the evolution of viviparity in reptiles, the first proposed that viviparity has evolved in response to the occupation of cold climates because the possibility of pregnant females, by thermoregulation, to maintain higher temperatures than embryos could experience in a nest. The second hypothesis suggests that the advantage of viviparity is based on the possibility of females to maintain stable body temperatures during development, positively affecting fitness of offspring. Currently a new hypothesis is presented, which is based on a phenomenon of frequency-dependent sexual selection between morphotypes of color and behavior. These morphotypes limit the exchange of genes and promote speciation, since they are encoded by a Mendelian gene that determines the color morphotype and also control mechanisms involved in various behavioral and physiological phenomena and alternative reproductive strategies. Color polymorphism is generally associated with differential behaviors, more visible in mature males. Dominant males generally have greater speed and endurance and larger heads and bodies than submissive males, so dominant males would be able to acquire and defend large territories and have greater reproductive success.

Lizards living in environments subject to extreme changes have specific characteristics that allow them to successfully reproduce. Thus, Patagonian lizards are active for a period restricted to spring and summer when vitellogenesis, pregnancy and birth take place, and males exhibit reproductive cycles adapted to the short breeding season of females. In this thesis, it is expected to advance on the knowledge of the physiological and behavioral adaptations to cold climate related to reproduction of the southernmost species of lizards, the viviparous and sympatric species *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. Furthermore, in *L. sarmientoi* males is analyzed the existence of color morphotypes associated with different behaviors, and in females the influence of two temperature treatments during pregnancy in parturition dates and also in weight, body morphometry and locomotor performance of newborns. Results are discussed in relation to the viviparity hypotheses in reptiles.

Females of both species start vitellogenesis in late spring, probably arrested or continued at very low rates during brumation resumed in the spring of the next year. Pregnancy begins in spring and births occur during a month in mid-summer. Females that give birth earlier in the season can start a new vitellogenic cycle before autumn and perform an annual reproductive cycle. However, females which give birth later in the season delay the start of a new vitellogenic cycle until the following spring, performing a biannual reproductive cycle. Males perform a continuous reproduction, showing the presence of sperm during the entire activity season, increasing the chances to mate in early spring and encouraging births early in summer. The potential of females to adjust their annual-biennial frequency of reproduction according to the constraints imposed by environmental conditions, and males being able to perform a continuous reproductive cycle, confers an adaptive advantage to deal with the adversities of the cold climate that they inhabit.

Regarding laboratory experiments, pregnant females of *L. sarmientoi*, that experienced from a middle stage of embryonic development the possibility to thermoregulate freely, gave birth before and healthy newborns with larger body and weight who showed greater locomotor performance than offspring of females who



experienced during pregnancy a similar temperature that an egg would experience in a nest. Moreover, the variability in the distribution of preferred temperatures was higher in non-pregnant than in pregnant females. Pregnant females seek to maintain the preferred temperature within a narrow range of temperatures, supporting the cold climate hypothesis since the offspring of females exposed to low temperatures were not properly developed to be born with time to feed before brumation, and in turn they showed low locomotor performance. In addition, pregnant females were able to thermoregulate at temperatures higher than ambient, reaching a typical thermal efficiency of a moderate thermoregulator. Similarly, the maternal manipulation hypothesis is strongly supported, since the pregnant females showed less variability in the preferred temperature than non-pregnant females, and their offspring showed greater fitness than those developed at lower temperatures.

Regarding the hypothesis of color and behavior polymorphism, *Liolaemus sarmientoi* males exhibit the morphotypes pure red (RR), red-yellow (RA), and pure yellow (AA). The length between knees and the head height of RR was higher than AA, and the head height of RA was higher than AA. Among the behavioral displays registered between males, the "Scratching" display was higher in AA, and the "Push-up" display was higher in RR than RA; also RR showed higher body temperature at the end of the agonistic interaction experiments than the AA. Therefore the RR has dominant morph characteristics when faced with RA or AA, which exhibit submissive behavior in the agonistic interaction. These species, living in large rocky outcrops distributed along the shrub steppe, show much smaller and more subtle displays than those observed in other tropical and temperate species, in which the population size and the territorial struggle is much greater. Although larger sample size is necessary to conclude about differences between morphotypes of *L. sarmientoi*, they could influence the ability to mate with females and thus have a direct effect in offspring, so the behavior and sexual selection can affect the evolution of viviparity.

Finally the two thermal hypotheses of the origin of viviparity can be confirmed in relation to these cold climate lizards, and also they are connected. Pregnant females can thermoregulate to maintain higher temperatures to embryos than they would have in a nest, and select stable temperatures in a narrow range of temperatures that enhance the embryo development and offspring fitness. At the same time, behaviors and agonistic interactions between males prior to mating can limit the genes exchanges and have influenced at hormone levels in the retention of egg in uterus and the evolution of viviparity.

---



---

**INDICE**

INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes sobre las especies	12
Objetivo general	16
Objetivos específicos	16
Hipótesis	17
MATERIALES Y MÉTODOS	19
Área de estudio	19
Ciclo reproductivo femenino	22
Ejemplares capturados	22
Ciclo reproductivo femenino, madurez sexual y ciclo de los cuerpos grasos	23
Tamaño de huevo en útero, estados de desarrollo embrionario, tamaño de camada, tamaño de las crías, frecuencia reproductiva y fecundidad media anual	24
Ciclo reproductivo masculino	25
Ejemplares capturados	25
Ciclo reproductivo masculino, madurez sexual y ciclo de los cuerpos grasos	26
Dimorfismo sexual	27
Polimorfismo en machos de <i>Liolaemus sarmientoi</i>	29
Ejemplares capturados y registro durante las capturas	29
Determinación de los morfotipos de coloración	29
Experimentos de comportamiento	31
Temperaturas preferidas	34
Resistencia física para la locomoción	34

---

Medidas morfométricas	35
Fisiología térmica de hembras preñadas de <i>Liolaemus sarmientoi</i> y efecto de la temperatura en el desarrollo y aptitud de recién nacidos	36
Ejemplares capturados y registro durante las capturas	36
Temperaturas operativas	36
Experimentos de hembras preñadas	37
Temperatura preferida de hembras preñadas vs. hembras no preñadas	40
Fenotipo de los recién nacidos: Aptitud para la carrera y morfometría corporal	41
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	44
RESULTADOS	46
Ciclo reproductivo femenino	46
Tamaño de hembras a la madurez sexual	46
Ciclo reproductivo femenino	47
Tamaño de huevo en útero, estados de desarrollo embrionario, tamaño de camada, tamaño de crías, frecuencia reproductiva y fecundidad media anual	51
Ciclo de los cuerpos grasos	52
Ciclo reproductivo masculino	54
Tamaño del macho a la madurez sexual	54
Ciclo reproductivo masculino	54
Ciclo de los cuerpos grasos	60
Dimorfismo sexual	61
Polimorfismo en machos de <i>Liolaemus sarmientoi</i>	64
Determinación de los morfotipos de coloración	64

Temperaturas de captura, preferida y resistencia para la carrera de los distintos morfotipos	64
Medidas morfométricas de los distintos morfotipos	65
Experimentos de comportamiento	67
Fisiología térmica de hembras preñadas de <i>Liolaemus sarmientoi</i> y efecto de la temperatura en el desarrollo y aptitud de recién nacidos	70
Temperaturas operativas para nidos potenciales y para la termorregulación de las lagartijas	70
Experimento de hembras preñadas	72
Temperatura preferida de hembras preñadas vs. hembras no preñadas	73
Fenotipo de los recién nacidos: Aptitud para la carrera y morfometría corporal	76
DISCUSIÓN	80
Ciclo reproductivo femenino	80
Ciclo reproductivo masculino	83
Polimorfismo en machos de <i>Liolaemus sarmientoi</i>	89
Fisiología térmica de hembras preñadas de <i>Liolaemus sarmientoi</i> y efecto de la temperatura en el desarrollo y aptitud de recién nacidos	93
CONCLUSIONES	100
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	103
AGRADECIMIENTOS	128
ANEXO	132
Trabajo de respaldo	132

# INTRODUCCIÓN



## INTRODUCCIÓN

Los ambientes templados-fríos presentan restricciones térmicas que influyen en la ecología, fisiología y el comportamiento de los ectotermos (Cowles & Borget, 1944), afectando diversos aspectos como la fecundidad, el modo reproductivo (ovíparo o vivíparo), el crecimiento, la longevidad, la alimentación y la capacidad de almacenamiento de energía (Zug *et al.*, 2001). No obstante, la relación entre los diversos aspectos de la historia de vida y el ambiente está condicionada no sólo por los factores ecológicos presentes (Vitt, 1992) sino por aquellos genéticos que evolucionaron por haber estado sometidos a condiciones ambientales probablemente diferentes en el pasado (Heulin *et al.*, 1991). En ambientes templado-fríos la reducción de los tiempos de actividad diarios y estacionales, se torna más pronunciada hacia los polos, volviéndose fundamental para la sobrevivencia de las especies la coordinación del ciclo de vida con el climático (Shuter & Post, 1990). Por ejemplo, las cópulas en primavera y los nacimientos en verano a temperaturas favorables para el desarrollo aseguran, no sólo la sobrevivencia de los juveniles al primer invierno (Ibargüengoytía, 2008; Wapstra *et al.*, 2010), sino la aptitud de los mismos (Shine, 2004). Entre las adaptaciones reproductivas y comportamentales podemos citar la secuencia evolutiva que va desde la dispersión de las gametas, el cuidado de una ovipostura en un sustrato o ambiente específico, a la internalización de la futura progenie en el cuerpo de la madre (Balon, 1990). En reptiles Squamata (lagartijas, serpientes y anfisbenas) la viviparidad evolucionó de la oviparidad en al menos 115 linajes distintos (Blackburn, 2000; Blackburn, 2014; Stewart & Blackburn, 2014) y se piensa que se dio a través del incremento gradual de la retención del huevo en útero y el origen de placentas, culminando con el nacimiento de crías totalmente desarrolladas (Packard *et al.*, 1977; Shine & Bull, 1979; Qualls & Shine, 1998; Stewart & Blackburn, 2014). De esta forma y por tener una gran plasticidad fenotípica, los reptiles Squamata son un excelente modelo para estudiar las fuerzas selectivas de la transición oviparidad-viviparidad y para conocer el significado adaptativo de la misma (Elphick & Shine, 1998; Blackburn 2000; Lambert & Wiens, 2013; Stewart & Blackburn, 2014).

Actualmente predominan dos hipótesis principales para explicar la evolución de la viviparidad en reptiles, que acuerdan con la idea de que la viviparidad ha evolucionado en Squamata por razones relacionadas con la temperatura. Estas hipótesis

postulan que en climas con temperaturas extremas la diferencia térmica entre el útero y el nido, generada gracias a la regulación materna de la temperatura corporal, brinda una ventaja y es el factor clave en la evolución de la viviparidad (Blackburn, 2000). De esta forma, la *hipótesis del clima frío* propone que la viviparidad ha evolucionado en respuesta a la ocupación de climas fríos dada la posibilidad de las hembras preñadas, mediante la termorregulación, de mantener **temperaturas mayores** para los embriones en el útero que las que podrían experimentar en el nido (Mell, 1929; Blackburn, 1982; Shine, 1983; 1985). Durante muchos años se apoyó esta hipótesis con la observación de que la viviparidad en reptiles es relativamente común en climas fríos (Shine, 1985; Qualls & Shine, 1998; Lambert & Wiens, 2013), sin embargo esta hipótesis no explica por qué la viviparidad es también una estrategia exitosa en climas cálidos y no tiene en cuenta el efecto de la variabilidad térmica en el desarrollo embrionario. Así, la *hipótesis de la manipulación térmica materna* sugiere que la ventaja de la viviparidad reside en la posibilidad de la hembra de mantener durante el desarrollo de los embriones **temperaturas más estables y en un rango más adecuado** que las que estarían disponibles en un nido en el ambiente en el que viven, afectando positivamente la aptitud de los recién nacidos (Shine, 1995; 2004), siendo una posible ventaja tanto en climas fríos como en los trópicos con temperaturas altas extremas (Webb *et al.*, 2006). Una tercera hipótesis, más relacionada al comportamiento que a la ecología térmica, fue presentada recientemente por Sinervo y colaboradores y está basada en un fenómeno de selección sexual frecuencia-dependiente entre morfotipos, de coloración y comportamiento, reportado en numerosos estudios realizados en las especies *Uta stansburiana* y *Lacerta vivípara* y en los géneros *Anolis*, *Podarcis*, *Ctenophorus*, *Urosaurus* y *Sceloporus*. Esta hipótesis se fundamenta en estudios sobre el primer ejemplo biológico del juego “piedra-papel-tijera” en la lagartija *Uta stansburiana* de California (Estados Unidos), como un polimorfismo de colores principalmente evidente en la garganta, más marcado en los machos maduros, que genera un sistema de apareamiento trimórfico (Sinervo & Lively, 1996; Figura 1).



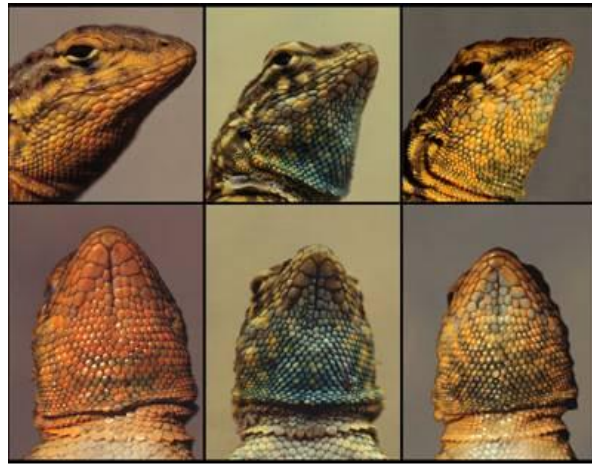


Figura 1. Polimorfismos en machos de la lagartija *Uta stansburiana*. De izquierda a derecha: machos con gargantas naranja (comportamiento de dominio y usurpación), azul (comportamiento de cooperación) y amarillo (comportamiento de engaño). Tomado de Sinervo & Lively, 1996.

El polimorfismo de coloración se ha asociado generalmente a comportamientos diferenciales, con ciertos colores en los machos relacionados a un mayor o menor nivel de agresividad, pudiendo en definitiva acceder en mayor o menor medida a la posibilidad de aparearse con las hembras (Olsson *et al.*, 2007; Bastiaans *et al.*, 2013). Como en el juego, en donde el papel le gana a la piedra, la tijera al papel y la piedra a la tijera, la amplia gama de estrategias ultra dominantes de los machos naranjas de *Uta stansburiana* es derrotada por el engaño de los machos amarillos, los cuales son derrotados por las estrategias de cooperación de los machos azules y la estrategia de los machos naranjas derrota la de los machos azules, completando el ciclo dinámico (Sinervo & Lively, 1996). Asimismo, en varias especies de lagartijas se han encontrado diferencias en el rendimiento locomotor (velocidad para la carrera y resistencia física) y morfometría entre los distintos morfotipos de coloración y comportamiento, relacionado con el resultado de interacciones y luchas entre machos, ya que generalmente los machos ganadores y dominantes son más rápidos, tienen mayor resistencia física y cabezas y cuerpos más grandes que los machos sumisos, por lo que los dominantes serían capaces de adquirir y defender grandes territorios, tener más apareamientos y un mayor éxito reproductivo (Robson & Miles, 2000; Sinervo *et al.*, 2000a; Perry *et al.*, 2004; Calsbeek *et al.*, 2010; Huyghe *et al.*, 2012).

Se considera que estos morfotipos particulares limitan el intercambio de genes y promueven la especiación, pudiendo ser una de las principales causas del origen de la viviparidad en reptiles, ya que los morfotipos de coloración, asociados con las

estrategias sociales alternativas estudiadas en la especie *Uta stansburiana*, se encuentran controlados por un gen de gran efecto, que posee tres alelos co-dominantes en la expresión del color, localizado en el locus llamado OBY (del inglés orange, blue y yellow; Sinervo *et al.*, 2001; 2006; Corl *et al.*, 2010), que se hereda según un patrón genético Mendeliano y que tiene efecto dominante en las estrategias y comportamientos de machos y hembras. Este gen además de determinar el morfotipo de color, interviene en mecanismos de control de diversos fenómenos comportamentales, fisiológicos y estrategias reproductivas alternativas como por ejemplo, territorialidad, dispersión, migración, función inmune, hormonas, socialización y colonialismo y controla también la masa del huevo y el tamaño de camada (Sinervo & Lively, 1996; Sinervo *et al.*, 2000b; Zamudio & Sinervo, 2000; Sinervo *et al.*, 2001; Svensson *et al.*, 2001; Sinervo & Svensson, 2002; Sinervo & Clobert, 2003; Comendant *et al.*, 2003; Sinervo *et al.*, 2006; Mills *et al.*, 2008; Lancaster *et al.*, 2008; Corl *et al.*, 2010; Sinervo & Miles, 2010; Bastiaans *et al.*, 2013; entre otros estudios). Los autores Sinervo y Miles (2010), en una revisión sobre hormonas y comportamiento en reptiles, sugieren fuertemente a las hormonas prolactina y arginina-vasotocina y sus receptores como los responsables más probables tanto de la evolución comportamental del sistema social de morfotipos "piedra-papel-tijera", como de la evolución de estrategias alternativas como la viviparidad; ya que la prolactina es la principal hormona relacionada con el mantenimiento del embrión en útero durante la preñez y junto con la arginina-vasotocina pueden efectuar cambios en la fisiología y el comportamiento de los organismos, asociándoseles principalmente al cuidado parental. No obstante, las tres principales hipótesis de la viviparidad se pueden encontrar vinculadas, ya que las diferencias comportamentales entre hembras preñadas y no preñadas que caracterizan las hipótesis del clima frío y la de la manipulación térmica materna, pueden deberse también a diferencias en los comportamientos termorregulatorios gobernados por los morfotipos y codificados por el locus OBY.

Para inferir acerca de las ventajas de la viviparidad es necesario conocer el grado de adaptación de las especies a los diferentes ambientes y cómo influye la temperatura en el rendimiento fisiológico de los individuos, en particular de los neonatos (Huey *et al.*, 2009). Numerosos trabajos demuestran que las condiciones térmicas experimentadas por los embriones de reptiles durante el desarrollo tienen importantes consecuencias en el crecimiento, peso y tamaño corporal, comportamiento, preferencias

termorregulatorias y en la velocidad de carrera, afectando en definitiva, la sobrevivencia y aptitud de las crías (Elphick & Shine, 1998; Wapstra, 2000; Du & Ji, 2003; Shine, 2004; Ji *et al.*, 2007a; Li *et al.*, 2009; Gao *et al.*, 2010; Yan *et al.*, 2011; Lorigoux *et al.*, 2012). Los embriones desarrollados en el laboratorio a temperaturas experimentales muy bajas y constantes generalmente presentan un éxito menor de eclosión, o lo hacen muy tarde, y presentan baja condición corporal y bajo rendimiento locomotor (Qualls & Andrews, 1999; Booth *et al.*, 2000; Du & Ji, 2003; Rock & Cree, 2003; Deeming, 2004; Lourdais *et al.*, 2004; Gao *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2014) y las crías desarrolladas a temperaturas demasiado altas y constantes generalmente son inviables o presentan deformidades (Du & Ji, 2003; Rock & Cree, 2003; Deeming, 2004; Gao *et al.*, 2010; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2014). De esta forma, la diferencia en el comportamiento termorregulador de hembras preñadas o grávidas *vs.* no preñadas, tanto en su temperatura de actividad en el campo como en su temperatura preferida en laboratorio, se atribuye en varios estudios a un fuerte compromiso de las hembras preñadas por regular más precisamente su temperatura corporal en un rango óptimo para el desarrollo adecuado de los embriones, tanto en lagartijas (Mathies & Andrews, 1997; Booth *et al.*, 2000; Ji *et al.*, 2007b; Braña & Ji, 2007; Lin *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2009; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010; Yan *et al.*, 2011; Paranjpe *et al.*, 2013; Cadby *et al.*, 2014; Woolrich-Piña *et al.*, 2015) como en serpientes (Tu & Hutchinson, 1994; Charland, 1995; Chiaraviglio, 2006; Webb *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2010). Como consecuencia, las hembras vivíparas, a diferencia de las ovíparas, poseen el control sobre el desarrollo y la futura adecuación biológica de sus crías, realizando un balance para mantener la temperatura corporal en un rango óptimo para el desarrollo, teniendo en cuenta los costos que esto trae aparejado (Wapstra *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2014) y adecuándose precisamente a los tiempos reproductivos, estrechamente relacionados con el clima que habitan (Crews & Gans, 1992).

En todos los linajes de reptiles, y especialmente en los Squamata, existe una gran diversidad de patrones reproductivos representativos de la mayoría de los taxones de vertebrados (Moore & Lindzey, 1992; Calsbeek & Sinervo, 2008). Por ejemplo, las lagartijas exhiben reproducción sexual o partenogenética (Cuellar *et al.*, 1985) y la frecuencia reproductiva varía desde ciclos reproductivos anuales a trianuales (Cree, 1994; Ibarguengoytía, 2008), algunas veces saltando un año de reproducción (van Wyk, 1991; Ibarguengoytía & Casalins, 2007; Boretto & Ibarguengoytía, 2009). Estas

diferencias en la biología reproductiva resultan en una gran variabilidad en la fecundidad media (Cree, 1994) y diferentes grados de inversión reproductiva (Tinkle, 1969; Shine, 1992; Pincheira-Donoso & Tregenza, 2011). Estos patrones reproductivos y de historia de vida se relacionan con las condiciones ambientales (Crews & Gans, 1992), dependiendo principalmente de la temperatura, pero también del fotoperiodo, la humedad y la disponibilidad de alimento (Duvall *et al.*, 1982; Bauwens, 1999). Esta estrecha relación entre el patrón reproductivo y las condiciones ambientales es particularmente cierta para la biología reproductiva de las hembras (Olivares *et al.*, 1987; Galán, 1997; Ibagüengoytía, 2008). Los machos, a pesar de la estrecha dependencia de la espermatogénesis con la temperatura, usualmente siguen diferentes patrones de acuerdo con los tiempos de los eventos reproductivos de las hembras y de la disponibilidad de hembras reproductivas en la población (Leyton *et al.*, 1982; Ibagüengoytía, 2008; Méndez De la Cruz *et al.*, 2014).

Las lagartijas de ambientes tropicales usualmente producen una o más camadas por año, mientras que en los ambientes templados los ciclos reproductivos son característicamente estacionales, alternando periodos de actividad reproductiva y brumación (inactividad invernal en vertebrados ectotérmicos, Mayhew, 1965), (Duvall *et al.*, 1982; Guillette & Casas-Andreu, 1987). Estas características no sólo dependen de la temperatura, sino también de los recursos alimenticios y de la oportunidad para reservar energía en forma de cuerpos grasos, que las hembras utilizan como base de lípidos para llevar a cabo la vitelogénesis (Saint Girons, 1985; Van Wyk, 1991; Pough *et al.*, 1998; Shine, 2003). Así, los ciclos femeninos extendidos han sido asociados con el tiempo anual de actividad (Ibagüengoytía & Cussac, 1996; 1998), así como también con las restricciones energéticas para la reproducción (Van Wyk, 1991; Cree & Guillette, 1995; Edwards *et al.*, 2002; Hare & Cree, 2005; Boretto & Ibagüengoytía, 2006; Ibagüengoytía & Casalins, 2007). Los ciclos femeninos multianuales pueden darse como consecuencia de varios factores como son: la vitelogénesis prolongada (Van Wyk, 1991; Cree *et al.*, 1992; Cree & Guillette, 1995), la gestación prolongada (Vial & Stewart, 1985; Cree & Guillette, 1995; Wilson & Cree, 2003), la vitelogénesis y la gestación alternadas entre distintas temporadas de actividad (Ibagüengoytía & Cussac, 1996, 1998), y/o el saltarse años de reproducción en el caso en que las hembras carezcan de recursos energéticos suficientes para iniciar un nuevo ciclo reproductivo (Van Wyk, 1991; Ibagüengoytía & Casalins, 2007; Boretto & Ibagüengoytía, 2009).

Las poblaciones que exhiben este tipo de ciclos son identificadas por un solapamiento temporal de hembras vitelogénicas y hembras preñadas (Habit & Ortiz, 1996; Ibarzüengoytía & Cussac, 1996; 1998) o por la presencia de un alto porcentaje (aproximadamente el 50%) de hembras adultas no reproductivas durante la época reproductiva (Aldridge 1979; Van Wyk, 1991; Ibarzüengoytía & Casalins, 2007).

Asimismo, los ciclos reproductivos masculinos pueden clasificarse como estacionales o continuos. En los ciclos estacionales los machos alternan periodos de actividad gonadal con periodos de regresión y quiescencia (Crews & Gans, 1992; Whittier & Tokarz, 1992; Méndez De la Cruz *et al.*, 2014), éstos a su vez pueden ser sincrónicos o asincrónicos con el ciclo reproductivo femenino. En ciclos sincrónicos entre sexos la espermatogénesis y vitelogénesis ocurren simultáneamente seguidos de regresión testicular y un periodo de descanso, usualmente incluyen a la mayoría de las lagartijas de climas templados y tropicales los cuales pueden asignar largos periodos a la reproducción (Pudney, 1995; Crews & Gans, 1992; Whittier & Tokarz, 1992). En ciclos asincrónicos, la gametogénesis masculina y femenina no son simultáneas y hay reserva de espermatozoides en machos y/o hembras (Crews & Gans, 1992; Moore & Lindzey, 1992; Whittier & Tokarz, 1992; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998). Asimismo, los ciclos testiculares estacionales pueden ser prenupciales o postnupciales, dependiendo si la espermatogénesis se lleva a cabo antes o después del apareamiento (Moore & Lindzey, 1992; Pudney, 1995; Boretto *et al.*, 2012). Por su parte, en los ciclos reproductivos continuos existe producción constante de espermatozoides durante todo el año, patrón común en reptiles de zonas tropicales como una respuesta a un clima predecible y de baja estacionalidad (Pough *et al.*, 1998; Ortiz *et al.*, 2014). Pero también existen otras especies que exhiben un ciclo reproductivo continuo sólo durante el periodo de actividad, excluyendo los meses de brumación, caracterizados por un breve periodo de regresión. Esto es típico de machos de hábitats hostiles con climas muy impredecibles y cortas temporadas reproductivas en donde los tiempos de los eventos reproductivos son limitados (Ibarzüengoytía & Cussac, 1999; Boretto & Ibarzüengoytía, 2006; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Méndez De la Cruz *et al.*, 2014).

Las lagartijas que viven en ambientes extremos o arduos presentan características particulares que les permiten reproducirse exitosamente en estos hábitats donde están sujetas a cambios ambientales extremos y estrés en su fisiología térmica.

Por ejemplo, las lagartijas bajo temporadas de actividad restringidas en un clima templado frío se caracterizan por un incremento en el tamaño de camada o de neonatos, madurez sexual tardía y el desarrollo de caracteres sexuales secundarios, representados por competencia masculina intrasexual en respuesta a la baja frecuencia de hembras reproductivas en la población (Cree, 1994; Iburgüengoytía & Casalins, 2007; Iburgüengoytía, 2008; Clark *et al.*, 2014). El dimorfismo sexual en las lagartijas se refleja en distintas proporciones corporales (Por ejemplo en tamaño de la cabeza: Schwarzkopf, 2005; Vanhooydonck *et al.*, 2010; Naretto *et al.*, 2014), presencia o ausencia de características morfológicas (Ceï, 1986; Avila *et al.*, 2008) y diferentes colores corporales (Sinervo *et al.*, 2000a; Avila *et al.*, 2008; Bastiaans *et al.*, 2013; Hamilton *et al.*, 2013), lo cual se correlaciona con diferencias en el comportamiento social (agresión, territorialidad, competencia entre machos durante el apareamiento, o elección de la hembra hacia machos más grandes), historia de vida (fecundidad ventajosa en hembras más grandes o calidad del macho), ecología (fraccionamiento de nicho entre los sexos), fuerza de mordida, entre otros (Shine, 1989; Sinervo *et al.*, 2000a; Butler & Losos, 2002; Olsson *et al.*, 2002; Bertona & Chiaraviglio, 2003; Cox *et al.*, 2003; Fitze *et al.*, 2010; Vanhooydonck *et al.*, 2010; Naretto *et al.*, 2014).

Liolaemidae, es una familia de lagartijas sudamericanas constituidas por tres géneros, *Liolaemus*, *Phymaturus* y *Ctenoblepharys*, distribuidos en ambientes áridos y semiáridos de América del Sur Austral. En los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* (Liolaemidae) los machos han desarrollado una gran diversidad de patrones reproductivos que les permiten coordinar con el ciclo reproductivo femenino (Boretto, 2009; Iburgüengoytía, 2008; Medina & Iburgüengoytía, 2010). En climas templado-fríos de altas latitudes o altitudes de Argentina y Chile, donde las posibilidades reproductivas y de crecimiento de los ectotermos están restringidas durante la mayor parte del año, las hembras de estos géneros generalmente presentan ciclos reproductivos anuales. Mientras que en otras especies que habitan estos tipos de climas arduos, las hembras presentan ciclos reproductivos multianuales, capaces de reproducirse tanto anual, bianual o trianualmente, con baja frecuencia de hembras reproductivas en la población (Tabla 1). En algunas de estas especies los machos exhiben ciclos reproductivos anuales sincrónicos con las hembras, pero otros presentan ciclos reproductivos continuos con producción de espermatozoides a lo largo de la temporada de actividad y con almacenamiento de espermatozoides en epidídimos (Tabla 1).

Tabla 1. Características de los ciclos reproductivos estudiados de las especies de Liolaemidae de climas templado-fríos de Argentina y Chile (desde 18°S, 69°O, 4380 msnm hasta 51°S, 71°O, 133 msnm).

Especies	Localidad (latitud, longitud y altitud)	Modo reproductivo	Sexo	Frecuencia reproductiva	Almacenamiento de esperma	Referencia
<i>Liolaemus alticolor</i>	18 S, 69°O, 4200 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual	No	Leyton <i>et al.</i> (1982)
			Macho	Anual	No	
<i>Liolaemus aymararum</i>	18°S, 69°O, 3270 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual	No	Leyton <i>et al.</i> (1982)
			Macho	Anual	No	
<i>Liolaemus jamesi</i>	18°S, 69°O, 4380 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual	No	Leyton <i>et al.</i> (1982)
			Macho	Anual	No	
<i>Liolaemus multiformis</i>	18°S, 69°O, 4300 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual	No	Leyton <i>et al.</i> (1982)
			Macho	Anual	No	
<i>Phymaturus antofagastensis</i>	27°S, 68°O; 4200 msnm	Vivíparo	Hembra	Bianual	No	Boretto & Ibargüengoytía (2006)
			Macho	Continuo	Sí	
<i>Phymaturus punae</i>	29°S, 69°O; 3100-4200 msnm	Vivíparo	Hembra	Bianual	No	Boretto <i>et al.</i> (2007)
			Macho	Anual	Sí	
<i>Phymaturus aguanegra</i>	30°S, 69°O; 2900 msnm	Vivíparo	Hembra	Bianual	No	Cabezas-Cartes <i>et al.</i> (2010)
			Macho	Continuo	Sí	
<i>Liolaemus elongatus</i>	32-41°S, 66-72°O; 500-1800 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual-Bianual	No	Ibargüengoytía & Cussac (1998; 1999)
			Macho	Anual	No	
<i>Phymaturus vociferator</i>	37°S, 71°O; 1200 msnm	Vivíparo	Hembra	Bianual	No	Habit & Ortiz (1996)



			Macho	Anual	No	
<i>Liolaemus pictus</i>	39-41°S, 70-71°O; 520-1700 msnm	Vivíparo	Hembra	Bianual-Trianual	No	Ibargüengoytía & Cussac (1996; 1999)
			Macho	Continuo	Sí	
<i>Phymaturus zapalensis</i>	39°S, 70°O; 824-1312 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual-Bianual	No	Boretto & Ibargüengoytía (2009)
			Macho	Anual	No	
<i>Phymaturus spectabilis</i>	41°S, 69°O; 983-1064 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual-Bianual	No	Boretto <i>et al.</i> (2014)
			Macho	Anual	No	
<i>Phymaturus tenebrosus</i>	41°S, 71°O; 575-1230 msnm	Vivíparo	Hembra	Bianual	No	Ibargüengoytía (2004)
			Macho	Anual	Sí	
<i>Liolaemus lineomaculatus</i>	43°S, 70°O; 626 msnm y 46°S, 71°O; 263 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual	No	Medina & Ibargüengoytía (2010)
			Macho	Anual	Sí	
<i>Liolaemus bibronii</i>	43°S, 70°O; 626 msnm y 46°S, 71°O; 263 msnm	Ovíparo	Hembra	Anual	No	Medina & Ibargüengoytía (2010)
			Macho	Anual	Sí	
<i>Liolaemus boulengeri</i>	43°S, 70°O; 626 msnm y 46°S, 71°O; 263 msnm	Ovíparo	Hembra	Anual	No	Medina & Ibargüengoytía (2010)
			Macho	Anual	Sí	
<i>Liolaemus sarmientoi</i>	51°S, 71°O; 133 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual-Bianual	No	Fernández (este estudio), Fernández <i>et al.</i> (2015)
			Macho	Continuo	Sí	
<i>Liolaemus magellanicus</i>	51°S, 71°O; 133 msnm	Vivíparo	Hembra	Anual-Bianual	No	Fernández (este estudio), Fernández <i>et al.</i> (2015)
			Macho	Continuo	Sí	

El género *Liolaemus*, con al menos 257 especies descritas hasta la fecha (Abdala & Quinteros, 2014), es el género más diversificado de la familia Liolaemidae. *Liolaemus* posee una amplia distribución latitudinal y altitudinal, desde los Andes de Perú a Tierra del Fuego en Argentina y Chile (desde los 10°S a los 54° 17'S y desde el nivel del mar a más de 5000 msnm (Bottari, 1975; Schulte *et al.*, 2000; Aparicio & Ocampo, 2010; Aguilar *et al.*, 2013) y los congéneres muestran una gran variedad de respuestas fisiológicas para adaptarse a la gran diversidad de ambientes y climas (Ibargüengoytía *et al.*, 2008; Cruz *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2012; Corbalán *et al.*, 2013; Moreno-Azócar *et al.*, 2013). En particular, los liolaémidos patagónicos (entre los 40°S y 54° 30'S) presentan diferentes respuestas evolutivas al clima templado-frío, con una marcada estacionalidad. Estos lagartos están activos en los meses de primavera y verano pero entran en brumación por aproximadamente 7 meses, desde comienzos del otoño hasta mediados de la primavera (Ibargüengoytía, 2008). Además, sus historias de vida pueden variar ampliamente dependiendo de las condiciones medioambientales y del modo reproductivo (ovíparo o vivíparo), la dieta (herbívoro, insectívoro u omnívoro) y el hábito (saxícola, arenícola o arbóreo), (Cei, 1986; Scolaro, 2005). La mayoría de las especies de *Liolaemus* tienen ciclos reproductivos femeninos anuales (ver revisión de Ibargüengoytía, 2008; Medina & Ibargüengoytía, 2010), con la excepción del ciclo facultativo anual a bianual de *L. elongatus* (Ibargüengoytía & Cussac, 1998), el cual habita promontorios rocosos en la estepa y ambientes de transición bosque-estepa desde los 38°S hasta los 45 °S (Minoli *et al.*, 2013) y el ciclo bianual a trianual de *L. pictus* (Ibargüengoytía & Cussac, 1996), el cual habita los bosques Andino-Patagónicos desde los 35°S hasta los 43°S (Vera-Escalona *et al.*, 2010). Aún no se han descrito para el género *Liolaemus* morfotipos de coloración *sensu* Sinervo & Lively (1996), ya que si bien varios trabajos describen la coloración de distintas especies de *Liolaemus* (Donoso-Barros, 1966; Cei, 1971; Jaksic & Schwenk, 1983; Scolaro, 2005), estos estudios no presentan los morfotipos de coloración asociados a comportamientos sociales diferenciales, que se transmiten por herencia mendeliana a la descendencia y que están relacionados con la existencia de estrategias reproductivas alternativas en lagartos.

## ANTECEDENTES SOBRE LAS ESPECIES

Se utilizaron como modelo de estudio las dos especies de lagartijas más australes del mundo, *Liolaemus sarmientoi* y *Liolaemus magellanicus* (Figura 2), restringidas geográficamente en el extremo sur de la estepa Patagónica, en el Distrito Magellánico (Figura 3). *Liolaemus sarmientoi* Donoso-Barros, 1973 es una lagartija de tamaño mediano (largo hocico-cloaca, LHC hembras:  $76,90 \pm 1,21$  mm; LHC machos:  $76,82 \pm 2,02$  mm; Iburgüengoytía *et al.*, 2010), y se distribuye en las porciones centro y sur de la provincia de Santa Cruz, Argentina desde los  $48^{\circ}\text{S}$ ,  $70^{\circ}\text{O}$  a los  $52^{\circ}\text{S}$ ,  $69^{\circ}\text{O}$  (Breitman *et al.*, 2014; Figura 3). *Liolaemus sarmientoi* es omnívora, saxícola y se ha reportado que los nacimientos ocurren en Enero y Febrero con un tamaño de camada de entre 3 a 5 neonatos (Ceï 1986; Scolaro & Ceï, 1997; Scolaro, 2005). *Liolaemus magellanicus* Hombron & Jacquinot, 1847 es una lagartija de tamaño pequeño (LHC hembras:  $57,41 \pm 1,43$  mm; LHC machos:  $53,99 \pm 1,62$  mm; Iburgüengoytía *et al.*, 2010), insectívora y arenícola (Ceï, 1986) microendémica, distribuida en poblaciones pequeñas (*sensu* Abdala *et al.*, 2012), y de presencia rara en las localidades donde se encuentra (*sensu* Breitman *et al.*, 2014). Se distribuye desde el sur de la provincia de Santa Cruz ( $50^{\circ}\text{S}$ ,  $71^{\circ}\text{O}$ , Argentina) a la porción centro de la Isla de Tierra del Fuego ( $54^{\circ}\text{S}$ ,  $66^{\circ}\text{O}$ , Argentina y Chile), en donde es la única especie de reptil observada (Donoso-Barros, 1966; Bottari, 1975; Ceï, 1986; Jaksic & Schwenk, 1983; Breitman *et al.*, 2014; Figura 3). Un estudio previo de *L. magellanicus* por Jaksic & Schwenk (1983) reporta que los nacimientos ocurren durante mediados del verano (enero y febrero); los autores hipotetizan que *L. magellanicus* podría tener un periodo de gestación de 11 o 12 meses, o que podría haber reserva de espermatozoides. Además reportan para *L. magellanicus* un tamaño de madurez sexual para machos y hembras (machos  $> 48$  mm y hembras  $> 60$  mm) basado en las características morfológicas de las gónadas.



Figura 2. Ejemplares de *Liolaemus sarmientoi* (A) y *Liolaemus magellanicus* (B). Fotos por: Erika L. Kubisch (A) y Alejandro Scolaro (B).



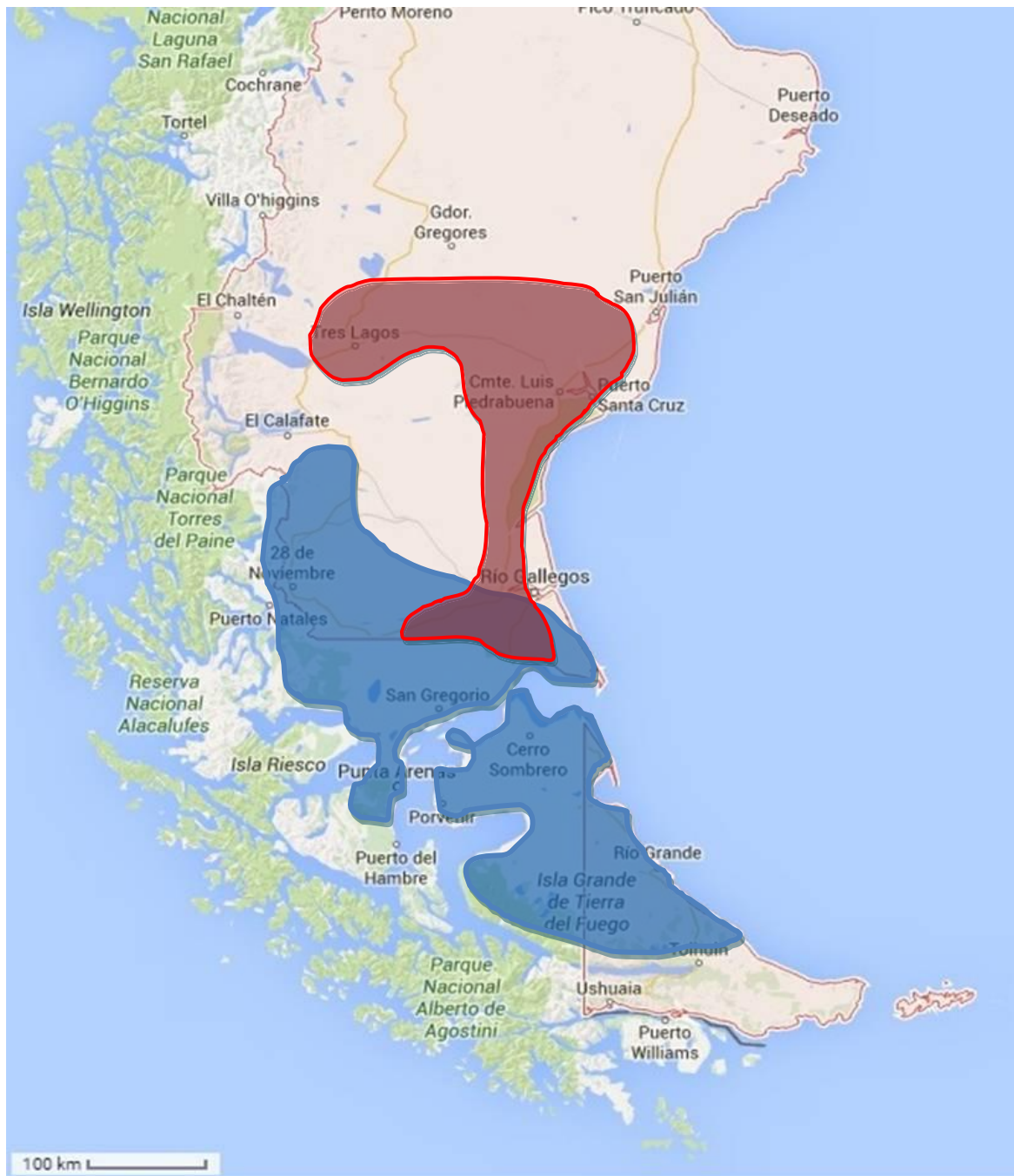


Figura 3. Mapa del extremo sur de América del Sur (Argentina y Chile) en el cual se presenta la distribución de las especies *Liolaemus sarmientoi* (rojo) y *Liolaemus magellanicus* (azul) según Donoso-Barros (1966), Bottari (1975), Jaksic & Schwenk (1983) y Breitman *et al.* (2014).

En cuanto a la fisiología térmica, con una temperatura media ambiental de 12°C, *L. sarmientoi* alcanza, a través de la termorregulación conductual, una temperatura corporal media de 26°C y *L. magellanicus* una temperatura corporal media de 23°C. En

este último caso, la temperatura corporal media de captura más baja registrada para los liolaémidos (Ibargüengoytía *et al.*, 2010). Cuando son colocados en un gradiente térmico en el laboratorio, ambas especies prefieren temperaturas mayores (*L. sarmientoi*:  $34,4 \pm 0,28^{\circ}\text{C}$  y *L. magellanicus*:  $31,79 \pm 0,65^{\circ}\text{C}$ ; Ibargüengoytía *et al.*, 2010), las cuales raramente alcanzan en su hábitat natural. Así mismo, a pesar de ser especies simpátricas, presentan diferencias en el grado de adaptación al ambiente y en su comportamiento termorregulatorio (Ibargüengoytía *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2011). *Liolaemus sarmientoi* es un termorregulador moderado (*sensu* Hertz *et al.*, 1993;  $E = 0,30$ ; Ibargüengoytía *et al.*, 2010), que es capaz de alcanzar su máximo rendimiento en un amplio rango de temperaturas (Fernández *et al.*, 2011), mientras que *L. magellanicus* se comporta como un termoconforme ( $E = -0,04$ ; Ibargüengoytía *et al.*, 2010), y rara vez encuentra temperaturas que le permiten correr a máxima velocidad en su ambiente natural (Fernández *et al.*, 2011).

En esta tesis se estudian las adaptaciones fisiológicas y comportamentales al clima frío relacionadas con la reproducción de las dos especies de lagartijas más australes del mundo, *Liolaemus sarmientoi* y *Liolaemus magellanicus*. En particular se describen los ciclos reproductivos femeninos y masculinos, se analiza la existencia de morfotipos de coloración en los machos de *L. sarmientoi* y su relación con el comportamiento y, en las hembras preñadas, se estudia el efecto de la temperatura en la adecuación de las crías recién nacidas. Los resultados de esta tesis se integran y discuten en el marco de las principales hipótesis del origen de la viviparidad en reptiles.

## OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de esta tesis es presentar información relevante para el conocimiento de las adaptaciones reproductivas, termo-fisiológicas y comportamentales de las lagartijas al clima frío y discutirlo en base a las principales teorías que explican el origen de la viviparidad en reptiles: la hipótesis del clima frío, la hipótesis de la manipulación térmica materna y la hipótesis que emana del sistema social relacionado con el polimorfismo de coloración y comportamiento (*sensu* Sinervo y Lively, 1996).

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir para *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus* los ciclos reproductivos masculino y femenino, incluyendo la talla de madurez sexual, los tiempos relativos de la gametogénesis, la época de cópula, preñez y de nacimientos y el tamaño de camada; en base a índices gonadosomáticos e histología gonadal. Se estudia también la existencia de dimorfismo sexual en ambas especies.
- En *Liolaemus sarmientoi* se estudia si existen diferencias en la fisiología térmica entre hembras preñadas y hembras no preñadas, en las temperaturas de actividad ( $T_c$ ), las temperaturas preferidas en el laboratorio y la eficiencia para la termorregulación (E, *sensu* Hertz *et al.*, 1993).
- En *Liolaemus sarmientoi* se estudia si existe efecto de la temperatura durante el desarrollo embrionario en el éxito de la preñez, en los tiempos de gestación, en el tamaño y peso relativo de la camada y en la aptitud de los recién nacidos cuando las hembras son sometidas a dos tratamientos de temperatura hasta la fecha de parto: uno que simula la temperatura de un huevo en el ambiente de *L. sarmientoi* (tratamiento *Nido*) y otro tratamiento que permite la posibilidad de que las hembras alcancen la temperatura preferida (tratamiento *T<sub>pref</sub>*).
- En *Liolaemus sarmientoi* se estudia la existencia del sistema social relacionado con el polimorfismo de coloración y comportamiento piedra-papel-tijera (*sensu* Sinervo y Lively, 1996) y si la fisiología térmica ( $T_c$ , temperaturas preferidas y E), la resistencia para la carrera y los comportamientos sociales se encuentran relacionados a los distintos morfotipos. Este objetivo no se realizó con *L. magellanicus* debido a que no se hallaron patrones de coloración asociados a un comportamiento del tipo piedra-papel-tijera en esta especie.



## HIPÓTESIS (H)

H1: Las hembras de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* presentan ciclos reproductivos prolongados, realizando vitelogénesis durante una estación completa de actividad (primavera y verano), quiescencia gonadal durante el invierno y cópula y preñez en la primavera y verano del siguiente año, tal como se ha observado en especies de *Liolaemidos* expuestas a climas rigurosos.

H2: Los machos de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* presentan un ciclo reproductivo sincrónico con los tiempos reproductivos femeninos.

H3: Para asegurar una mayor aptitud de las crías, las hembras preñadas de *L. sarmientoi* expuestas al tratamiento *Nido* seleccionan temperaturas cercanas al límite máximo del gradiente de temperaturas disponible, por el contrario las hembras preñadas expuestas al tratamiento *Tpref* prefieren temperaturas cercanas a la temperatura preferida de la especie.

H4: Las hembras preñadas de *L. sarmientoi* expuestas al tratamiento *Tpref* tienen un mayor éxito durante la preñez, menor tiempo de gestación y crías con mayor adecuación que aquellas hembras expuestas al tratamiento *Nido*.

H5: El polimorfismo de color en *Liolaemus sarmientoi* se relaciona con diferencias comportamentales que afecta diversos aspectos de la fisiología térmica ( $T_c$  y temperaturas preferidas), la resistencia para la carrera y del comportamiento en machos.

# MATERIALES Y MÉTODOS



## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Estepa Magallánica de la provincia fitogeográfica Subantártica, al sur de los departamentos de Lago Argentino y Güer Aike, en la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Liolaemus sarmientoi* habita en promontorios rocosos de depósitos glacifluviales o derrames lávicos, de los cordones de la periferia de antiguos cráteres volcánicos. Comúnmente en estas áreas, al abrigo de los intensos y persistentes vientos, el micro-hábitat de la especie se complementa con las raíces y el dosel rastro de arbustos de medio porte y matorrales de mata negra (*Junellia tridens*), mata negra fueguina (*Chiliodrimum diffusum*), calafate (*Berberis buxifolia*), parrilla (*Ribes magellanicum*) y matorrales de subarbustos, entre los que sobresalen, mata torcida enana (*Nardophyllum bryoides*), manca perro (*Nassauvia ulicina*), murtilla (*Empetrum rubrum*) y otros pastos y arbustos enanos (*Festuca*, *Ephedra*, *Lepidophyllum*, *Senecio*), (Figura 4A). *Liolaemus magellanicus* fue hallado en mesetas de suelos sueltos arenosos, tomando sol o refugiado en cuevas bajo el entramado radiular de los espesos coirones (*Festuca*, *Agropyron*, *Poa*), matorrales de mata negra fueguina (*Chiliodrimum diffusum*), murtilla (*Empetrum rubrum*) y otros (*Berberis*, *Ribes*, *Azorella*, *Lepidophyllum*, *Senecio*) (Figura 4B)





Figura 4. Fotografías de los sitios en los que fueron hayadas las especies: Promontorio rocoso y arbustos de mata negra, calafate, coirón, entre otros, en donde habita *Liolaemus sarmientoi* (A). Meseta de suelos sueltos con espesos coironales, mata torcida enana, entre otros, en donde habita *Liolaemus magellanicus* (B).

El clima que predomina en la región es frío templado y semiárido, dominado por masas de aire frías que se mueven desde el Pacífico hacia el océano Atlántico (desde el Oeste), o por masas de aire sub-polar desde la Antártida (desde el Sudoeste) (Soto & Vázquez, 2001). Los fuertes vientos tienen una velocidad media de 37 km/h durante la primavera y el verano, con una velocidad máxima durante el verano que alcanza los 120 km/h. Las precipitaciones se distribuyen regularmente a lo largo del año (entre 200 y 400 mm por año) con una moderada influencia Atlántica desde la costa (Soto & Vázquez, 2001). La temperatura media anual del aire es de 8,04°C (entre 1,2 y 14,1°C), y la temperatura media del aire durante el periodo de actividad de las lagartijas desde octubre a marzo es de 12,1°C (según datos de la Estación Meteorológica de Río Gallegos, Santa Cruz; Figura 5.).

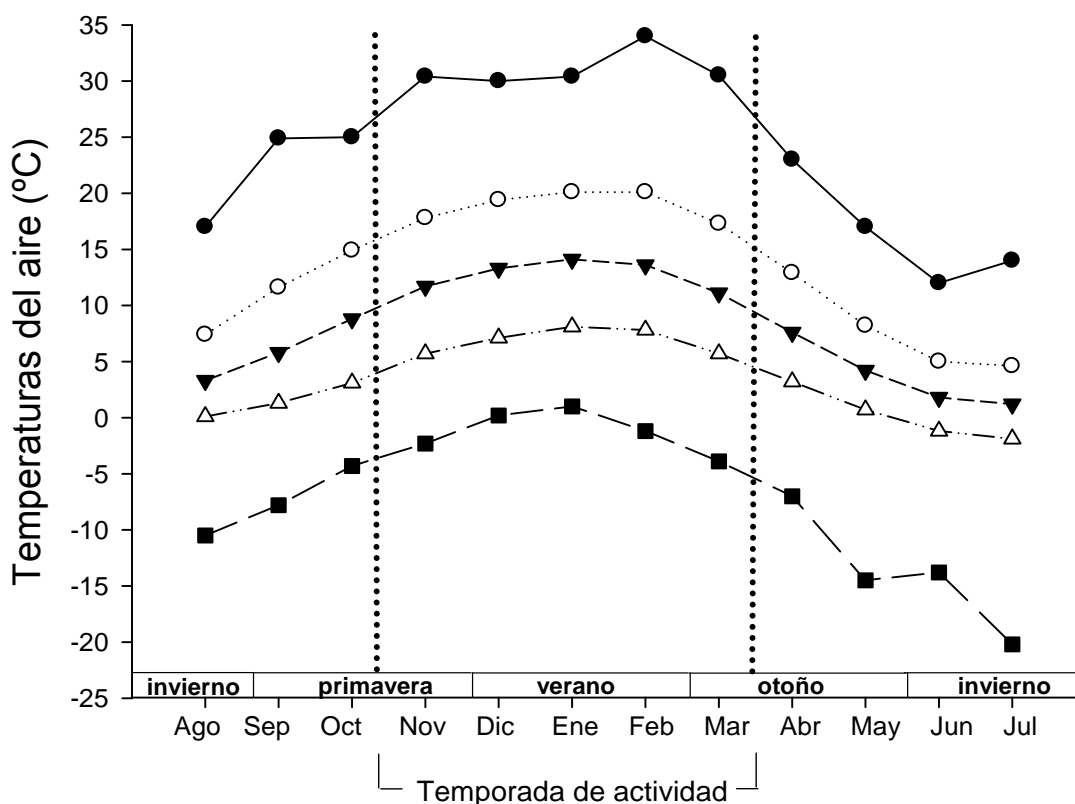


Figura 5. Temperaturas del aire a lo largo del año: máximas y mínimas extremas (● y ■), máximas y mínimas medias (○ y Δ), y media (▼), tomadas de la Estación meteorológica del aeropuerto de Río Gallegos, Santa Cruz (51° 37'S, 69° 17' O y 19 msnm) correspondientes al periodo 1981-1990. Las líneas verticales punteadas indican la temporada de actividad para las lagartijas.

## CICLO REPRODUCTIVO FEMENINO

### Ejemplares capturados

Se capturaron hembras de *L. sarmientoi* (n = 54) y *L. magellanicus* (n = 13) a mano o a lazo desde noviembre a febrero de 2007, 2009 y 2011 en dos localidades al Sur de la provincia de Santa Cruz. Los ejemplares de *L. sarmientoi* se capturaron en afloramientos rocosos cercanos al campo experimental Potrok Aike (INTA), al sur del Departamento de Güer Aike, provincia de Santa Cruz (51°55'S, 70°18'O; 133 msnm; GPS Garmin Map 60C Sx). Los ejemplares de *L. magellanicus* se capturaron en cercanías de la RN 40, a 90 km al SE de Calafate, en el Departamento Lago Argentino, provincia de Santa Cruz (50°25'S, 71°30'O; 741 msnm; GPS Garmin Map 60C Sx)

Las lagartijas se llevaron al laboratorio en donde se les tomó el peso (Ohaus, Scot Pro  $\pm$  0,01 g) y se les midió el largo hocico-cloaca (LHC; con un calibre Vernier  $\pm$  0,01 mm). Los especímenes fueron sacrificados, a través de administración intra-peritoneal de sodio tiopental, fijados en solución Bouin por 24 h y preservados en etanol al 70%. Luego fueron ingresados en la colección de herpetología del Departamento de Zoología del Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina (CRUB-UNC).

A su vez, la muestra se completó con todos los especímenes de museo disponibles en la Argentina para *L. sarmientoi* (n = 12) y *L. magellanicus* (n = 10) depositados en la colección herpetológica LJAMM-CNP del Centro Nacional Patagónico (CENPAT) en Puerto Madryn, Argentina y en la colección herpetológica del Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo en Tucumán, Argentina. Estos especímenes de museo fueron colectados desde diciembre a febrero de 2003, 2007 y 2009 en la misma área que nuestras capturas. Sólo una lagartija fue capturada en Octubre de 2003 (un juvenil de *L. magellanicus*). De esta forma el número total de especímenes usado en los análisis fue de n = 66 para *L. sarmientoi* y de n = 23 para *L. magellanicus*.

Asimismo, para la estimación del tamaño corporal de las hembras preñadas y para la estimación del tamaño de camada y de las crías, se utilizaron hembras preñadas de *L. sarmientoi* (n = 42) y *L. magellanicus* (n = 3), capturadas en Diciembre de 2009 y

Enero de 2014. Estas hembras parieron en el laboratorio durante el cautiverio y luego fueron devueltas a sus respectivos sitios de captura. Estas 45 hembras no se utilizaron para determinar la duración de la preñez y la fecha de nacimientos, ya que el cautiverio puede modificar los tiempos de los eventos reproductivos. Debido al bajo tamaño de muestra para *L. magellanicus* no se llevaron a cabo algunos análisis estadísticos.

#### Ciclo reproductivo femenino, madurez sexual y ciclo de los cuerpos grasos

La condición reproductiva se determinó en base a la morfometría ovárica y de útero. El tamaño folicular se estimó como el diámetro del folículo mayor, medido con un calibre Vernier ( $\pm 0,01$  mm) usando un microscopio estereoscópico Olympus SZ 40. El tamaño folicular relativo se calculó como el residual de la regresión lineal del tamaño folicular y el LHC. No se realizaron mediciones de los folículos de hembras preñadas con el objetivo de preservar los tejidos para futuros estudios de placentación. Los úteros se categorizaron, a través de observación macroscópica de la morfometría, en tipo 1: oviducto filiforme, transparente y sin pliegues, típico de juveniles (*sensu* Van Wyk, 1991); tipo 2: distendido con pliegues de tamaño medio sobre toda la superficie, lo que indica edad adulta y recrudescimiento vitelogénico (*sensu* Vitt & Caldwell, 1993); o tipo 3: más distendido que el tipo 2, con numerosos y grandes pliegues en toda la superficie y/o la presencia de cuerpo lúteo, indicativo de un parto reciente (*sensu* Flemming & Van Wyk, 1992; Ramirez-Pinilla, 1992).

La talla de madurez sexual en hembras se estimó a partir de la hembra más pequeña que evidenció signos de actividad reproductiva, como son folículos vitelogénicos, embriones en útero o útero tipo 2 o 3 (Boretto & Ibarzüengoytía, 2006). Además, basados en la integración de la morfometría de las gónadas y del tracto reproductivo (útero), clasificamos a las hembras (*sensu* Medina & Ibarzüengoytía, 2010) como juveniles (útero tipo 1 y folículos pre-vitelogénicos más pequeños que 1,5 mm en *L. sarmientoi* y más pequeños que 1 mm en *L. magellanicus*); vitelogénicas (útero tipo 2 y folículos amarillos mayores que 1,5 mm en *L. sarmientoi* y mayores que 1 mm en *L. magellanicus*); o postparto (útero tipo 3, folículos más pequeños que 4 mm en *L. sarmientoi* y más pequeños que 3 mm en *L. magellanicus*, con presencia de cuerpos lúteos).



Los cuerpos grasos fueron extirpados de hembras adultas, pesados (Ohaus balance, Scot Pro  $\pm 0,01$  g) y fijados en formaldehído al 10%. La masa relativa de los cuerpos grasos se calculó como el residual de la regresión de la masa de cuerpo graso y el SVL.

Tamaño de huevo en útero, estados de desarrollo embrionario, tamaño de camada, tamaño de las crías, frecuencia reproductiva y fecundidad media anual

Utilizamos el término "huevo" dado que, como en la mayor parte de las especies vivíparas, el desarrollo se lleva a cabo en un huevo de cáscara fibrosa no calcárea. El tamaño de huevo se estimó como el diámetro mayor del huevo mayor (medido con un calibre Vernier,  $\pm 0,01$  mm), ya que todos los huevos mantienen la misma forma ovoide a lo largo del desarrollo. Se reconocieron tres estados de desarrollo embrionario (*sensu* Leyton *et al.*, 1980): temprano (1, desde el clivaje a la néurula o embriones con somitos), medio (2, desde embriones con la columna curvada a embriones con las extremidades desarrolladas y la presencia de abundante yema), y avanzado (3, fetos con escamas y pigmentación). El tamaño de camada se consideró como la media del número total de embriones en úteros y se obtuvo de hembras preñadas de colección y también de hembras que parieron en el laboratorio. El tamaño de las crías se consideró como la media del LHC (medido con un calibre Vernier  $\pm 0,01$  mm).

La frecuencia reproductiva se calculó como el número de camadas producidas por estación reproductiva. Definimos como ciclo reproductivo anual a aquel en el cual se produce una camada cada año, y como ciclo reproductivo bianual en el cual se produce una camada cada dos años (Ibargüengoytía, 2008). La fecundidad media anual se calculó como el producto entre la frecuencia media de camada y el tamaño medio de camada anual (tamaño medio de camadas por año por hembra madura, *sensu* Cree, 1994).

## CICLO REPRODUCTIVO MASCULINO

### Ejemplares capturados

Se capturaron a mano o a lazo machos de *L. sarmientoi* (n = 57) y *L. magellanicus* (n = 17) desde noviembre a marzo de los años 2007, 2009 y 2011 en dos localidades al sur de la provincia de Santa Cruz. Los ejemplares de *L. sarmientoi* se capturaron en afloramientos rocosos cercanos al campo experimental Potrok Aike (INTA), al sur del Departamento de Güer Aike, provincia de Santa Cruz (51°55'S, 70°18'O; 133 msnm; GPS Garmin Map 60C Sx). Los ejemplares de *L. magellanicus* se capturaron en cercanías de la RN 40, a 90 km al SE de Calafate, en el Departamento Lago Argentino, provincia de Santa Cruz (50°25'S, 71°30'O; 741 msnm; GPS Garmin Map 60C Sx).

Las lagartijas fueron llevadas al laboratorio en donde se les tomó el peso corporal (Ohaus, Scot Pro  $\pm$  0,01 g) y se les midió el largo hocico-cloaca (LHC; con un calibre Vernier  $\pm$  0,01 mm). Los especímenes fueron sacrificados por administración intra-peritoneal de sodio thiopental, fijados en solución Bouin por 24 horas y preservados en etanol al 70%. Los especímenes se depositaron en la colección herpetológica del Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina.

A su vez, la muestra se completó con todos los especímenes de museo disponibles en Argentina para *L. sarmientoi* (n = 17) y *L. magellanicus* (n = 11), depositados en la colección herpetológica LJAMM-CNP, en el Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Puerto Madryn, Argentina y de la colección de herpetología del Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, colectados en el mismo área de muestreo de nuestras capturas desde enero a marzo de 2003, 2007 y 2009. De esta forma, el número total de especímenes usados para los estudios morfológicos fue de n = 74 para *L. sarmientoi* y n = 28 para *L. magellanicus*. El estudio histológico se llevó a cabo con una submuestra de *L. sarmientoi* (n = 36) y *L. magellanicus* (n = 20) seleccionada por ser representativa del periodo de actividad.

Ciclo reproductivo masculino, madurez sexual y ciclo de los cuerpos grasos

El tamaño testicular (TT), estimado como el diámetro antero-posterior del testículo mayor, se midió con un calibre vernier ( $\pm 0.01$  mm) usando un microscopio estereoscópico Olympus SZ 40. Para la histología testicular, removimos y deshidratamos un testículo y su epidídimo en machos adultos y juveniles en una serie de concentración creciente de etanol, y subsecuentemente los embebimos en parafina. Teñimos secciones (6-8  $\mu\text{m}$ , cortadas con un Micrótopo rotatorio manual tipo Erma) con Tricrómico de Masson (Martoja & Martoja-Pierson, 1970) y las examinamos usando un microscopio Olympus BX40 equipado con una cámara Pro-Series High Performance CCD. Adicionalmente, tomamos fotografías digitales de las diferentes condiciones testiculares y del epidídimo con los programas Pro-Series Capture Kit 3.00 e Image-Pro Plus 4.0.

En machos la gametogénesis se da por la proliferación de espermatogonias, espermatoцитos primarios y secundarios y finalmente la diferenciación en espermatozoides (Pudney, 1995; Méndez De la Cruz *et al.*, 2014; Figura 6). Los estadios espermatogénicos se determinaron siguiendo el criterio de Mayhew & Wright (1970) según el estadio más avanzado presente en el margen luminal de los túbulos seminíferos: (1) sólo espermatogonias, (2) espermatoцитos primarios y/o secundarios, (3) espermátides tempranas y tardías, (4) espermatozoides en la luz tubular y/o en el epidídimo, y (5) regresión testicular con escasos espermatozoides en una amplia luz tubular y presencia o ausencia de espermatozoides en epidídimo. Los epidídimos se clasificaron cualitativamente de acuerdo a la ausencia o presencia de espermatozoides. Se determinó el mínimo LHC a la madurez sexual en machos basado en el tamaño del individuo más pequeño que mostró espermatogénesis o espermatozoides en epidídimo.

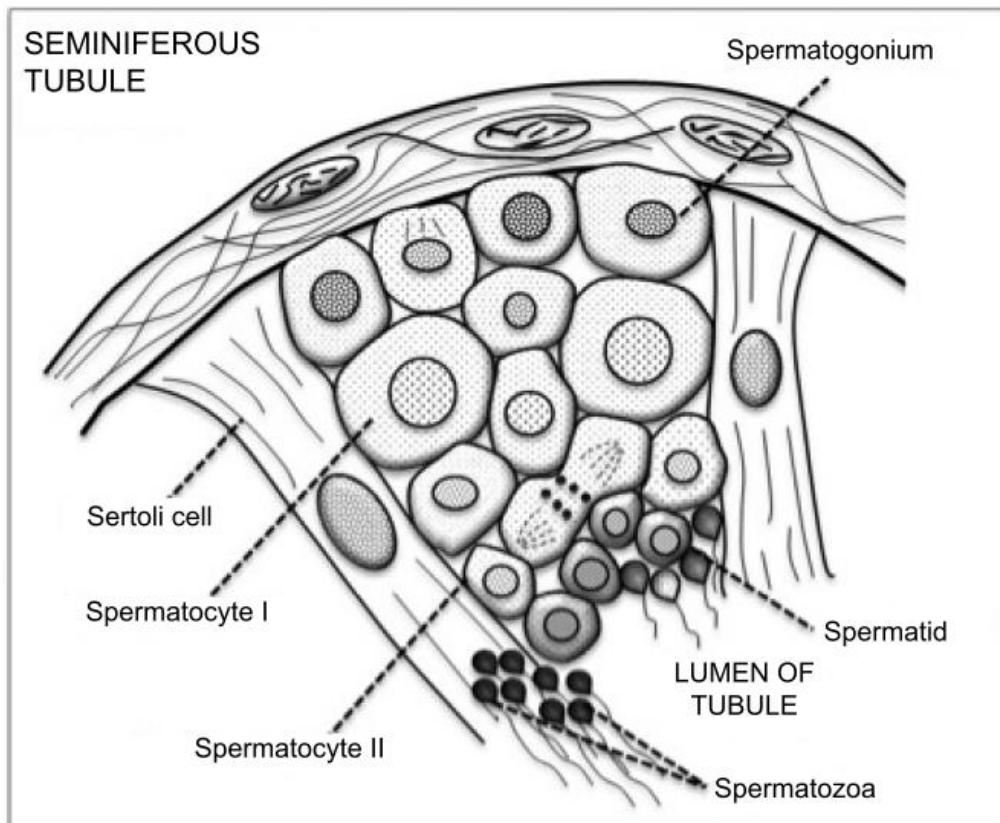


Figura 6: Representación de la diferenciación de las células germinales en los túbulos seminíferos durante la espermatogénesis, tomado de Méndez De la Cruz *et al.* (2014).

Los cuerpos grasos fueron extraídos de machos adultos, pesados (Ohaus Explorer,  $\pm 0,0001$  g), y fijados en formaldehído al 10%. Las masas de cuerpos grasos relativas fueron calculadas como los residuales de la masa de cuerpo graso vs. LHC. Debido al bajo tamaño de muestra, los análisis de cuerpos grasos ( $n = 6$ ) y algunos análisis comparando los estadios espermatogénicos ( $n_{\text{total}} = 18$ ) no se llevaron a cabo para *L. magellanicus*.

### Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual se determinó usando una muestra de hembras ( $n = 87$ ) y machos ( $n = 68$ ) adultos de *L. sarmientoi*, y hembras ( $n = 20$ ) y machos ( $n = 30$ ) adultos de *L. magellanicus*. Las variables morfométricas (Figura 7) se eligieron considerando las partes del cuerpo que muestran dimorfismo sexual más consistentemente (Medina & Ibarzüengoytía, 2010): largo hocico-cloaca (LHC), largo de cabeza, ancho de cabeza, alto de cabeza, ancho de la cola a la altura de la cloaca y ancho de cadera (no se

incluyeron hembras preñadas) medido como el ancho del cuerpo en la inserción anterior de las patas traseras. A su vez, las siguientes variables se midieron del lado derecho e izquierdo del cuerpo y se utilizó la media para el análisis: el diámetro de la pata delantera y de la pata trasera a la altura de la inserción de los hombros y la cintura pélvica respectivamente y el largo axila-ingle (distancia entre las patas delanteras y traseras, no se incluyeron hembras preñadas). Tomamos cada una de las variables usando un calibre Vernier ( $\pm 0,01$  mm). Además, el peso corporal (Ohaus, Scot Pro  $\pm 0.01$  g) se comparó entre machos y hembras adultos (no se incluyeron hembras preñadas).

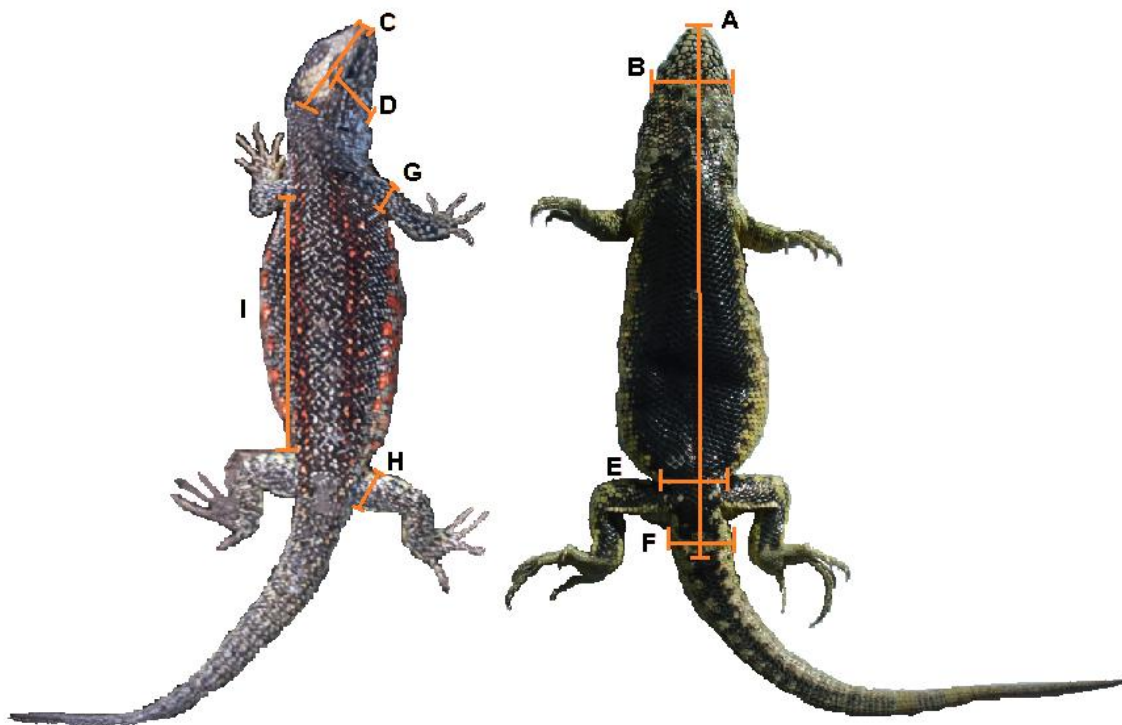


Figura 7: Fotografías dorsal y ventral de un ejemplar de *L. sarmientoi* en la cual se indican las variables morfométricas utilizadas: (A) largo hocico-cloaca, (B) ancho de cabeza, (C) largo de cabeza, (D) alto de cabeza, (E) ancho de cadera, (F) ancho de la cola a la altura de la cloaca, (G) diámetro de la pata delantera, (H) diámetro de la pata trasera y (I) largo axila-ingle.

## POLIMORFISMO EN MACHOS DE *Liolaemus sarmientoi*

### Ejemplares capturados y registro durante las capturas

Se capturaron machos adultos ( $n = 50$ ) de *L. sarmientoi* a lazo o a mano, en afloramientos rocosos, RN 3 a 39 km al SO de la ciudad de Río Gallegos, Departamento de Güer Aike, provincia de Santa Cruz ( $51^{\circ}51'S$ ,  $69^{\circ}24'O$ ; 109 msnm; GPS Garmin Map 60C Sx), a fines de noviembre de 2011 ( $n = 14$ ) y fines de octubre de 2013 ( $n = 36$ ), se georreferenció cada micrositio de captura (GPS Garmin Map 60C Sx). El sexo se determinó por la presencia de poros pre-cloacales.

En el campo se registraron las temperaturas corporales de captura ( $T_c$ ; termómetro TES 1303  $\pm 0,03^{\circ}C$ ), con una termocupla TES TP-K01 (1,62 mm de diámetro) insertada  $\pm 1$  cm dentro de la cloaca, de todos los lagartos fuera de sus refugios, llevando a cabo alguna actividad relacionada con la alimentación, comportamiento social o asoleamiento; la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) en el que estaba el lagarto al momento de la captura; la temperatura del aire a 1 cm del sustrato ( $T_a$ ) y la disponibilidad de microambientes térmicos (temperaturas operativas  $T_e$ , *sensu* Hertz *et al.*, 1993 y Huey *et al.*, 2009). También se les midió el largo hocico-cloaca (LHC) con un calibre digital ( $\pm 0,02$  mm) y se pesaron (50 g Pesola graduada  $\pm 0,3$  g).

### Determinación de los morfotipos de coloración

Para determinar la presencia del sistema social relacionado al polimorfismo de coloración se tomaron fotografías ventrales, dorsales y laterales de cada uno de los machos inmediatamente luego de la captura en el campo y también en el laboratorio (luego de todos los experimentos explicados a continuación), con una cámara VC-03 Nikon (D3100) utilizando el flash. De esta forma, los morfotipos fueron clasificados en el campo y también con las fotografías digitales tomadas en el laboratorio.

A partir de esto se le asignó un código de morfotipo, utilizando métodos desarrollados para otras especies de lagartijas por Sinervo & Lively (1996), Sinervo *et al.* (2006), Bastiaans *et al.* (2013), entre otros autores, según la coloración observada en los flancos del animal desde la axila a la cadera. Se clasificó el morfotipo de cada macho asignando números de 0 a 1 a cada eje de coloración (Tabla 2 y Figura 8), en donde el número 1 indica que el color era puro, si estaba mezclado con otro color se le

asigno el número 0,5 a cada color y si el color estaba ausente se le asignó el número 0. Luego se realizó un gráfico de frecuencias de todos los morfotipos de los machos capturados.

Tabla 2: Frecuencias asignadas a cada morfotipo observado en los flancos de machos adultos de *Liolaemus sarmientoi* y su figura asociada.

Coloración observada	Rojo	Amarillo	Figura
Rojo puro (RR)	1	0	8 <sup>A</sup>
Rojo-Amarillo (RA)	0,5	0,5	8 <sup>B</sup>
Amarillo puro (AA)	1	1	8 <sup>C</sup>

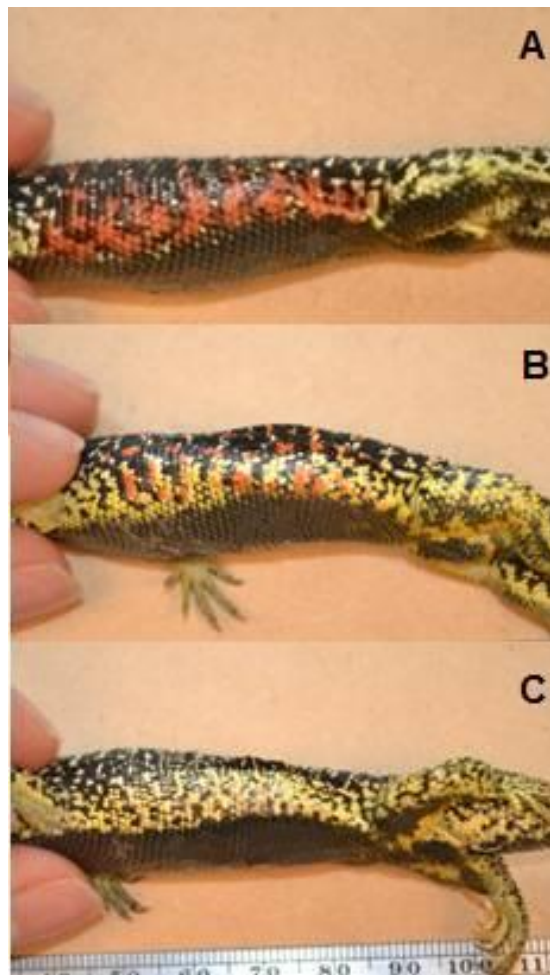


Figura 8: Morfotipos de coloración observados en los flancos de machos de *Liolaemus sarmientoi*: **A**: Morfotipo Rojo puro (RR); **B**: morfotipo Rojo-Amarillo (RA); **C**: morfotipo Amarillo puro (AA).

### Experimentos de comportamiento

Se seleccionó una submuestra de machos de *L. sarmiento* ( $n = 34$ ) de la misma población, capturados durante la época de cópula (fines de octubre de 2013), para registrar, a través de videos experimentales, los despliegues comportamentales entre dos machos de los distintos morfotipos.

Para la selección de los machos a enfrentar (*sensu* Bastiaans *et al.*, 2013) se tomó en cuenta que no presentaran una diferencia entre ellos en el tamaño corporal mayor de 4 mm de LHC y que la distancia entre los sitios donde fueron capturados no fuera menor a 40 m. Esto se realizó con el fin de evitar que en los enfrentamientos influyera el tamaño corporal, ya que puede influenciar la dominancia social en lagartijas (Tokarz, 1985; Carpenter, 1995; Sacchi *et al.*, 2009; Calsbeek *et al.*, 2010), y también para evitar el efecto de "querido enemigo", en el cual machos de territorios vecinos pueden haberse enfrentado con anterioridad (Whiting, 1999). Para esto se registraron todas las coordenadas del sitio de captura de cada macho, las cuales se compararon entre sí para medir la distancia entre territorios, utilizando el programa Geographic Distance Matrix Generator (versión 1.2.3, American Museum of Natural History, 2006). De esta forma, se calculó la distancia media al vecino más cercano: aproximadamente 20 m, y luego se duplicó esa distancia: 40 m, para tomarla como mínima distancia entre territorios de los machos a enfrentar.

Luego de la captura, los machos fueron trasladados al laboratorio en bolsas de captura individuales en donde permanecieron en un lugar oscuro y apartados unos de otros para prevenir interacciones y para minimizar los niveles de estrés. Luego, cada macho se manipuló con un guante de látex diferente, para evitar la mezcla de olores entre individuos antes del experimento, y se colocó dentro de un terrario de 55 x 35 x 24 cm (de paredes opacas) con un sustrato de arena (del sitio de muestreo) para llevar a cabo el experimento comportamental. Al comienzo del experimento el terrario contó con dos barreras de cartón para generar tres divisiones iguales, los machos a enfrentar se colocaron aleatoriamente en uno de los dos compartimientos a izquierda o derecha del terrario. La sección central se utilizó durante los experimentos para incentivar a los lagartos a aproximarse y llevar a cabo los enfrentamientos, la misma se componía de una roca central y arriba de ésta una lámpara incandescente de 40W para dar calor a la zona central e iluminación al terrario (*sensu* Bastiaans *et al.*, 2013). Entre cada



experimento entre machos el terrario y la roca se lavaron y secaron y el sustrato se renovó, para evitar que queden rastros que puedan influenciar los enfrentamientos futuros. Cada macho se utilizó sólo en 1 experimento.

Los experimentos se llevaron a cabo durante las horas de actividad de los lagartos en el campo (10:00 a 16:00 hs). Antes del comienzo del experimento, los machos se dejaron 5 min en el terrario con las divisiones y la luz prendida para aclimatarse al lugar. El experimento comenzó cuando se quitaron las barreras simultáneamente y finalizó a los 20 minutos (*sensu* Bastiaans *et al.*, 2013). El mismo se filmó con una videocámara Sony (VC-02) en un trípode para luego analizar los despliegues comportamentales en una PC. Al comienzo y al final del experimento se tomó la temperatura de cada ejemplar y de la roca central con una pistola infrarroja (AMPROBE IR-750,  $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ ).

Para el análisis de los despliegues comportamentales se registraron los comportamientos presentados en la Tabla 3, los cuales en su mayoría coinciden con comportamientos registrados durante encuentros con otros machos en otras lagartijas del género *Liolaemus* (Martins *et al.*, 2004; Labra *et al.*, 2007; Halloy, 2012; Halloy *et al.*, 2013), y de los géneros *Podarcis* (Sacchi *et al.*, 2009) y *Sceloporus* (Bastiaans *et al.*, 2013).

Tabla 3: Nombre de los tipos de despliegues comportamentales registrados durante los encuentros entre machos. También se incluye una descripción y categorización de los mismos. Fuentes: Martins *et al.* (2004), Labra *et al.* (2007), Sacchi *et al.* (2009), Halloy (2012), Bastiaans *et al.* (2013), Halloy *et al.* (2013) y Fernández J., observación personal.

<b>Nombre</b>	<b>Descripción</b>	<b>Categoría</b>
Lagartijeo (Push-up)	Es el comportamiento más común en <i>Liolaemus</i> . Cabeza y tronco suben y bajan. Proveen información sobre la identidad del individuo. Comunes en conflictos territoriales. Suelen ser más frecuentes en el macho que gana.	Agresión o Reto
Compresión lateral del cuerpo	Se arquea el torso para incrementar la superficie vertical a los costados del animal y exponer el color del cuerpo (lateral o del vientre).	Agresión o Reto
Acercamiento	Se mueve hacia el oponente mientras lo mira.	Agresión o Reto
Toque	El individuo entra en contacto con el oponente (otro contacto además del lengüetazo).	Agresión o Reto
Asoleo	Ocupa territorio para tomar temperatura: Se sube arriba de la roca y/o toma calor bajo la lámpara.	Dominancia
Lengüetazos al sustrato o al aire	Comportamiento general exploratorio.	Comportamiento exploratorio
Lengüetazos al oponente	Comportamiento general exploratorio.	Comportamiento exploratorio
Escape	Escape rápido del oponente. Corre alejándose del oponente luego de una interacción entre ellos.	Sumisión
Rasqueteo	Escarba el piso o paredes del terrario con las extremidades sin mirar al oponente	Sumisión
Movimientos de la cola	Meneo de la cola de lado a lado y/o arriba del torso y la cabeza.	Sumisión
Aplanamiento dorso-ventral	Aplastarse contra el suelo y cerrar los ojos.	Sumisión

Para evitar la pseudoréplica, los videos se analizaron tomando uno de los machos como macho focal (y el otro como el macho oponente), el cual se eligió previo al análisis según el morfotipo, tratando de equilibrar los morfotipos a analizar en cada video y a su vez, el lugar en donde se encontraban (derecha o izquierda del terrario). Los videos se analizaron con el programa Movie Maker versión 2012, el cual permite contar el número de movimientos efectuados en fotogramas ( $\pm 0.033$  seg). Se tomó en cuenta el tiempo transcurrido desde el comienzo del experimento y el primer despliegue comportamental del macho focal. Luego se anotaron el tipo de despliegue y el número de movimientos por despliegue realizados en todo el experimento. Todos los videos se analizaron por la misma persona sin el conocimiento previo del color del morfotipo involucrado en cada enfrentamiento.

#### Temperaturas preferidas

Luego de los experimentos de comportamiento (para los machos que los realizaron) o luego de las capturas, se registraron las temperaturas preferidas por los machos ( $n = 48$ ). Para ello se colocaron los machos en terrarios (100 x 20 x 13 cm) con un gradiente térmico de 17 a 45°C generado por lámparas incandescentes de 75W colocadas arriba de uno de los extremos del terrario. Para medir las temperaturas corporales preferidas de las lagartijas, a cada macho se le adhirió una termocupla ultrafina (0,08 mm) insertada  $\pm 1$  cm en la cloaca y sostenida a la base de la cola con cinta adhesiva hipoalérgica. Las termocuplas se conectaron a un data logger de temperaturas (USB-501-TC), el cual registró la temperatura corporal cada 1 min durante 2 horas, de esta forma se evitó la manipulación del animal cada vez que se tomó la temperatura. Para cada lagartija se calculó la temperatura media preferida y se comparó entre los morfotipos de coloración.

#### Resistencia física para la locomoción

Se midió la resistencia física para la locomoción de  $n = 47$  machos en una cinta de carrera ajustada a una velocidad de 0,5 km/h (*sensu* Sinervo *et al.*, 2000a). Se determinó el tiempo total en que los lagartos corrieron en la cinta hasta que mostraron signos visibles de agotamiento corporal (Sinervo & Huey, 1990; Sinervo *et al.*, 2000a). Los lagartos se estimularon a correr (cuando fue necesario) mediante suaves toques en la cola o la parte posterior de las patas traseras. Se los hizo correr a la temperatura

media corporal registrada en su ambiente natural para este grupo de machos ( $27,68 \pm 0,72^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 47$ ), para lo cual antes de la carrera se logró la temperatura deseada en un terrario con una lámpara incandescente de 75W. La temperatura se mantuvo mientras corrían gracias a otra lámpara incandescente de 75W colocada arriba de la cinta de carreras (*sensu* Sinervo *et al.*, 2000a).

### Medidas morfométricas

Luego de los experimentos los lagartos se midieron utilizando un calibre digital ( $\pm 0,02$  mm). Se tomaron las medidas de largo, ancho y alto de cabeza, largo axila ingle, largo de cola, largo máximo entre rodillas (medido ventralmente con los fémures extendidos perpendiculares al cuerpo), largo máximo entre codos (medido con las manos apoyadas y los brazos perpendiculares al cuerpo) y largo total de los brazos (medido con los miembros extendidos perpendicularmente al cuerpo, excluyendo las muñecas). Luego de todos los experimentos, las lagartijas fueron devueltas en buenas condiciones al exacto sitio de captura, utilizando el dato de los sitios de captura previamente georreferenciados (GPS Garmin Map 60C Sx).

## FISIOLOGÍA TÉRMICA DE HEMBRAS PREÑADAS DE *Liolaemus sarmientoi* Y EFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL DESARROLLO Y APTITUD DE RECIÉN NACIDOS

### Ejemplares capturados y registro durante las capturas

Se capturaron hembras adultas ( $n = 30$ ) de *L. sarmientoi* a lazo o a mano, en afloramientos rocosos, RN 3 a 39 km al SO de la ciudad de Río Gallegos, Departamento de Güer Aike, provincia de Santa Cruz ( $51^{\circ}51'S$ ,  $69^{\circ}24'O$ ; 109 msnm; GPS Garmin Map 60C Sx), los primeros días de enero de 2014, cada micrositio de captura fue georreferenciado (GPS Garmin Map 60C Sx). El sexo se determinó por la ausencia de poros pre-cloacales y, a través de palpación, se estimó que las hembras capturadas estaban preñadas. Mediante el conocimiento del ciclo reproductivo femenino de la especie, estudiado previamente para esta tesis, se calculó que las hembras cursaban entre 4-6 semanas de preñez (estado medio de desarrollo embrionario).

En el campo se registraron las temperaturas de captura ( $T_c$ ; termómetro TES 1303  $\pm$  0,03°C), con una termocupla TES TP-K01 (1,62 mm de diámetro) insertada  $\pm$  1 cm dentro de la cloaca, de todos los ejemplares en estado de actividad (lagartos fuera de sus refugios, llevando a cabo alguna actividad relacionada con la alimentación, comportamiento social o asoleamiento, *sensu* Ibarzüengoytía *et al.*, 2008); la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) en el que estaba el lagarto al momento de la captura; la temperatura del aire a 1 cm del sustrato ( $T_a$ ) y la disponibilidad de microambientes térmicos (temperaturas operativas  $T_e$ , *sensu* Hertz *et al.*, 1993 y Huey *et al.*, 2009).

### Temperaturas operativas

Se construyeron modelos cilíndricos de PVC grises de 1,5 x 8 cm para imitar un individuo de *L. sarmientoi*, y así estimar la temperatura que un individuo experimentaría en un microambiente específico (como al sol, a la sombra, bajo rocas u otros refugios). El tipo de modelo se eligió de acuerdo al que mejor representa un animal vivo y se calibró y validó para *L. pictus* y *L. elongatus*, especies de forma y tamaño semejantes a *L. sarmientoi*, mostrando una fuerte asociación entre la temperatura del modelo y la del ejemplar vivo ( $R > 0,91$ ; Kubisch *et al.*, en prensa). Para esto Kubisch y colaboradores colocaron la lagartija en un terrario (15 x 15 cm) con sustrato de arena y se la conectó a

una termocupla ultrafina insertada en la cloaca. También se colocaron en el terrario modelos de PVC y de cobre simultáneamente y se sometieron a diferentes situaciones de sol, sombra y de temperatura utilizando una lámpara infrarroja. A fin de descartar diferencias en el intercambio de calor entre la lagartija y el modelo, se registraron las temperaturas del modelo y la lagartija simultáneamente durante 2 horas (*sensu* Bakken & Angilletta Jr., 2014). Se eligió el modelo que mejor representa al lagarto usando una Correlación de Pearson (*L. pictus*,  $R = 0.914$ ,  $n = 11211$ ; *L. elongatus*,  $R = 0.966$ ,  $n = 172$ ;  $P < 0.001$ ).

De esta forma se obtuvieron las temperaturas operativas ( $T_e$ ) que representan la diversidad de microambientes térmicos que tienen las lagartijas y además la temperatura que tendría un lagarto que no termorregula (Hertz *et al.*, 1993). Cada modelo se conectó a una termocupla y se selló al final con silicona (Fastix<sup>®</sup>). Para registrar las temperaturas operativas, 6 modelos térmicos se conectaron a los termistores conectados a almacenadores de datos (HOBO Onset, USA) los cuales registraron la temperatura cada 30 segundos durante las capturas de la variedad de microambientes en donde los ejemplares fueron hallados. Además se dejaron 2 modelos térmicos de un HOBO, desde las capturas hasta la devolución de las hembras y las crías, que registraron la temperatura cada 5 minutos. La temperatura media obtenida por cada modelo durante el momento de la captura se utilizó para obtener la eficiencia de la termorregulación.

A su vez, para determinar la temperatura que experimentaría un huevo de un *Liolaemus* ovíparo en un nido potencial ubicado en el ambiente de captura de *L. sarmientoi*, se colocaron 7 termistores con termocuplas dentro de refugios y también enterradas a 10 y 15 cm de profundidad, debajo de rocas o arbustos, como sitios potenciales utilizados por las lagartijas para oviponer. Los almacenadores de datos HOBOS se dispusieron desde principios de enero a mediados de marzo y registraron la temperatura cada 5 minutos. La temperatura media obtenida por cada sensor se utilizó para obtener la  $T_e$  que un huevo experimentaría en ese ambiente en cada nido potencial.

#### Experimentos de hembras preñadas

Las lagartijas fueron llevadas al laboratorio en donde se les midió el largo hocico-cloaca (LHC; con un calibre digital  $\pm 0,02$  mm) y se les tomó el peso corporal (50 g Pesola graduada  $\pm 0,3$  g) cada 7 a 10 días hasta la fecha de parto. Las hembras se

colocaron en forma individual en terrarios de 100 x 20 x 30 cm (largo x ancho x alto), con arena como sustrato. Durante los experimentos de laboratorio se las alimentó 4 veces a la semana con larvas de *Tenebrio molitor* y grillos (*Acheta domesticus*) junto con un suplemento multivitamínico y calcio para reptiles, se les proveyó agua *ad libitum*, refugio y se les suministró luz UVB (Sylvania Repistar) durante 3,5 hs al día (12:30 a 16:00 hs, horario en el que las lagartijas mostraban mayor actividad en su ambiente natural) por medio de tubos fluorescentes ubicados a 30 cm de distancia de las lagartijas (*sensu* Lindgren, 2004). Durante el cautiverio de los 30 ejemplares capturados, 9 hembras aumentaron entre un 2,4 y un 10,9 % de peso corporal, 6 hembras no modificaron su peso y 15 hembras disminuyeron entre un 1,2 y un 13,3 % de peso corporal.

A su vez las lagartijas se mantuvieron en la misma habitación, expuestas a tubos de luz brillantes fluorescentes que reproducían las condiciones diarias de luz, en un ciclo de 12 h luz: 12 h oscuridad. Se registró la temperatura ambiental cada 5 minutos a través de compiladores de datos (HOBOS) ubicados dentro de los terrarios, para controlar la temperatura media durante el día, la noche y durante los tratamientos de temperatura. La temperatura ambiental durante los días de cautiverio se mantuvo entre 14,6 y 26,5°C con una temperatura media de  $19,6 \pm 0,01^\circ\text{C}$ .

Para comparar los efectos de la temperatura experimentada por las hembras preñadas y por los embriones en desarrollo en el éxito reproductivo, en los tiempos de gestación, el tamaño y peso relativo de la camada y en la aptitud de las crías, las hembras preñadas se asignaron al azar a cada uno de los dos tratamientos de temperatura hasta la fecha de parto (similar a los métodos realizados por Shine, 1995 para la especie de lagartija ovípara *Nannoscincus maccoyi*). El tratamiento *Temperatura nido* (*Nido*) consistió en exponer a un grupo de hembras preñadas (n = 16) a un gradiente térmico entre 17°C y 25°C (Figura 9), que corresponde al 25% y 75% respectivamente de los valores de la máxima temperatura que un huevo de un ovíparo alcanzaría en el ambiente natural (ver sección Resultados). El tratamiento *Temperatura preferida* (*Tpref*) consistió en exponer a otro grupo de hembras preñadas (n = 14) a un gradiente térmico logrado por luces incandescentes ubicadas en la parte superior, en un intervalo de temperatura entre 17°C y 45°C, el cual permitía a las hembras termorregular libremente para alcanzar la temperatura preferida (Figura 9).

La temperatura más alta del gradiente de los tratamientos *Nido* y *Tpref* se logró con lámparas incandescentes de 75W ubicadas a 40 cm y 20 cm de altura respectivamente, en uno de los extremos del terrario. Los tratamientos se llevaron a cabo durante 3,5 hs al día (12:30 a 16:00 hs), horario en el que las lagartijas mostraron mayor actividad en su ambiente natural. En el tratamiento *Nido* las lagartijas **seleccionan** la temperatura corporal eligiendo entre las temperaturas disponibles (de 17 a 25°C), por el contrario en el tratamiento *Tpref* las lagartijas eligen la temperatura que **prefieren** en todo el rango térmico tolerable (de 17 a 45°C). En el tratamiento *Tpref* no se les ofrece una mayor temperatura a las hembras ya que la temperatura máxima crítica registrada para *L. sarmientoi* fue de 44,1°C (Fernández J.B., datos no publicados).



Figura 9: Panel superior: Disposición de los terrarios en los cuales se ubicaron las hembras sometidas a los dos tratamientos de temperatura. Las mismas disponían de alimento, agua y refugio, 12L:12O y luz UVB. Panel inferior: A la izquierda se muestra el tratamiento *Nido* con un gradiente de temperaturas de 17 a 25°C, a la derecha se muestra el tratamiento *Tpref* con un gradiente de temperaturas de 17 a 45°C.



Se tomaron las temperaturas seleccionadas o preferidas por las hembras preñadas de los dos tratamientos: *Nido* y *Tpref*, respectivamente, durante dos horas (13:30 a 15:30 hs) cada 7 días las primeras 3 semanas y cada 10 días al final del experimento (para disminuir el estrés de los animales al ser manipulados). Para ello a cada hembra se le adhirió una termocupla ultrafina (0,08 mm) al vientre con cinta adhesiva hipoalergénica. En una de las hembras se realizó una comprobación simultánea de la temperatura registrada en el vientre del animal vs. la temperatura registrada en la cloaca y las temperaturas no difieren (Test *t* apareado:  $t_{27} = 0,45$ ,  $p = 0,659$ ), por lo que se realizaron todos los registros con las termocuplas fijadas en el vientre con el fin de disminuir el estrés provocado al colocar la termocupla en la cloaca de las hembras preñadas (ya que con la misma no pueden defecar y, si lo requieren, tampoco parir).

Las termocuplas fueron conectadas a un data logger de temperaturas (USB-501-TC), el cual registró la temperatura corporal cada 1 min durante 2 hs a fin de evitar la manipulación del animal cada vez que se tomó la temperatura. Para cada lagartija se estimó la temperatura media seleccionada (en el experimento *Nido*) y preferida (en el experimento *Tpref*).

Estas temperaturas se compararon con las de las demás hembras sometidas al mismo tratamiento, y la media de las temperaturas preferidas/seleccionadas por tratamiento se utilizó como temperatura de carrera para el experimento de aptitud de las crías.

#### Temperatura preferida de hembras preñadas vs. hembras no preñadas

Las temperaturas corporales de actividad ( $T_c$ ) y las temperaturas preferidas de las hembras sometidas al tratamiento *Tpref* tomadas luego de la captura se compararon con datos previos de temperaturas de actividad, temperatura preferida y eficiencia para la termorregulación (E) obtenidos para hembras adultas no preñadas durante febrero de 2007 y 2009. En base a estas variables ( $T_c$  y Temperatura preferida) y a las temperaturas operativas ( $T_e$ ) se obtuvieron los siguientes índices para las hembras preñadas y no preñadas (*sensu* Hertz *et al.*, 1993):

- Índice promedio de calidad térmica del hábitat desde la perspectiva de los organismos:  $d_e$  = es el promedio del valor absoluto de las diferencias entre las  $T_e$  y las temperaturas preferidas. Este índice permite estimar la disponibilidad de

microambientes térmicos en cada sitio de muestreo, incluidos en el intercuartil de las temperaturas preferidas por los ejemplares en el laboratorio.

- Índice de desviación individual:  $d_b$  = es el promedio del valor absoluto de las diferencias entre las  $T_c$  y el intercuartil de las temperaturas preferidas de cada ejemplar. Este índice permite determinar cuánto se alejan las temperaturas de actividad de los lagartos en su medio natural de aquellas que eligen en el laboratorio.
- Índice Eficiencia para la termorregulación:  $E = 1 - d_b/d_e$ . Se considera como la combinación de los recursos térmicos que los organismos disponen en los microambientes y su capacidad de termorregulación. Este índice permite estimar la existencia de termorregulación, correspondiendo los valores extremos a  $E = 1$  un excelente termorregulador,  $E = 0$  un termoconforme o termorregulador pasivo y  $E$  cercano a 0,50 un termorregulador moderado.

En los últimos 5 días del experimento se les incrementó la temperatura a las hembras sometidas al tratamiento *Nido* para que puedan termorregular a una temperatura mayor (máxima temperatura del gradiente 40°C, entre las 12:30 y 16:00 hs). Esto se hizo con el fin de acelerar los partos que hasta ese momento no se habían producido en las hembras del experimento *Nido*, en contraposición a las hembras del experimento *Tpref* que ya habían parido todas, y para poder devolver las hembras y las crías sometidas a los dos tratamientos en la misma época y antes del término de la temporada de actividad. Consideramos además que debido al tiempo de preñez transcurrido por estas hembras, de no parir podría peligrar la vida de las madres y de las crías.

#### Fenotipo de los recién nacidos: Aptitud para la carrera y morfometría corporal

Los terrarios se chequearon dos veces al día en busca de recién nacidos. Luego del parto, las hembras se palparon para confirmar que el parto de todas las crías hubiera finalizado, a los neonatos se les tomó el peso corporal (Balanza Ohaus Explorer,  $\pm 0,0001$  g) para obtener el peso de camada relativo, la cual se calculó como el peso total de los recién nacidos/el peso de la hembra luego del parto (*sensu* Wapstra, 2000). La condición corporal de la hembra postparto se obtuvo como el peso/el LHC (*sensu* Atkins *et al.*, 2007). Se registró la fecha de parto de la hembra y el estado y condición de desarrollo de los neonatos.

Se midió la aptitud de las crías de *L. sarmientoi* mediante la velocidad de carrera entre las 24 y 48 hs de nacidos, sin alimentarlas previamente ni entre experimentos (*sensu* Anguilletta Jr. *et al.*, 2002 y Fernández *et al.*, 2011). Sólo se sometieron al experimento de carreras aquellas crías viables que contaban con un desarrollo completo y buen estado de salud.

Las crías se dejaron en un ambiente oscuro y tranquilo antes de realizar las carreras. Para detectar las diferencias en el fenotipo de las crías éstas corrieron a la media de la temperatura seleccionada por las hembras preñadas en el experimento *Nido* (25°C), y a la media de la temperatura preferida por las hembras preñadas del grupo experimental *T<sub>pref</sub>* (34°C); ver sección Resultados. La temperatura deseada se logró utilizando un sistema de aire calefaccionado y baño térmico (con temperatura controlada y termostato): la temperatura del ambiente se mantuvo a la temperatura experimental deseada (Wang *et al.*, 2014) gracias a un caloventor, y la temperatura corporal de la cría antes de la carrera se alcanzó colocándola en un contenedor sellado (con agujeros en el extremo superior para permitir la entrada del aire) y pegado al fondo de un baño térmico de agua por 20 minutos, siguiendo la metodología de Wapstra (2000).

El dispositivo de carreras constó de una canaleta de madera de 1,15 m de largo con 8 fotocélulas infrarrojas dispuestas cada 0,15 m que registraron el movimiento del lagarto, conectadas a una PC que recopila los datos directamente. Se consideraron y utilizaron los tiempos de carrera entre fotocélulas para calcular la velocidad de carrera. Como sustrato se utilizó una lámina delgada de corcho la cual proporcionó tracción durante las carreras. Las crías corrieron a lo largo del dispositivo, estimuladas mediante suaves toques en la cola, hacia un refugio ubicado al final del mismo (Figura 10). Cada cría corrió tres veces y se tomó en cuenta la mayor velocidad de las tres repeticiones (Shine, 2004). Se dejó descansar a las crías 30 min entre las repeticiones (Wang *et al.*, 2014). Los lagartos corrieron a las dos temperaturas el mismo día, con un descanso de 4 horas mínimo entre experimentos. Los tratamientos se hicieron al azar, un grupo de crías comenzó con las carreras a 25°C y otro con las de 34°C.

De las tres carreras se obtuvieron (*sensu* Miles, 2004) la *Velocidad de carrera corta* (CC): La mayor velocidad (de las tres carreras) a lo largo de los primeros 15 cm, como una medida de aceleración (velocidad de pique) y la *Velocidad de carrera larga*

(CL): La mayor velocidad de toda la distancia recorrida (1,05 m), como una medida de la habilidad de la lagartija para mantener la velocidad a lo largo de una distancia relativamente larga (Figura 10). Se descartaron de los análisis las carreras en las cuales la cría se rehusó a correr, paró o corrió en la dirección contraria.

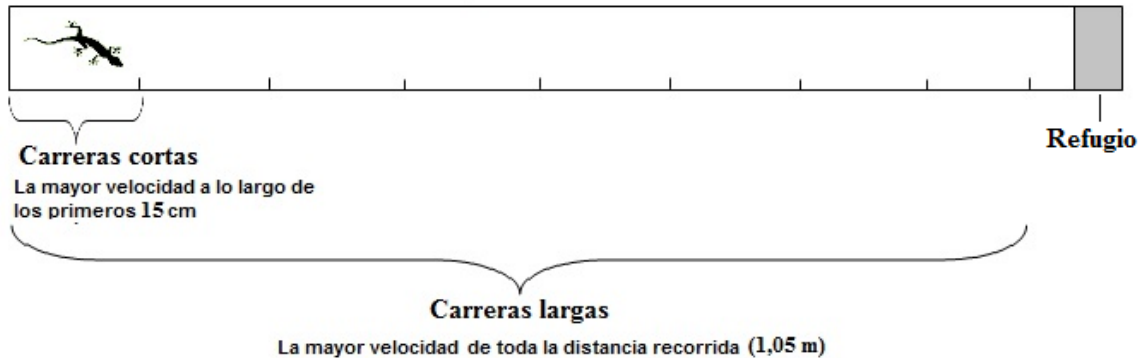


Figura 10: Esquema del dispositivo de carreras utilizado, el cual consta de 8 barreras infrarrojas dispuestas cada 0,15 m y un refugio al final del mismo. Se detalla a su vez las velocidades obtenidas (carrera corta y carrera larga).

Luego del nacimiento de aquellos recién nacidos que no corrieron o luego de las carreras se les midió el LHC, largo axila-ingle, largo y ancho de cabeza, la distancia entre rodillas y el largo de cola (calibre digital  $\pm 0,02$  mm). La condición corporal de la cría se obtuvo como el cociente entre el peso/el largo total (*sensu* Rock & Cree, 2003). Luego de los experimentos se alimentó a las crías y se les proveyó de agua *ad libitum*. Tanto las crías como sus madres se devolvieron en buenas condiciones al exacto sitio de captura de la hembra, utilizando el dato de los sitios de captura previamente georreferenciados (GPS Garmin Map 60C Sx).

## ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para los análisis estadísticos se utilizaron los programas estadísticos Sigma Stat 3.5<sup>®</sup>, SPSS 15.0<sup>®</sup> y Sigma Plot 10.0<sup>®</sup>. Para el análisis de las variables morfológicas, se calcularon los residuales estandarizados de la regresión entre el logaritmo natural de cada variable morfológica y ln (LHC) para descartar el efecto del tamaño corporal de los análisis. Además, con el propósito de comparar con el tamaño folicular o testicular relativo, calculamos los residuales de la regresión entre la masa de cuerpo graso y el LHC.

La dependencia entre variables se analizó a través de Regresiones Lineares simples o análisis de Correlación Spearman. Las fechas de captura fueron consideradas como días de un único año estándar (*sensu* Ibarzüengoytía & Cussac, 1999). Las diferencias entre los valores medios de dos muestras se analizaron usando Test *t* simple para muestras independientes o Test *t* apareado cuando correspondieron a dos ensayos realizados por los mismos ejemplares. Para más de dos análisis usamos un Análisis de variancia (ANOVA) con un método Holm-Sidak como test a *posteriori*, y ANCOVA cuando se incluyó una covariable en el modelo. El Análisis discriminante se utilizó para identificar las variables que mejor explican las diferencias entre sexos. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza fueron chequeados usando los análisis Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Cuando la normalidad y/o la homogeneidad de variancia no se cumplieron, se utilizaron pruebas no paramétricas equivalentes como Mann-Whitney, para la comparación de medias de dos muestras independientes y Wilcoxon para la comparación de medias de muestras repetidas para dos o tres ensayos. Las medias se expresan con su  $\pm$  error estándar ( $\pm$  ES).

# RESULTADOS



## RESULTADOS

### CICLO REPRODUCTIVO FEMENINO

#### Tamaño de hembras a la madurez sexual

En hembras de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* el tamaño mínimo de madurez sexual correspondió a hembras vitelogénicas y con útero tipo 2 y fue de 57,22 y 43,52 mm LHC, respectivamente (Tabla 4). El tamaño medio de hembras adultas (vitelogénicas, preñadas y postparto) de *L. sarmientoi* fue de  $76,24 \pm 0,63$  mm LHC ( $n = 103$ ), mientras que el tamaño medio de adultas de *L. magellanicus* fue  $54,11 \pm 1,36$  mm LHC ( $n = 19$ ). El tamaño folicular y los LHC de hembras juveniles, vitelogénicas, preñadas y postparto de ambas especies se muestra en Tabla 4.

Tabla 4: Tamaño folicular y largo hocico-cloaca (LHC, mm) de hembras juveniles, vitelogénicas, postparto y preñadas de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus*. Se indican las medias con su error estándar ( $\pm EE$ ), el valor mínimo y máximo (Mín y Máx) y tamaño de muestra ( $n$ ).

	<b>Juveniles</b>		<b>Vitelogénicas</b>		<b>Postparto</b>		<b>Preñadas</b>	
	<b>Media</b>	<b>Mín y Máx</b>	<b>Media</b>	<b>Mín y Máx</b>	<b>Media</b>	<b>Mín y Máx</b>	<b>Media</b>	<b>Mín y Máx</b>
<i>Liolaemus sarmientoi</i>								
<b>Tamaño folicular</b>	1,22 ( $\pm 0,04$ )	1,16-1,28	3,04 ( $\pm 0,20$ )	1,53-5,98	2,62 ( $\pm 0,10$ )	1,89-3,54		
<b>LHC</b>	55,38 ( $\pm 0,36$ )	54,68-55,88	73,58 ( $\pm 1,76$ )	57,22-97,68	79,45 ( $\pm 0,91$ )	71,80-87,03	76,33 ( $\pm 0,67$ )	65,08-89,13
<b>n</b>	3		26		20		57	
<i>Liolaemus magellanicus</i>								
<b>Tamaño folicular</b>	0,84 ( $\pm 0,09$ )	0,66-0,96	2,8 ( $\pm 0,46$ )	0,92-5,37	2,18 ( $\pm 0,19$ )	1,77-2,59		
<b>LHC</b>	37,41 ( $\pm 0,59$ )	36,6-38,56	53,35 ( $\pm 1,69$ )	43,52-61,58	55,15 ( $\pm 4,14$ )	48,08-66,98	55,73 ( $\pm 2,16$ )	52,01-59,50
<b>n</b>	3		12		4		3	

### Ciclo reproductivo femenino

Para las dos especies el tamaño folicular en hembras vitelogénicas se relacionó con el LHC (Regresiones lineales:  $F_{L. sarmientoi} 1, 25 = 24,30; r^2 = 0,50; p < 0,001; F_{L. magellanicus} 1, 11 = 11,52; r^2 = 0,53; p = 0,007$ ).

Se encontraron hembras preñadas de *L. sarmientoi* (n = 59) desde fines de primavera (fines de noviembre) hasta fin del verano (fines de febrero, Figura 11). Se encontraron hembras preñadas de *L. magellanicus* (n = 7) desde fines de primavera (mediados de diciembre) hasta fines del verano (fines de febrero, Figura 11). En las dos especies los nacimientos comienzan a mediados del verano (fines de enero), coincidiendo con la primera hembra postparto encontrada (útero tipo 3; Figura 11), y continúan hasta fines de febrero. Los partos de las hembras preñadas (n = 45) en cautiverio no se incluyeron en este análisis, ya que el cautiverio puede influenciar los tiempos de los eventos reproductivos. En hembras preñadas los folículos observados fueron más pequeños que el folículo más pequeño medido en hembras vitelogénicas de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* (1,53 mm y 0,92 mm, respectivamente).



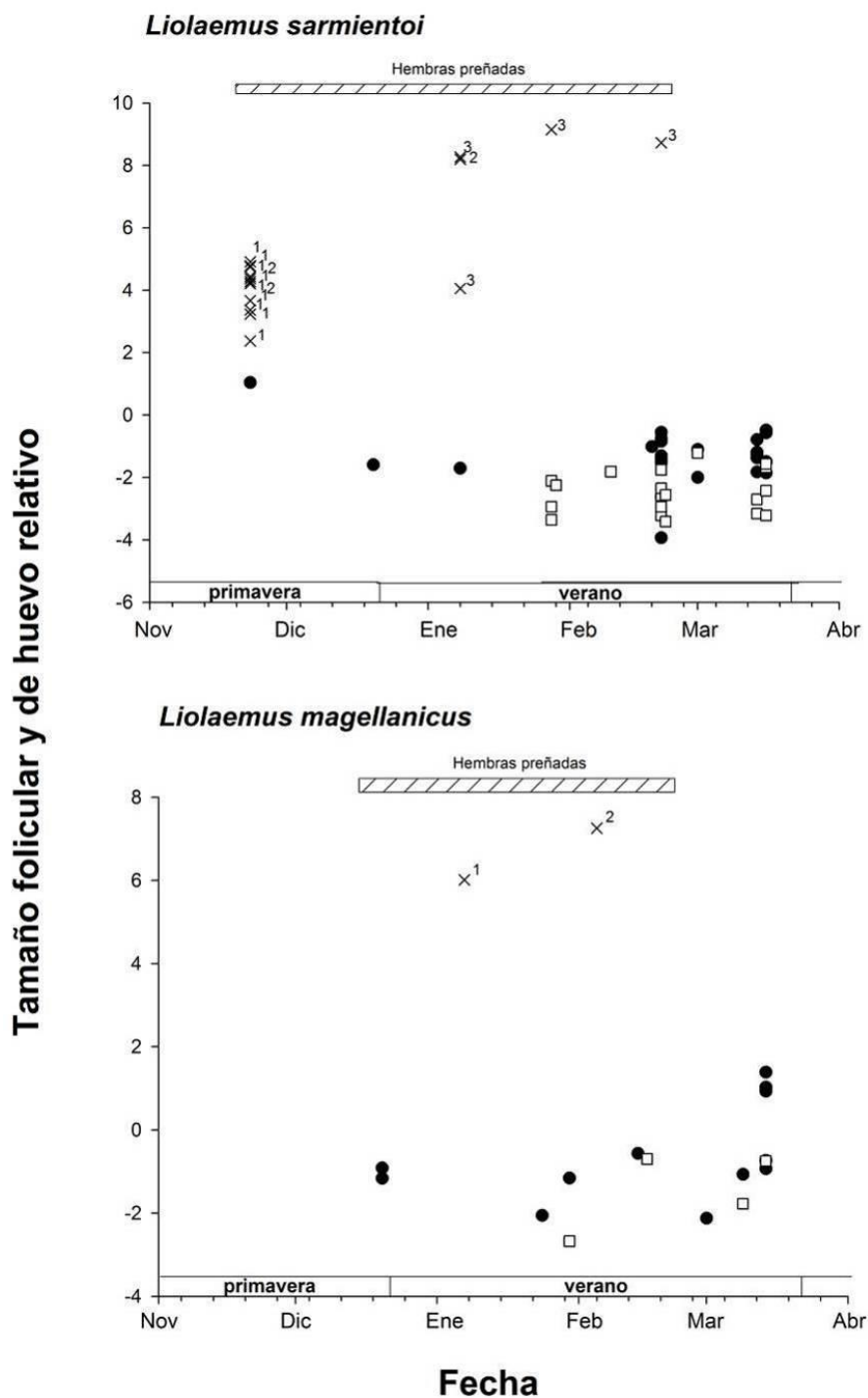


Figura 11. Tamaño folicular y de huevo (en útero) de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus* durante el periodo de actividad: hembras vitelogénicas (●), hembras postparto (□) y huevos (x) con el estado de desarrollo embrionario (1 temprano, 2 medio y 3 avanzado). Las barras horizontales representan el periodo en el que se observaron hembras preñadas.

---

Las hembras postparto de *L. sarmientoi* no mostraron un incremento notable del tamaño folicular vitelogénico luego del parto (Regresión lineal:  $F_{1, 19} = 0,27$ ;  $r^2 = 0,01$ ;  $p = 0,612$ ). La fecha de parto no se relaciona con diferencias en el LHC de hembras postparto de *L. sarmientoi* capturadas en enero, febrero o marzo (ANOVA:  $F_{2, 19} = 0,25$ ;  $p = 0,781$ ; Media  $_{SVL \text{ Enero}} = 78,16 \pm 2,69$  mm;  $n = 4$ ; Media  $_{SVL \text{ Febrero}} = 79,92 \pm 4,28$  mm,  $n = 10$ ; y Media  $_{SVL \text{ Marzo}} = 79,53 \pm 4,83$  mm,  $n = 6$ ).

Las hembras reproductivas de *L. sarmientoi* mostraron un incremento en el tamaño folicular debido a la vitelogénesis desde fines de la primavera (diciembre) hasta fines de la primavera del siguiente año (fines de noviembre) luego del periodo de brumación (Regresiones lineales:  $F_{1,25} = 11,00$ ;  $r^2 = 0,31$ ;  $p = 0,003$ ; Figura 12). Hubo un incremento en el tamaño del huevo en útero, desde fines de la primavera hasta fines del verano, de acuerdo a los diferentes estados de desarrollo embrionario ( $F_{1,15} = 35,11$ ;  $r^2 = 0,72$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 12 y Figura 13). Estos análisis no se llevaron a cabo para *L. magellanicus* debido al bajo tamaño de muestra, sin embargo la distribución de los datos se puede observar en la Figura 12.

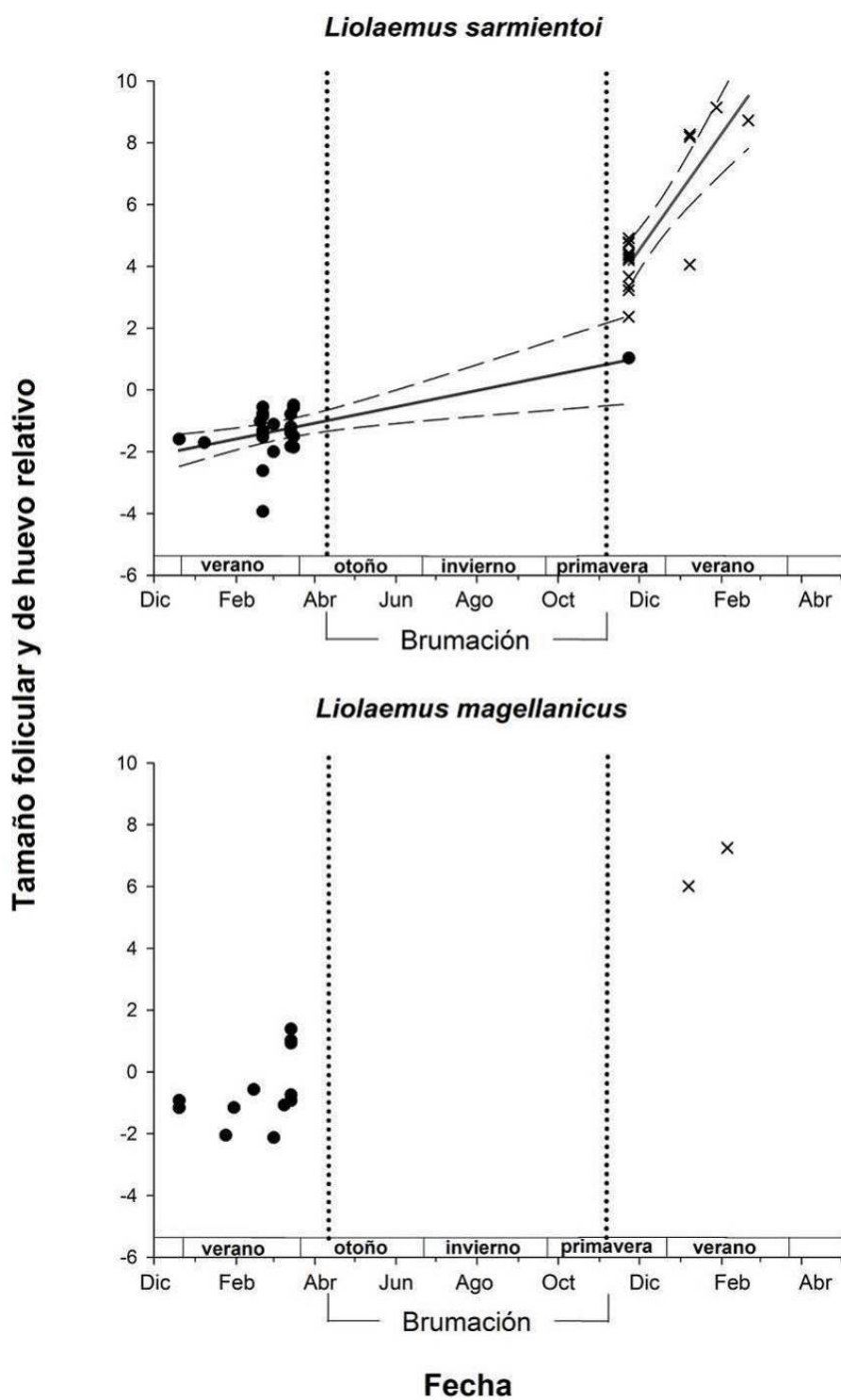


Figura 12. Regresión lineal (línea continua) y 95% intervalos de confianza (líneas entrecortadas) del tamaño folicular relativo (●) y el tamaño del huevo (x) de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus* a lo largo del año. Las líneas verticales punteadas indican el periodo de brumación para las lagartijas patagónicas.

Tamaño de huevo en útero, estados de desarrollo embrionario, tamaño de camada, tamaño de crías, frecuencia reproductiva y fecundidad media anual

El tamaño medio del huevo para *Liolaemus sarmientoi* fue de  $10,28 \pm 0,52$  mm ( $n = 16$ ) desde 7,74 a 14,21 mm y los estados de desarrollo embrionario observados a lo largo del periodo de preñez fueron temprano ( $n = 9$ ), medio ( $n = 3$ ) y avanzado ( $n = 4$ , Figura 13). En *L. magellanicus* dos hembras estaban preñadas, con un tamaño medio de huevo de 9,24 y 10,99 mm y un estado de desarrollo embrionario temprano y medio respectivamente. En *L. sarmientoi* hubieron diferencias en el tamaño de huevo entre los estados de desarrollo embrionario temprano y avanzado (ANOVA:  $F_{2, 15} = 11,01$ ;  $p = 0,002$ ;  $Media_{\text{temprano}} = 9,00 \pm 0,82$  mm,  $n = 9$ ;  $Media_{\text{medio}} = 10,75 \pm 1,55$  mm;  $n = 3$ ; y  $Media_{\text{avanzado}} = 12,80 \pm 2,14$  mm,  $n = 4$ ; Holm-Sidak método:  $t_{\text{temprano vs. avanzado}} = 4,64$ ;  $p < 0,001$ ,  $t_{\text{avanzado vs. medio}} = 1,98$ ;  $p > 0,05$ ,  $t_{\text{medio vs. temprano}} = 1,92$ ;  $p > 0,05$ ). Las hembras preñadas de *L. sarmientoi* no mostraron una relación entre el LHC y el tamaño del huevo (Regresiones lineares:  $F_{1,15} = 0,07$ ;  $r^2 = 0,005$ ;  $p = 0,798$ ), ni tampoco entre el LHC y el LHC de las crías ( $F_{1,13} = 4,50$ ;  $r^2 = 0,273$ ;  $p = 0,055$ ).

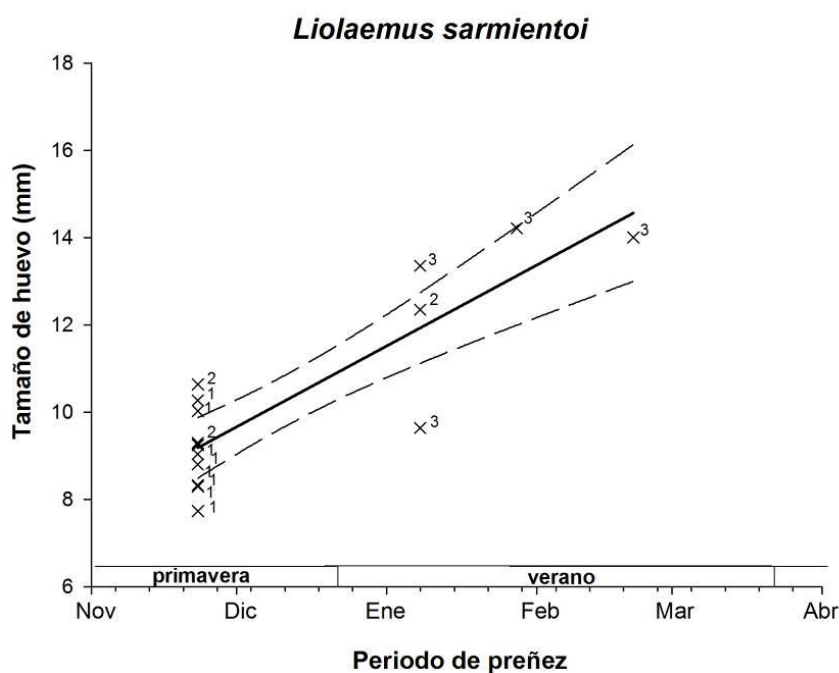


Figura 13. Relación entre el tamaño del huevo (x) y el periodo de preñez para *Liolaemus sarmientoi*. Estados de desarrollo embrionario: temprano (1), medio (2) y avanzado (3), se indican también la regresión linear (línea sólida negra) y los intervalos de confianza 95% (líneas entrecortadas).

En *Liolaemus sarmientoi* el tamaño medio de camada fue de  $4,12 \pm 0,18$  (hembras preñadas  $n = 57$ , rango de tamaño de camada entre 2 a 7 embriones), y para *L. magellanicus* el tamaño medio de camada fue de  $3,40 \pm 0,24$  (hembras preñadas  $n = 5$ , rango de tamaño de camada entre 3 a 4 embriones). En *L. sarmientoi* el tamaño de camada se relacionó con el LHC de la hembra (Regresión lineal:  $F_{1, 56} = 14,77$ ;  $r^2 = 0,21$ ;  $p < 0,001$ ; todas las  $n = 57$  hembras preñadas incluidas). El LHC medio de las crías ( $n_{\text{hembras preñadas}} = 14$ ) fue de  $31,52 \pm 0,32$  mm y el largo total medio de las crías (LHC + largo de cola) fue de  $67,14 \pm 0,86$  mm. La frecuencia reproductiva de *L. sarmientoi* es anual a bianual y su fecundidad media anual es de 3,09 crías/hembra/año. En *L. magellanicus* la frecuencia reproductiva es anual a bianual y su fecundidad media anual es de 2,55 crías/hembra/año.

### Ciclo de los cuerpos grasos

En hembras vitelogénicas y postparto de *L. sarmientoi*, la masa de cuerpos grasos no se relacionó con el LHC (Regresión lineal:  $F_{1, 18} = 4,20$ ;  $r^2 = 0,198$ ;  $p = 0,056$ ). Las hembras vitelogénicas de *L. sarmientoi* mostraron grandes masas de cuerpos grasos durante la primavera-verano. Las menores masas de cuerpos grasos se encontraron en hembras preñadas y luego nuevamente cuerpos grasos grandes inmediatamente luego del parto, el próximo verano (Figura 14). Hubieron diferencias entre las masas de cuerpos grasos de hembras vitelogénicas, preñadas y postparto de *L. sarmientoi* (ANOVA:  $F_{2, 22} = 9,86$ ;  $p = 0,001$ ;  $\text{Media}_{\text{vitelogénicas}} = 0,12 \pm 0,07$  g,  $n = 10$ ;  $\text{Media}_{\text{postparto}} = 0,22 \pm 0,09$  g,  $n = 9$ ; y  $\text{Media}_{\text{preñadas}} = 0,02 \pm 0,05$  g,  $n = 4$ ; método Holm-Sidak:  $t_{\text{postparto vs. preñadas}} = 4,26$ ;  $t_{\text{postparto vs. vitelogénicas}} = 2,85$ ;  $t_{\text{vitelogénicas vs. preñadas}} = 2,12$ ;  $p < 0,05$ ). En *L. magellanicus* estos cambios en la masa de cuerpos grasos no fueron notables ( $n_{\text{vitelogénicas}} = 1$ ,  $n_{\text{postparto}} = 4$ ). En ambas especies, las hembras preñadas mostraron pequeños ( $\leq 0,1$  g) o ausencia de cuerpos grasos.

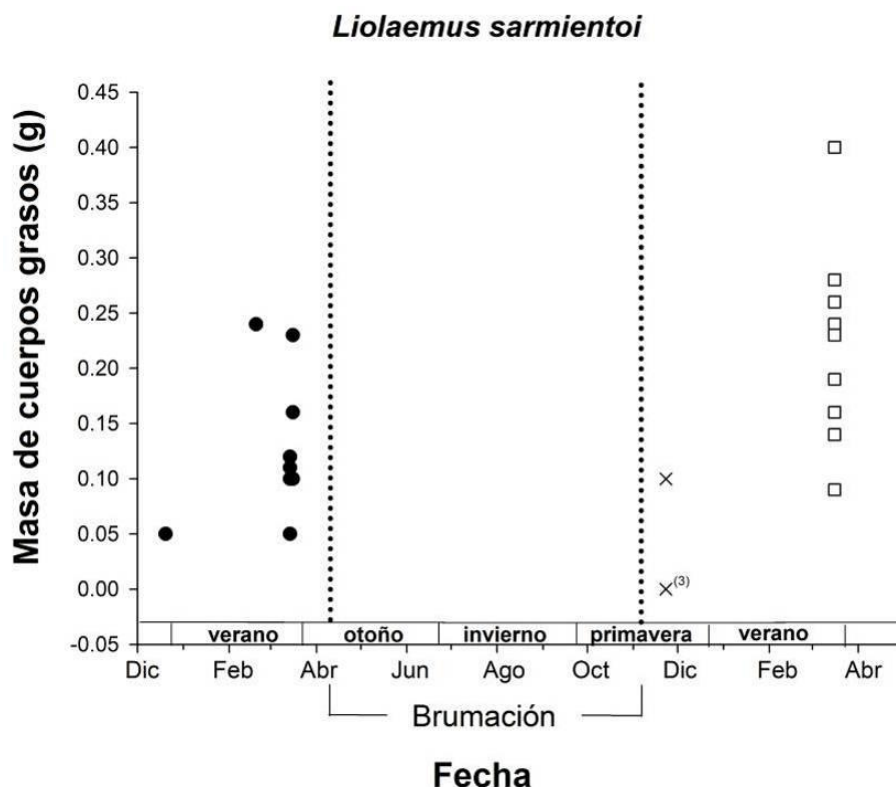


Figura 14. Masa de los cuerpos grasos de hembras vitelogénicas (●), preñadas (x) y postparto (□) de *Liolaemus sarmientoi* a lo largo del año. Las líneas verticales punteadas indican el periodo de brumación para las lagartijas patagónicas. Los números entre paréntesis indican tamaño de muestra.

No hubo relación entre el tamaño relativo de folículos y la masa relativa de cuerpos grasos en hembras vitelogénicas de *L. sarmientoi* (Regresión lineal:  $F_{1,9} = 4,08$ ;  $r^2 = 0,34$ ;  $p = 0,078$ ) o en hembras postparto de *L. sarmientoi* ( $F_{1,8} = 1,30$ ;  $r^2 = 0,16$ ;  $p = 0,291$ ). Las masas de cuerpos grasos de *L. sarmientoi* no fueron diferentes entre hembras vitelogénicas y postparto (ANCOVA:  $F_{2, 18} = 3,51$ ;  $p = 0,054$ ; Media vitelogénicas =  $0,12 \pm 0,02$  g,  $n = 10$ ; Media postparto =  $0,22 \pm 0,03$  g,  $n = 9$ ), usando LHC como covariable en el análisis ( $t$ -test postparto vs. vitelogénicas :  $t_{17} = -4,62$ ;  $p < 0,001$ ).

---

## CICLO REPRODUCTIVO MASCULINO

### Tamaño del macho a la madurez sexual

En *L. sarmientoi*, el tamaño mínimo del macho a la madurez sexual fue de 49,1 mm LHC, el cual corresponde a un macho con el estadio de espermátida, y en *L. magellanicus* fue de 46,7 mm LHC, el cual corresponde a un macho con el estadio espermatocono. La media y el rango de LHC para machos adultos de ambas especies se puede observar en la Tabla 5. Los juveniles de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* tienen un LHC medio de  $49,6 \pm 2,3$  mm (Rango: entre 36,6 y 63,2 mm;  $n = 13$ ) y un LHC medio de  $39,1 \pm 1,7$  mm (37,5-40,8 mm;  $n = 2$ ), respectivamente.

### Ciclo reproductivo masculino

En *L. sarmientoi* hay una relación positiva entre el tamaño testicular y el LHC de adultos (Regresiones lineales:  $F_{1,60} = 58,31$ ,  $r^2 = 0,50$ ,  $p < 0,001$ , Figura 15) y juveniles ( $F_{1,12} = 50,70$ ,  $r^2 = 0,82$ ,  $p < 0,001$ , Figura 15). En adultos de *L. magellanicus* no hay una relación entre el tamaño testicular y el LHC ( $F_{1,25} = 3,48$ ,  $r^2 = 0,13$ ,  $p = 0,075$ , Figura 15). En adultos de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus*, el tamaño testicular relativo aumentó a lo largo de la temporada de actividad (Regresión lineal:  $F_{L. sarmientoi} 1,60 = 20,24$ ,  $r^2 = 0,25$ ;  $F_{L. magellanicus} 1,25 = 32,38$ ,  $r^2 = 0,57$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 16), pero no mostró una correlación con los estadios espermatogénicos (Correlaciones Spearman:  $\rho_{L. sarmientoi} = 0,10$ ,  $p = 0,60$ ,  $n = 27$ ;  $\rho_{L. magellanicus} = 0,30$ ,  $p = 0,23$ ,  $n = 18$ ). En adultos de *L. sarmientoi*, el tamaño testicular relativo no mostró diferencias entre los estadios espermatogénicos (ANOVA:  $F_{3,26} = 0,49$ ,  $p = 0,69$ ).



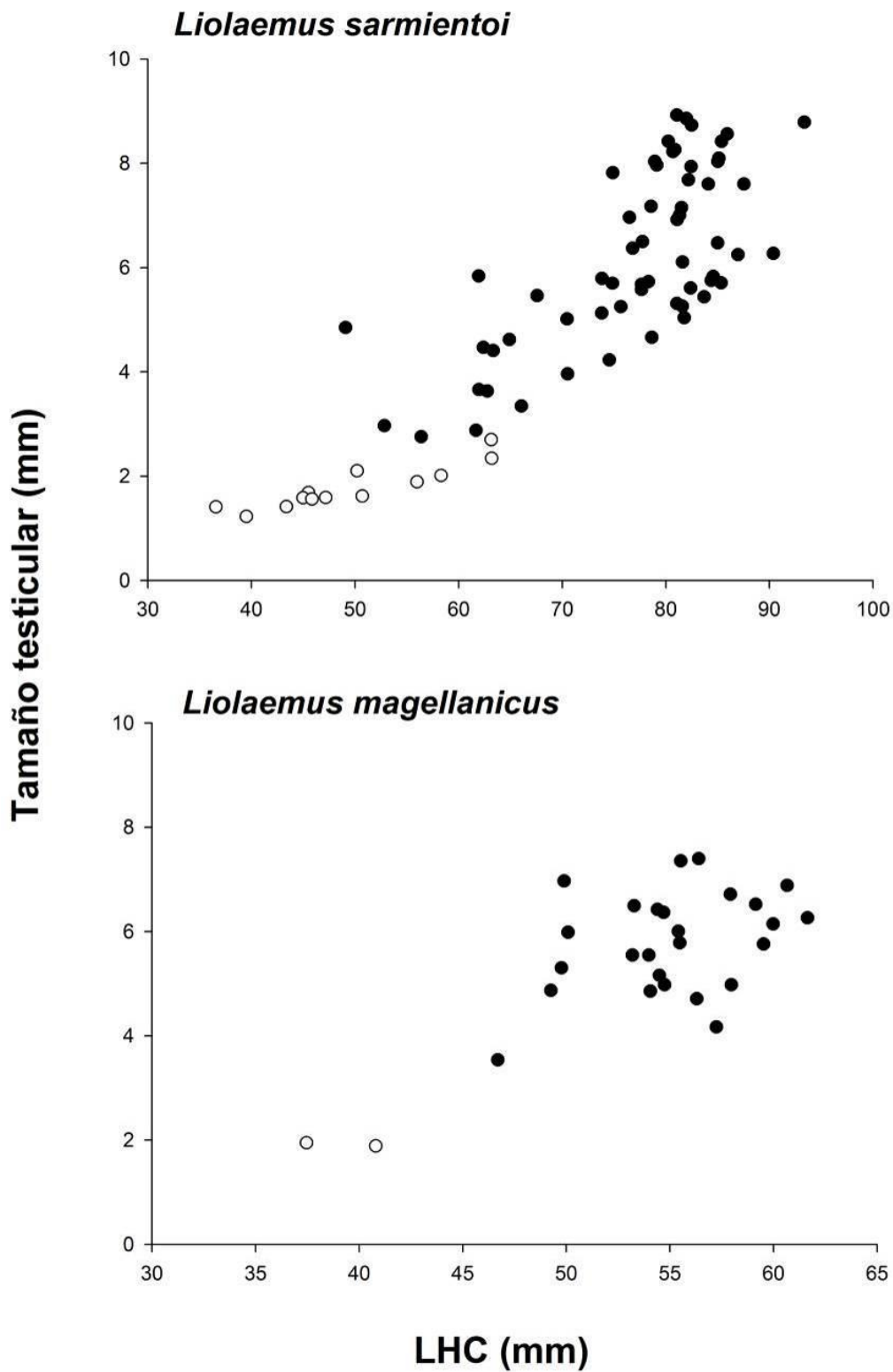


Figura 15. Relación entre tamaño testicular y el largo hocico-cloaca (LHC) de adultos (●) y juveniles (○) de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus*.

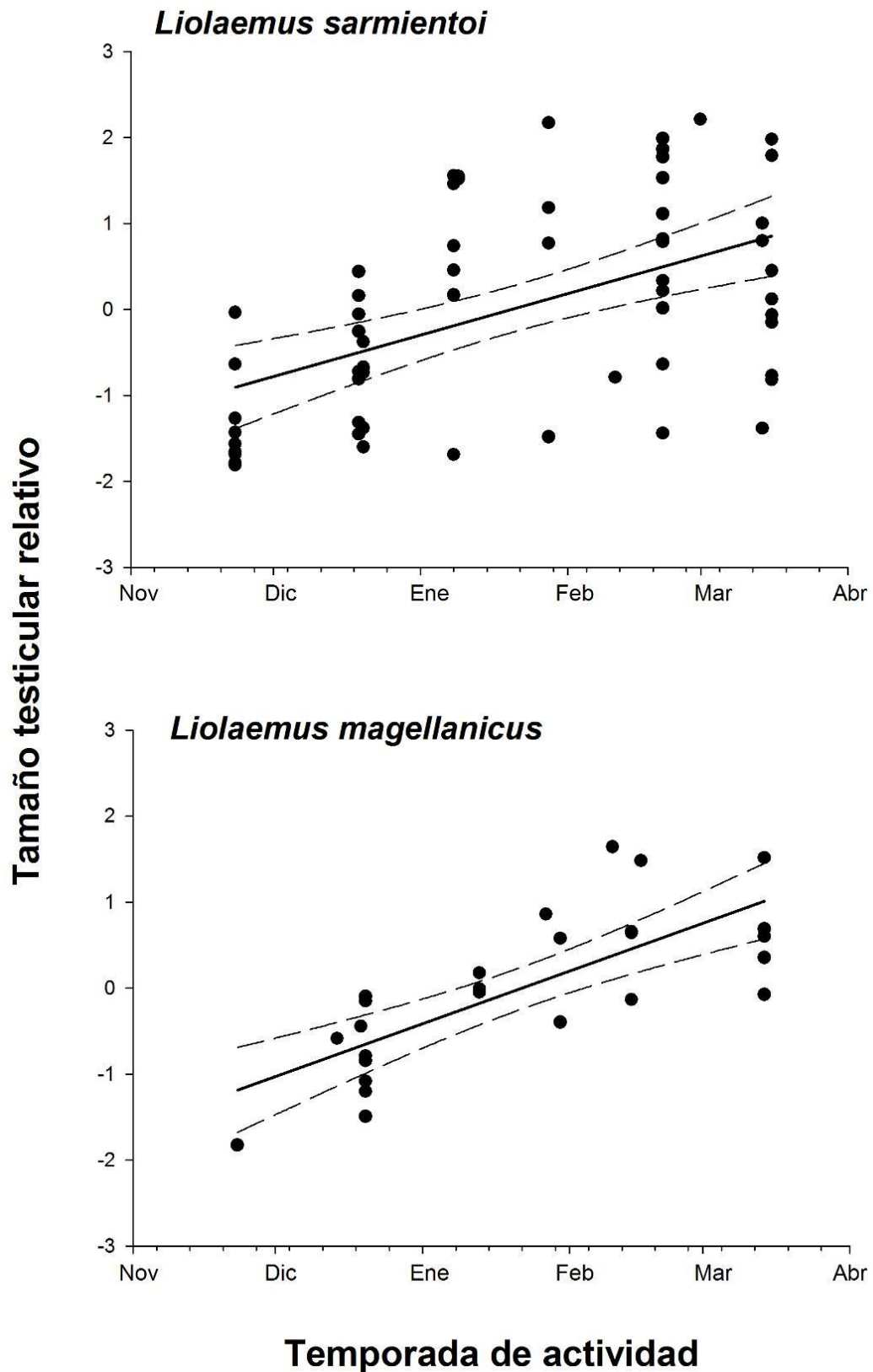


Figura 16. Tamaño testicular relativo a lo largo de la temporada de actividad de adultos de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus*. Se indican la regresión lineal (línea continua) y los intervalos de confianza al 95% (líneas entrecortadas).

---

La Figura 17 muestra los diferentes estadios espermatogénicos testiculares y el epidídimo con espermatozoides de las dos especies. En adultos de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus*, los diferentes estadios espermatogénicos no mostraron una correlación con la fecha a lo largo de la temporada de actividad (Correlación Spearman:  $\rho_{L. sarmientoi} = -0,35$ ,  $p = 0,07$ ,  $n = 27$ ;  $\rho_{L. magellanicus} = 0,101$ ,  $p = 0,69$ ,  $n = 18$ ; Figura 18). Los machos de *L. sarmientoi* sólo con espermatoцитos (Media LHC = 61,7 mm) fueron más pequeños en LHC que el resto de los adultos (con espermatidas, espermatozoides y regresión testicular, Media LHC = 81,3 mm) (Mann-Whitney:  $U = 102,00$ ,  $n_{\text{espermatoцитos}} = 5$ ,  $n_{\text{resto de adultos}} = 22$ ,  $p = 0.004$ ).

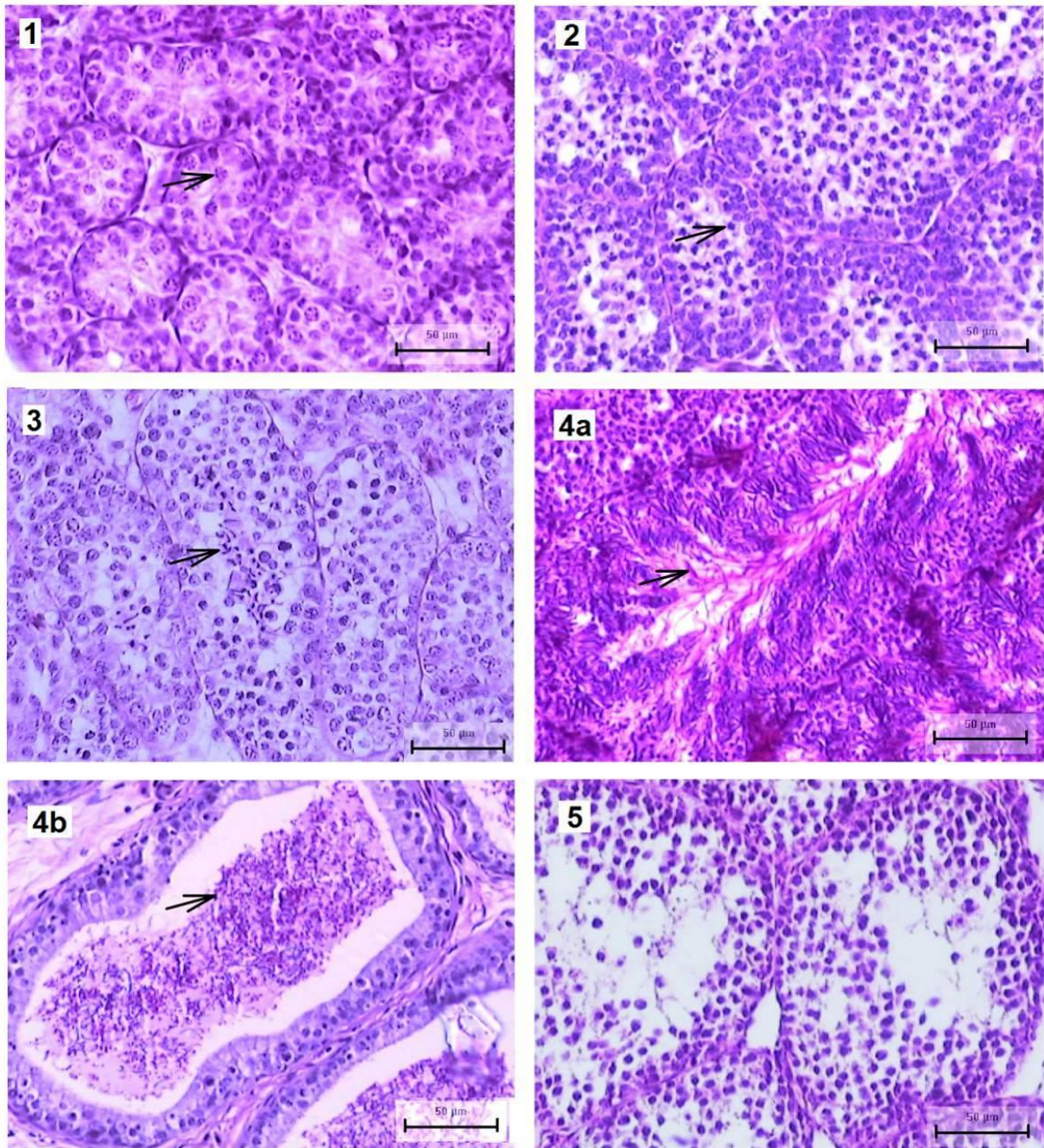


Figura 17. Estadios espermatogénicos en *Liolaemus sarmientoi* (Ls) y *L. magellanicus* (Lm). Se indica el tipo celular más avanzado en el margen luminal del túbulo seminífero (flecha): sólo espermatogonia (1, Ls); espermatocitos (2, Lm); espermátidas (3, Ls); espermatozoides en el lumen tubular (4a, Lm); espermatozoides en epidídimo (4b, Ls); y regresión testicular (5, Ls). Tinción con Tricrómico de Masson. Barras = 50 µm.

Los machos de *L. sarmientoi* con espermatozoides ( $n = 14$ ) y juveniles con espermatogonias ( $n = 9$ ) estuvieron presentes desde primavera hasta fines del verano (Figura 18). Los machos con el estadio espermatocito ( $n = 5$ ) estuvieron presentes desde fines de primavera hasta fines del verano, los machos con el estadio espermátida ( $n = 4$ ) sólo en verano y los machos con el estadio de regresión ( $n = 4$ ) se encontraron desde fines de primavera hasta mediados del verano (Figura 18). Los machos de *L. magellanicus* con espermatozoides ( $n = 10$ ) estuvieron presentes durante toda la temporada de actividad, desde primavera hasta fines del verano (Figura 18). Los juveniles ( $n = 2$ ) con espermatogonias se encontraron a fines de la primavera y al final del verano (Figura 18). Encontramos machos con el estadio espermatocito ( $n = 1$ ) y estadio espermátida ( $n = 2$ ) a fines de la primavera, y machos con el estadio de regresión ( $n = 5$ ) desde mediados de primavera hasta mediados del verano (Figura 18). El análisis histológico de los epidídimos muestra que los machos con espermatozoides en epidídimos estuvieron presentes a lo largo de la temporada de actividad (Figura 18). Dos machos de fines de diciembre mostraron el estadio espermátida en los túbulos seminíferos y abundante reserva de esperma en los epidídimos.



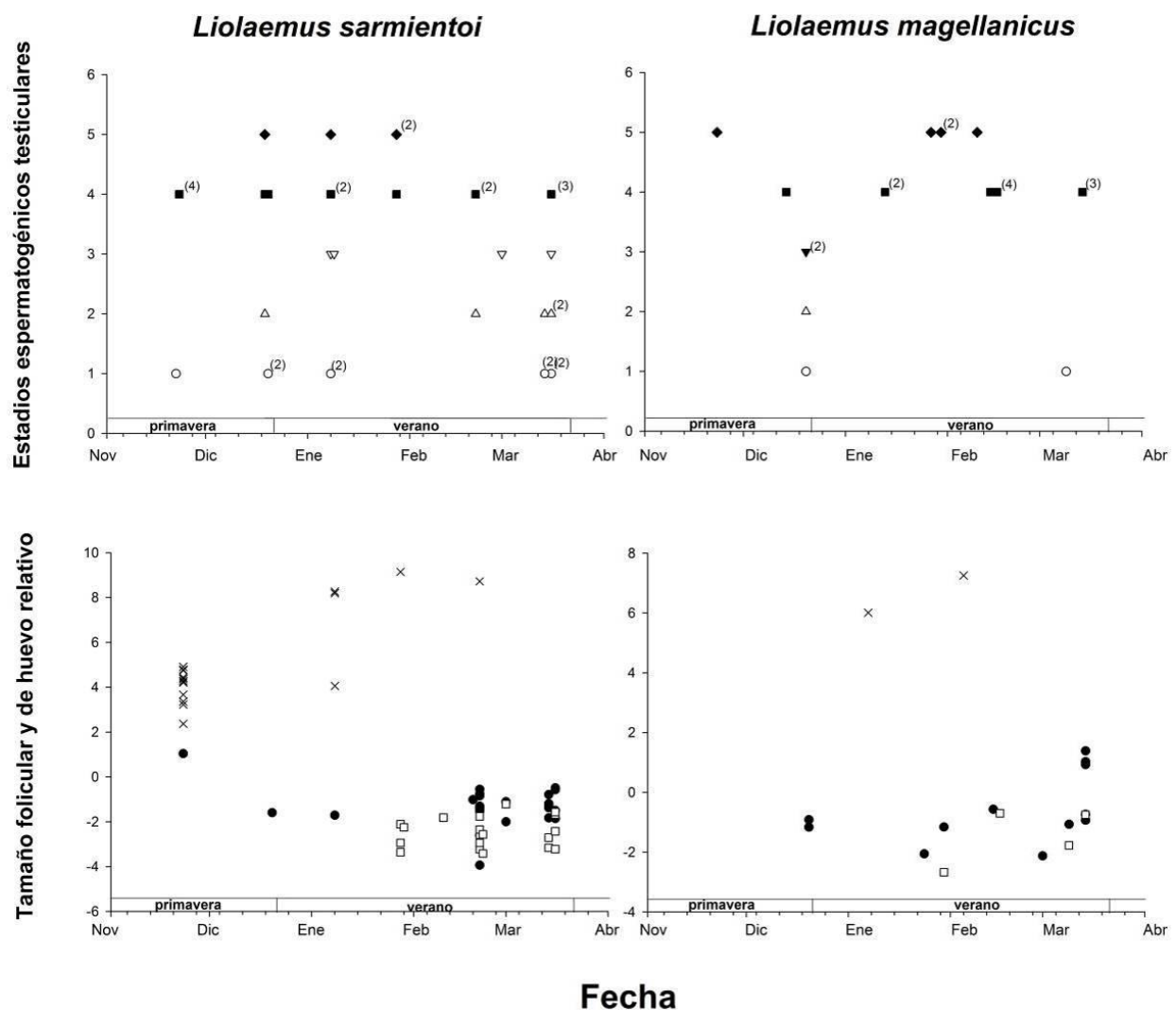


Figura 18. Estadios espermatogénicos testiculares y tamaño folicular relativo y tamaño de huevo de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus* durante el periodo de actividad. En machos: sólo espermatogonia (○); espermatocitos (△); espermátidas en *L. sarmientoi* (▽); espermátidas con espermatozoides en epidídimo en *L. magellanicus* (▼); espermatozoides en lumen tubular y en epidídimo (■); y regresión testicular con espermatozoides en epidídimo (◆); números indican el tamaño de muestra. En hembras: vitelogénicas (●); postparto (□); y tamaño de huevo intrauterino en hembras preñadas (x).

### Ciclo de los cuerpos grasos

La masa relativa de los cuerpos grasos de adultos de *L. sarmientoi* aumentó linealmente a lo largo de la temporada de actividad (Regresiones lineares:  $F_{1,17} = 18,77$ ,  $r^2 = 0,54$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 19) y con el tamaño testicular relativo ( $F_{1,17} = 11,10$ ,  $r^2 = 0,41$ ,  $p = 0,004$ ; Figura 19).

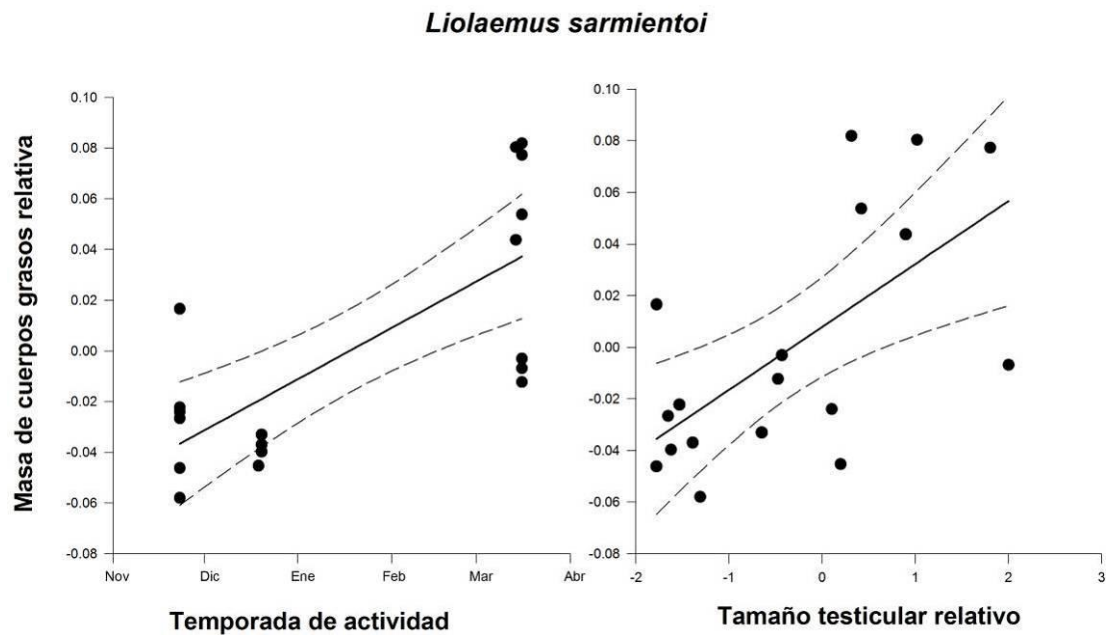


Figura 19. Masa de cuerpos grasos relativa a lo largo de la temporada de actividad y relación con el tamaño testicular relativo de adultos de *Liolaemus sarmientoi*. Se indican la regresión lineal (línea continua) y los intervalos de confianza al 95% (líneas entrecortadas).

### Dimorfismo sexual

En los adultos de *L. sarmientoi*, los machos fueron más grandes que las hembras, pero no difirieron en su peso corporal relativo (Tabla 5). En los adultos de *L. magellanicus*, no hubieron diferencias en el LHC ni en el peso corporal relativo entre machos y hembras (Tabla 5).

En *L. sarmientoi*, el dimorfismo resultó en mayor largo axila-ingle relativo en hembras. En machos el dimorfismo resultó mayor en el largo, ancho y alto de cabeza relativo, mayor ancho de cola relativo y mayor diámetro de pata trasera (Análisis Discriminante:  $\lambda = 0,50$ ,  $X^2 = 104,72$ ,  $p < 0,001$ ; Tabla 5). En *L. magellanicus*, el dimorfismo resultó en mayor largo axila-ingle en hembras y mayor alto de cabeza y ancho de la cola en machos (Análisis Discriminante:  $\lambda = 0,492$ ,  $X^2 = 33,30$ ,  $p < 0,001$ ; Tabla 5).

Tabla 5. Dimorfismo sexual de *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus*. Se muestran los tamaños de muestra (n), el valor mínimo y máximo, los valores de media o medianas  $\pm$  el error estándar (ES) y los test estadísticos (ANCOVA, test-*t* o test Mann-Whitney) de las variables morfométricas (mm) y el peso corporal (g). El asterisco (\*) indica las variables que presentan diferencias entre machos y hembras.

Variables	Hembras adultas			Machos adultos			Significancia del dimorfismo sexual	
	n	Mínimo y Máximo valor	Media o Mediana ( $\pm$ ES)	n	Mínimo y Máximo valor	Media o Mediana ( $\pm$ ES)	Estadístico Coeficiente (d.f.)	p
<i>Liolaemus sarmientoi</i>								
Largo hocico-cloaca*	129	57,22-97,48	75,74 ( $\pm$ 0,58)	109	49,10-93,36	81,09 ( $\pm$ 0,80)	U = 4464,0	<0,001
Peso corporal	83	6,00-19,00	11,99 ( $\pm$ 0,36)	89	5,00-21,50	13,03 ( $\pm$ 0,35)	U = 3872,00	0,585
Largo axila ingles*	87	14,66-55,34	39,73 ( $\pm$ 0,61)	68	24,10-58,23	37,86 ( $\pm$ 0,67)	F <sub>1,153</sub> = 11,80	0,001
Largo cabeza*	87	8,21-24,18	17,83 ( $\pm$ 0,31)	68	12,20-30,65	20,46 ( $\pm$ 0,36)	F <sub>1,153</sub> = 33,05	<0,001
Ancho cabeza*	87	9,69-16,57	12,19 ( $\pm$ 0,14)	68	7,70-17,14	14,26 ( $\pm$ 0,23)	F <sub>1,153</sub> = 67,26	<0,001
Alto cabeza*	87	6,65-14,41	9,08 ( $\pm$ 0,13)	68	6,76-14,42	10,05 ( $\pm$ 0,18)	F <sub>1,153</sub> = 27,30	<0,001
Ancho base de la cola*	87	4,39-16,98	7,57 ( $\pm$ 0,16)	68	5,54-11,61	9,52 ( $\pm$ 0,18)	F <sub>1,153</sub> = 59,327	<0,001
Diámetro pata anterior	87	2,06-4,93	3,54 ( $\pm$ 0,07)	68	2,26-5,22	3,76 ( $\pm$ 0,09)	F <sub>1,153</sub> = 3,53	0,062
Diámetro pata posterior*	87	3,25-8,51	5,11 ( $\pm$ 0,10)	68	3,65-8,01	5,64 ( $\pm$ 0,12)	F <sub>1,153</sub> = 12,30	0,001
Ancho cadera	59	7,40-13,97	10,65 ( $\pm$ 0,17)	67	7,56-16,82	10,74 ( $\pm$ 0,21)	U = 2337,0	0,078
<i>Liolaemus magellanicus</i>								



<b>Largo hocico-cloaca</b>	23	43,52-66,98	54,73 ( $\pm 1,20$ )	30	46,69-62,10	55,00 ( $\pm 0,73$ )	$t_{51} = 0,201$	0,84
<b>Peso corporal</b>	14	2,80-6,70	5,42 ( $\pm 0,37$ )	16	3,75-6,35	5,15 ( $\pm 0,19$ )	U = 111,00	0,98
<b>Largo axila ingle *</b>	20	21,06-34,34	27,74 ( $\pm 0,83$ )	30	12,21-31,33	25,35 ( $\pm 0,58$ )	$F_{1,48} = 6,96$	0,011
<b>Largo cabeza</b>	20	11,85-17,37	13,92 ( $\pm 0,34$ )	30	7,38-23,79	14,08 ( $\pm 0,46$ )	$F_{1,48} = 0,008$	0,930
<b>Ancho cabeza</b>	20	7,37-11,64	9,23 ( $\pm 0,25$ )	30	8,23-11,27	9,66 ( $\pm 0,13$ )	$F_{1,48} = 3,24$	0,078
<b>Alto cabeza*</b>	20	4,95-7,33	6,18 ( $\pm 0,14$ )	30	5,05-8,8	6,81 ( $\pm 0,14$ )	$F_{1,48} = 8,88$	0,005
<b>Ancho base de la cola*</b>	20	4,39-7,95	5,98 ( $\pm 0,20$ )	30	5,17-8,62	7,17 ( $\pm 0,14$ )	$F_{1,48} = 25,51$	<0,001
<b>Diámetro pata anterior</b>	20	1,59-4,05	2,70 ( $\pm 0,14$ )	30	2,10-4,01	2,96 ( $\pm 0,09$ )	$F_{1,48} = 3,49$	0,068
<b>Diámetro pata posterior*</b>	20	2,62-4,84	3,63 ( $\pm 0,16$ )	30	2,79-4,79	3,90 ( $\pm 0,09$ )	$F_{1,48} = 3,19$	0,080
<b>Ancho cadera</b>	20	6,12-10,78	8,52 ( $\pm 0,29$ )	30	6,39-9,93	8,45 ( $\pm 0,16$ )	$F_{1,48} = 0,006$	0,938

POLIMORFISMO EN MACHOS DE *Liolaemus sarmientoi*Determinación de los morfotipos de coloración

A partir de los morfotipos de coloración observados para cada macho ( $n = 50$ ) de *L. sarmientoi* se realizó un gráfico de frecuencias para los machos capturados, del que se obtiene que predomina el morfotipo rojo puro (RR) con el 44%, luego el rojo-amarillo (RA) con el 40% y en menor medida se encuentra el amarillo puro (AA) con el 16% (Figura 20).

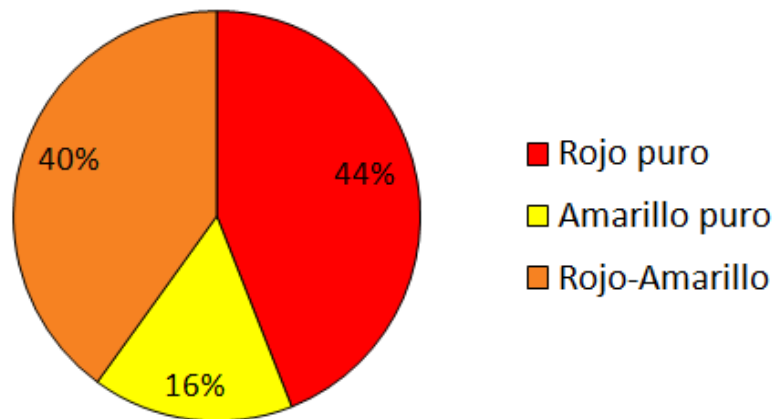


Figura 20. Proporción de morfotipos de coloración observados para la población de machos de *L. sarmientoi* muestreada.

Temperaturas de captura, preferida y resistencia para la carrera de los distintos morfotipos

En cuanto a las temperaturas tomadas durante las capturas, los distintos morfotipos no difirieron en su temperatura corporal de captura (ANOVAs:  $F_{2,47} = 2,09$ ;  $p = 0,136$ , Tabla 6), ni en la temperatura del sustrato sobre el cual estaban previo a la captura ( $F_{2,46} = 1,18$ ;  $p = 0,317$ , Tabla 6). Tampoco se hallaron diferencias en su temperatura media preferida (ANOVAs:  $F_{2,47} = 1,00$ ;  $p = 0,376$ , Tabla 6); ni en el tiempo total de resistencia para la carrera ( $F_{2,46} = 0,09$ ;  $p = 0,910$ , Tabla 6).

De los machos que participaron en el experimento de comportamiento, los distintos morfotipos difirieron en su temperatura corporal media de captura (ANOVA:  $F_{2,16} = 3,83$ ;  $p = 0,047$ , Tabla 7), específicamente el RR resultó mayor que el RA (Test  $t$ :  $t = 2,69$ ;  $p = 0,018$ ). Pero no difirieron en la temperatura del sustrato sobre el cual se encontraban previo a la captura (ANOVAs:  $F_{2,16} = 1,34$ ;  $p = 0,293$ , Tabla 7). A su vez, los distintos morfotipos no difirieron en la temperatura preferida media ( $F_{2,16} = 1,55$ ;  $p = 0,247$ , Tabla 7), tampoco en el tiempo total de resistencia para la carrera ( $F_{2,15} = 0,18$ ;  $p = 0,836$ , Tabla 7)

#### Medidas morfométricas de los distintos morfotipos

Los distintos morfotipos no difirieron en su LHC (ANOVA:  $F_{2,49} = 0,89$ ;  $p = 0,417$ , Tabla 6). En las medidas morfométricas se hallaron diferencias en el largo entre rodillas entre los morfotipos (ANOVA:  $F_{2,48} = 3,24$ ;  $p = 0,048$ , Tabla 6), específicamente el RR resultó mayor que el AA (Test  $t$ :  $t = 2,52$ ;  $p = 0,015$ ; Tabla 6). También se encontraron diferencias en el alto de la cabeza entre los morfotipos (ANOVA:  $F_{2,48} = 4,31$ ;  $p = 0,019$ ; Tabla 6), específicamente el RR fue mayor que el AA (Test  $t$ :  $t = 2,90$ ;  $p = 0,006$ ; Tabla 6) y el RA mayor que el AA (Test  $t$ :  $t = 2,40$ ;  $p = 0,02$ ; Tabla 6).

Tabla 6: Valores medios ( $\pm$  EE) y tamaño de muestra (n) del largo hocico-cloaca (LHC), temperatura corporal y del sustrato durante la captura, temperatura preferida y resistencia física para la locomoción de los distintos morfotipos para todos los ejemplares capturados.

<b>Morfotipos</b>	<b>Temperatura corporal de captura (<math>^{\circ}</math>C)</b>	<b>Temperatura del sustrato (<math>^{\circ}</math>C)</b>	<b>Temperatura preferida (<math>^{\circ}</math>C)</b>	<b>Resistencia física (min)</b>	<b>LHC (mm)</b>	<b>Largo entre rodillas (mm)</b>	<b>Alto de cabeza (mm)</b>
Rojo puro	28,89 $\pm$ 4,69 (22)	23,42 $\pm$ 5,05 (21)	33,62 $\pm$ 1,07 (22)	9,62 $\pm$ 3,74 (22)	83,02 $\pm$ 4,00 (22)	31,43 $\pm$ 1,30 (22)	9,90 $\pm$ 0,71 (22)
Rojo-Amarillo	25,83 $\pm$ 1,21 (18)	21,61 $\pm$ 6,58 (18)	33,84 $\pm$ 1,14 (18)	9,52 $\pm$ 4,87 (18)	82,47 $\pm$ 5,96 (20)	30,81 $\pm$ 1,71 (20)	9,77 $\pm$ 0,69 (20)
Amarillo puro	28,17 $\pm$ 1,47 (8)	25,77 $\pm$ 3,29 (8)	34,28 $\pm$ 1,28 (8)	10,38 $\pm$ 6,16 (7)	80,06 $\pm$ 7,14 (8)	29,83 $\pm$ 1,75 (8)	9,05 $\pm$ 0,76 (8)

Tabla 7: Valores medios ( $\pm$  EE) y tamaño de muestra (n) del largo hocico-cloaca (LHC), temperatura corporal y del sustrato durante la captura, temperatura preferida y resistencia física para la locomoción de los distintos morfotipos para los individuos que realizaron el experimento de comportamiento.

<b>Morfotipos</b>	<b>Temperatura corporal de captura (<math>^{\circ}</math>C)</b>	<b>Temperatura del sustrato (<math>^{\circ}</math>C)</b>	<b>Temperatura preferida (<math>^{\circ}</math>C)</b>	<b>Resistencia física (min)</b>	<b>LHC (mm)</b>
Rojo puro	30,08 $\pm$ 3,60 (6)	26,18 $\pm$ 4,38 (6)	10,04 $\pm$ 3,57 (6)	33,33 $\pm$ 0,90 (6)	82,56 $\pm$ 4,28 (6)
Rojo-Amarillo	23,34 $\pm$ 5,44 (5)	21,32 $\pm$ 5,26 (5)	11,24 $\pm$ 5,21 (4)	33,30 $\pm$ 0,90 (5)	84,26 $\pm$ 4,62 (5)
Amarillo puro	28,42 $\pm$ 3,38 (6)	28,10 $\pm$ 9,76 (6)	11,67 $\pm$ 5,61 (6)	34,34 $\pm$ 1,50 (6)	83,36 $\pm$ 4,35 (6)

### Experimentos de comportamiento

De la submuestra de machos ( $n = 34$ ) utilizados para los experimentos de comportamiento, se realizaron un total de 17 enfrentamientos con las siguientes combinaciones de morfotipos: RA-RA ( $n = 4$ ), RA-RR ( $n = 6$ ), RA-AA ( $n = 1$ ), RR-RR ( $n = 3$ ), AA-RR ( $n = 3$ ). De esta submuestra, los distintos morfotipos no difirieron en su LHC (ANOVA:  $F_{2,16} = 0,20$ ;  $p = 0,818$ , Tabla 7).

De todas las variables registradas en el análisis de los videos (despliegues comportamentales de Tabla 3 y el tiempo desde el comienzo del experimento hasta el primer despliegue) los morfotipos difirieron en la variable de "Rasqueteo" la cual es mayor en el morfotipo AA (Análisis Discriminante:  $\lambda = 0,606$ ;  $F_{2,16} = 4,54$ ;  $p = 0,030$ ; Media  $_{RR} = 7,33 \pm 8,80$ ,  $n = 6$ ; Media  $_{RA} = 8,40 \pm 8,32$ ,  $n = 5$ ; Media  $_{AA} = 31,5 \pm 23,21$ ,  $n = 6$ ; Figura 21).

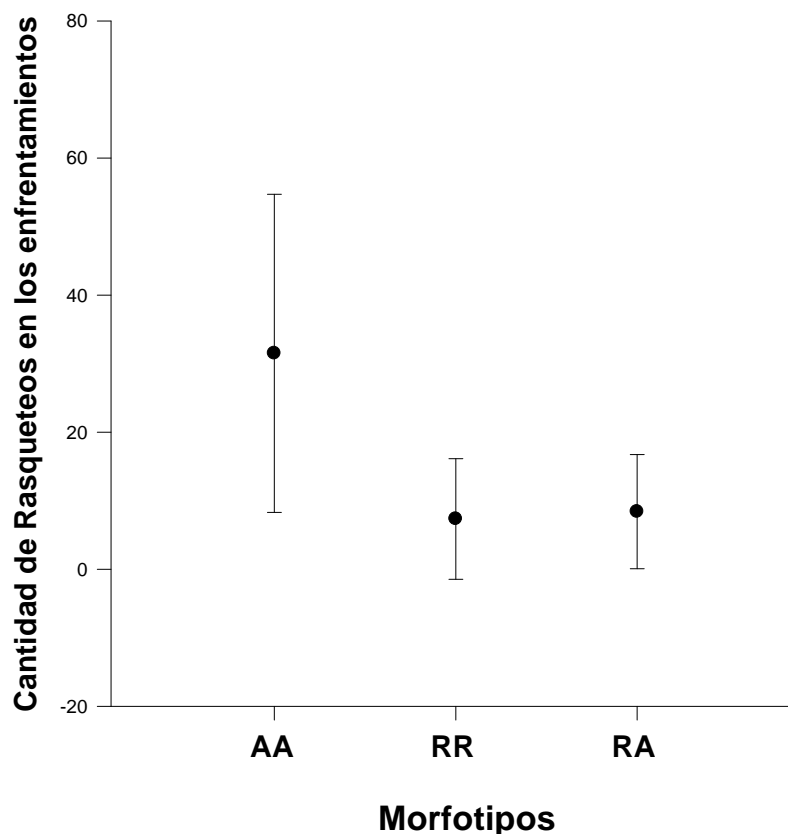


Figura 21: Gráfico de medias y desviación estándar. Cantidad de "Rasqueteos" realizados por los distintos morfotipos (AA: amarillo puro, RR: rojo puro y RA: rojo-amarillo) durante los enfrentamientos entre machos de *L. sarmientoi*.

A su vez, entre los morfotipos RR y RA hay diferencias entre la variable "Lagartijeo (Push-up)", la cual es mayor en el morfotipo RR (Análisis Discriminante:  $\lambda = 0,613$ ; test-t:  $t = 2,38$ ;  $p = 0,041$ ; Media<sub>RR</sub> =  $12,17 \pm 7,38$ ,  $n = 6$ ; Media<sub>RA</sub> =  $3,20 \pm 4,32$ ,  $n = 5$ ; Figura 22).

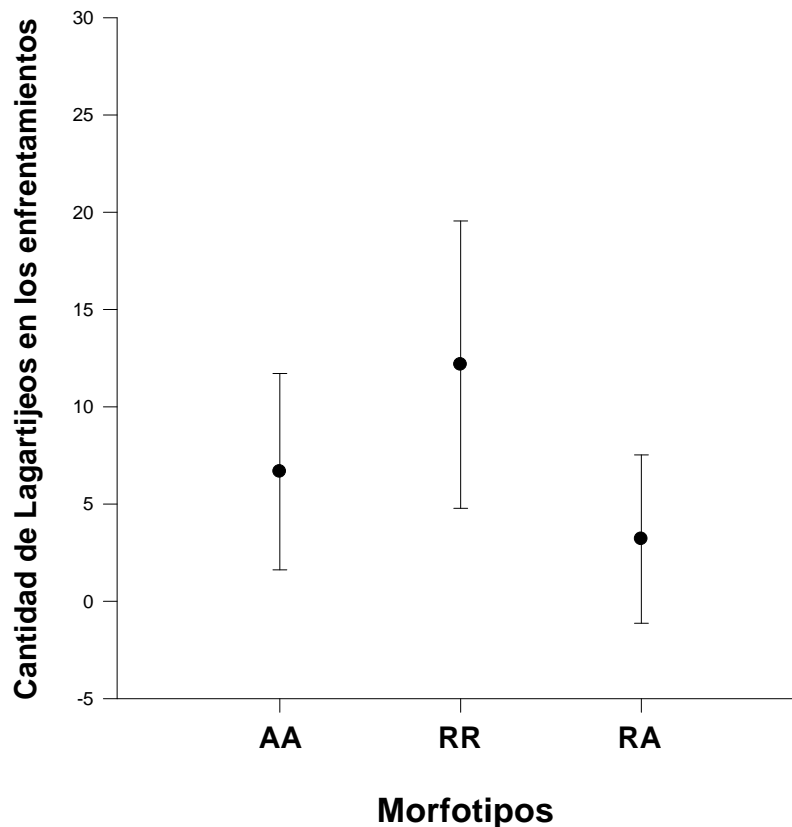


Figura 22: Gráfico de medias y desviación estándar. Cantidad de "Lagartijeos (Push-ups)" realizados por los distintos morfotipos (AA: amarillo puro, RR: rojo puro y RA: rojo-amarillo) durante los enfrentamientos entre machos de *L. sarmientoi*.

En cuanto a la temperatura corporal que presentaban los machos al finalizar el experimento, se hallaron diferencias entre los morfotipos RR y AA, siendo mayor en el morfotipo RR (test-t:  $t = -2,44$ ;  $p = 0,035$ ; Media<sub>AA</sub> =  $23,7 \pm 0,35^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 6$ ; Media<sub>RR</sub> =  $25,05 \pm 0,42^{\circ}\text{C}$ ,  $n = 6$ ; Figura 23).

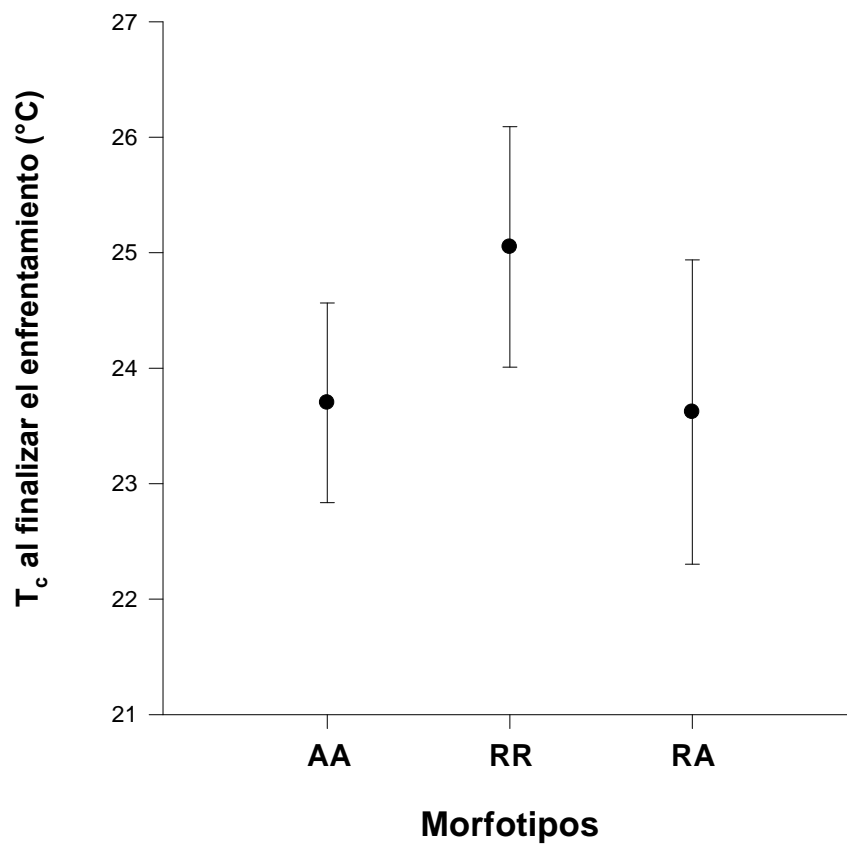


Figura 23: Gráfico de medias y desviación estándar. Temperatura corporal ( $T_c$ ) de los distintos morfotipos (AA: amarillo puro, RR: rojo puro y RA: rojo-amarillo) al finalizar los enfrentamientos entre machos de *L. sarmientoi*.

FISIOLOGÍA TÉRMICA DE HEMBRAS PREÑADAS DE *Liolaemus sarmientoi* Y EFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL DESARROLLO Y APTITUD DE RECIÉN NACIDOS

Temperaturas operativas para nidos potenciales y para la termorregulación de las lagartijas

De los datos obtenidos de los sensores de temperatura ubicados en posibles nidos de un lagarto ovíparo, desde la captura hasta la devolución de las lagartijas (enero a marzo), se obtuvo una media de  $12,27 \pm 0,280^{\circ}\text{C}$  (Figura 24). De las temperaturas máximas registradas en los nidos potenciales, el intercuartil 75% corresponde a  $24,82^{\circ}\text{C}$ , temperatura utilizada como la máxima temperatura del gradiente para el tratamiento *Nido* (ver abajo). Por otra parte, la temperatura operativa media fue de  $11,84 \pm 0,13^{\circ}\text{C}$  (rango entre  $-0,51$  y  $42,65^{\circ}\text{C}$ ), registrada en los distintos microambientes durante el día y la noche desde la captura hasta la devolución de las lagartijas (de enero a marzo) disponible para la termorregulación de *L. sarmientoi*, (Figura 24).



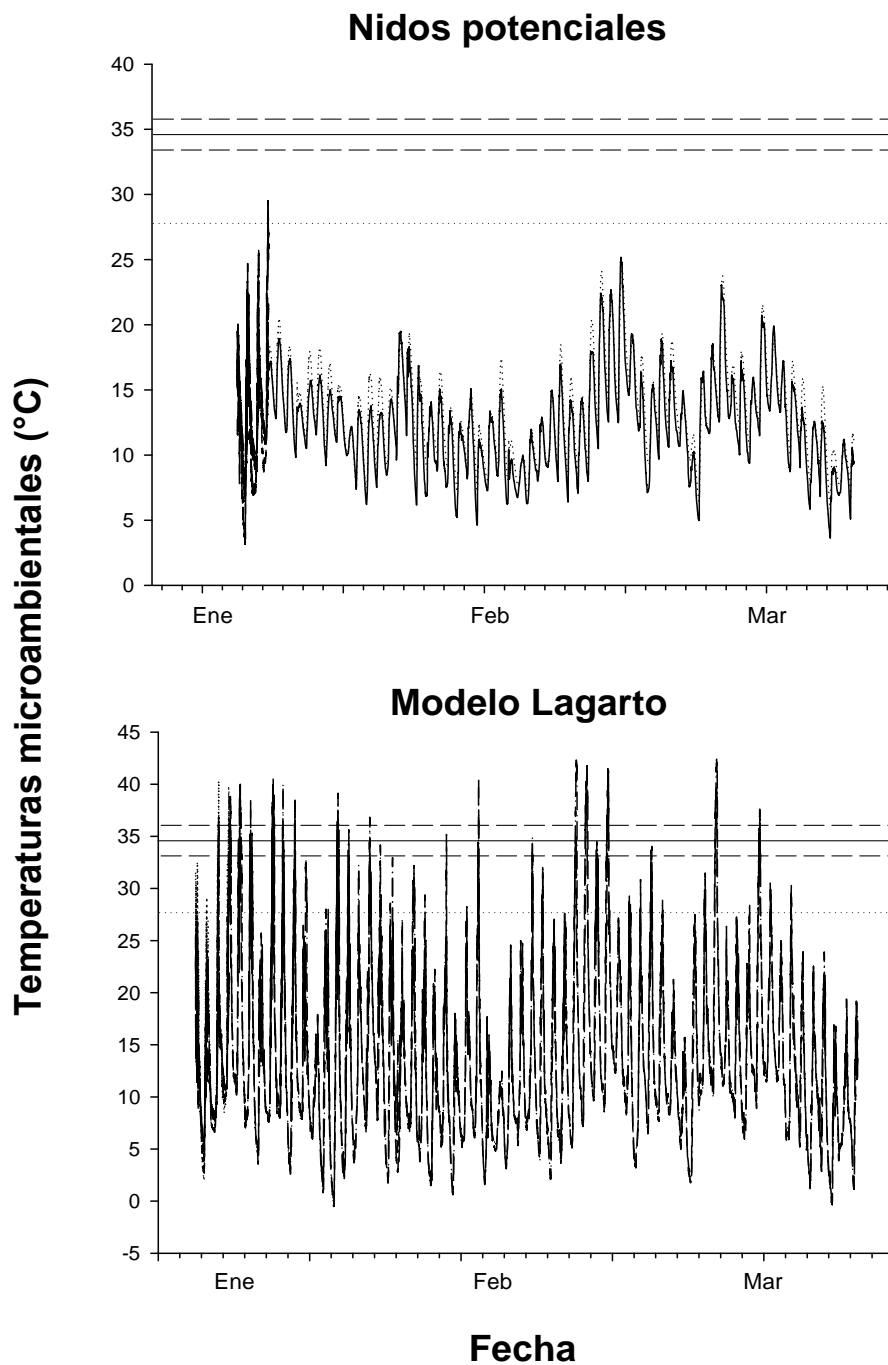


Figura 24: En el gráfico superior se presenta la distribución de los datos de temperaturas operativas de nidos potenciales. En el gráfico inferior se muestran las temperaturas operativas registradas en sitios en los que los lagartos generalmente termorregulan. Las temperaturas se registraron desde la fecha de captura hasta la devolución de los ejemplares. Se indican la media de la temperatura corporal registrada durante las capturas (línea punteada), la media de la temperatura preferida por las hembras preñadas (línea continua) y el rango de la misma (líneas entrecortadas).

---

Experimento de hembras preñadas

Las hembras preñadas sometidas al tratamiento *Tpref* no difieren en su tamaño de largo hocico-cloaca a las hembras del tratamiento *Nido* (*t*-test:  $t_{28} = -0,67$ ;  $p = 0,507$ ; Media  $T_{pref} = 74,42 \pm 3,96$  mm,  $n = 14$ ; Media  $Nido = 75,47 \pm 4,56$  mm,  $n = 16$ ). Durante el cautiverio las hembras sometidas al tratamiento *Tpref* prefirieron una temperatura media de  $34,85 \pm 0,16^{\circ}\text{C}$  ( $n = 14$ ), mientras que las hembras del tratamiento *Nido* seleccionaron una temperatura media de  $24,77 \pm 0,12^{\circ}\text{C}$  ( $n = 16$ ).

Entre las hembras del experimento *Tpref* y las hembras del experimento *Nido* no se encontraron diferencias entre el tamaño de camada, peso de camada relativo, condición corporal de la hembra postparto y condición corporal de la cría (Tabla 8). Las hembras del experimento *Tpref* parieron antes que las hembras del experimento *Nido*. Del total de 10 hembras que parieron del experimento *Nido*, 8 lo hicieron luego de que se les aumentó la temperatura al finalizar el experimento. Todos los neonatos de las hembras del experimento *Tpref* nacieron en buenas condiciones, por el contrario sólo el 22,2% de los neonatos que nacieron de las hembras del experimento *Nido* fueron viables (Tabla 8).

Tabla 8: Para las hembras de los tratamientos *Tpref* y *Nido* se presentan las medias ( $\pm$  EE) o medianas (mínimo y máximo valor), del tamaño de camada, peso de camada relativo, condición corporal de la hembra postparto, proporción de las hembras que parieron/ total de hembras preñadas, proporción de neonatos viables/ total de neonatos paridos y la condición corporal de la cría. A su vez se presenta el resultado de la comparación de las variables entre los dos experimentos y se indica el tamaño de muestra (n).

	<b>Experimento <i>Tpref</i></b>		<b>Experimento <i>Nido</i></b>		<b>Test <i>t</i> o Mann-Whitney (U) y probabilidad (p)</b>
	<b>Media o Mediana y %</b>	<b>n</b>	<b>Media o Mediana y %</b>	<b>n</b>	
Tamaño de camada	4 (2-5 crías)	14	3,64 $\pm$ 0,28 (2-5 crías)	11	U = 72,5 (0,82)
Peso de camada relativo (g)	0,39 $\pm$ 0,03 (0,21-0,53)	14	0,35 $\pm$ 0,03 (0,18-0,53)	10	$t_{22}$ = 0,988 (0,334)
Condición corporal de la hembra postparto	0,11 $\pm$ 0,004 (0,08-0,13)	14	0,11 $\pm$ 0,005 (0,09-0,14)	10	$t_{22}$ = -0,105 (0,918)
Hembras que parieron/Hembras preñadas	14/14 = 100%		10/16 = 62,5%		
Neonatos viables/Neonatos o fetos paridos totales	49/49 = 100%		8/36 = 22,2 %		
Condición corporal cría	0,014 (0,012-0,024)	49	0,015 $\pm$ 0,0008 (0,012-0,020)	11	U = 240,00 (0,580)

Temperatura preferida y temperatura corporal de captura de hembras preñadas vs. hembras no preñadas

No se encontraron diferencias entre la temperatura preferida media y la temperatura media corporal de captura registrada a campo entre hembras preñadas y no preñadas (Tabla 9, Figura 25). Por el contrario, la desviación estándar, el coeficiente de

variación, el rango, la mínima y la máxima temperatura preferida fueron mayores en las hembras no preñadas (Tabla 9, Figura 25). Tanto las hembras preñadas como no preñadas presentan un índice E cercano a 0,50 (Tabla 9), por lo tanto actúan como termorreguladores moderados.

Tabla 9: Para hembras preñadas y no preñadas de *Liolaemus sarmientoi* se presentan las medias ( $\pm$  EE) o medianas (mínimo y máximo valor), de los siguientes parámetros obtenidos para cada individuo: la media, desviación estándar, coeficiente de variación, rango y el valor mínimo y máximo de la temperatura preferida, también se incluye la temperatura corporal (Tc) media de captura y los índices de, db y E. A su vez se presenta el resultado de la comparación de las variables entre los dos grupos de hembras y se indica el tamaño de muestra (n).

Temperatura preferida, Tc e índices db, de y E	Hembras preñadas		Hembras no preñadas		Test <i>t</i> o Mann-Whitney (U) y probabilidad (p)
	Media o Mediana	n	Media o Mediana	n	
Media	34,57 $\pm$ 0,21 (33,49-35,85)	14	35,1 (26,26 - 37,81)	34	U = 282,00 (0,324)
Desviación estándar	1,26 $\pm$ 0,08	14	2,80 (1,13 - 6,48)	34	U = 455,00 (<0,001)
Coeficiente de variación	0,23 $\pm$ 0,01	14	1,15 (0,43 - 2,47)	34	U = 476,00 (<0,001)
Rango	5,62 $\pm$ 0,36	14	11,76 $\pm$ 0,66	34	U = 434,00 (<0,001)
Mínimo valor	31,73 (28,57 - 33,06)	14	27,83 $\pm$ 0,70	34	U = 105,00 (0,003)
Máximo valor	36,93 $\pm$ 0,16	14	39,58 $\pm$ 0,34	34	U = 431,00 (<0,001)
Tc	27,80 $\pm$ 1,19	14	27,34 $\pm$ 0,75	34	$t_{46} = 0,32$ (0,753)
db	6,01 $\pm$ 1,23	14	6,20 $\pm$ 0,76	34	
de	12,69 $\pm$ 1,94		10,88 $\pm$ 0,50		
E	0,53		0,43		

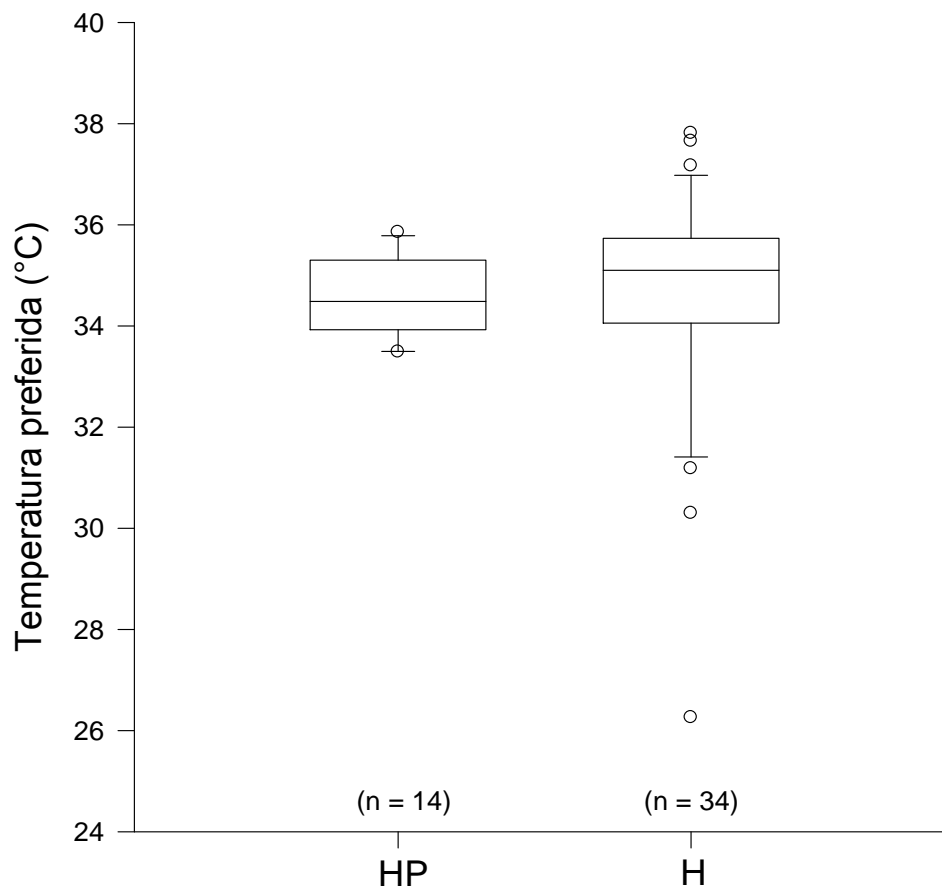


Figura 25: Gráfico de cajas. Se indican las medianas de las temperaturas preferidas, los percentiles 10%, 25%, 75% y 90% y el tamaño de muestra (n) de hembras preñadas (HP) y no preñadas (H) de *L. sarmientoi*.

Los datos de temperatura registrados durante la captura, muestran que las hembras preñadas utilizan tanto la tigmotermia como la heliotermia a bajas y a altas temperaturas, mientras que las hembras no preñadas a temperaturas bajas obtienen el calor principalmente a través de la heliotermia y a temperaturas altas termorregulan a temperaturas menores a las del sustrato. Las hembras preñadas mantienen su temperatura corporal en un rango estrecho y alto, utilizando todos los recursos térmicos; mientras que las hembras no preñadas presentan una dispersión mayor de sus temperaturas corporales (Figura 26).

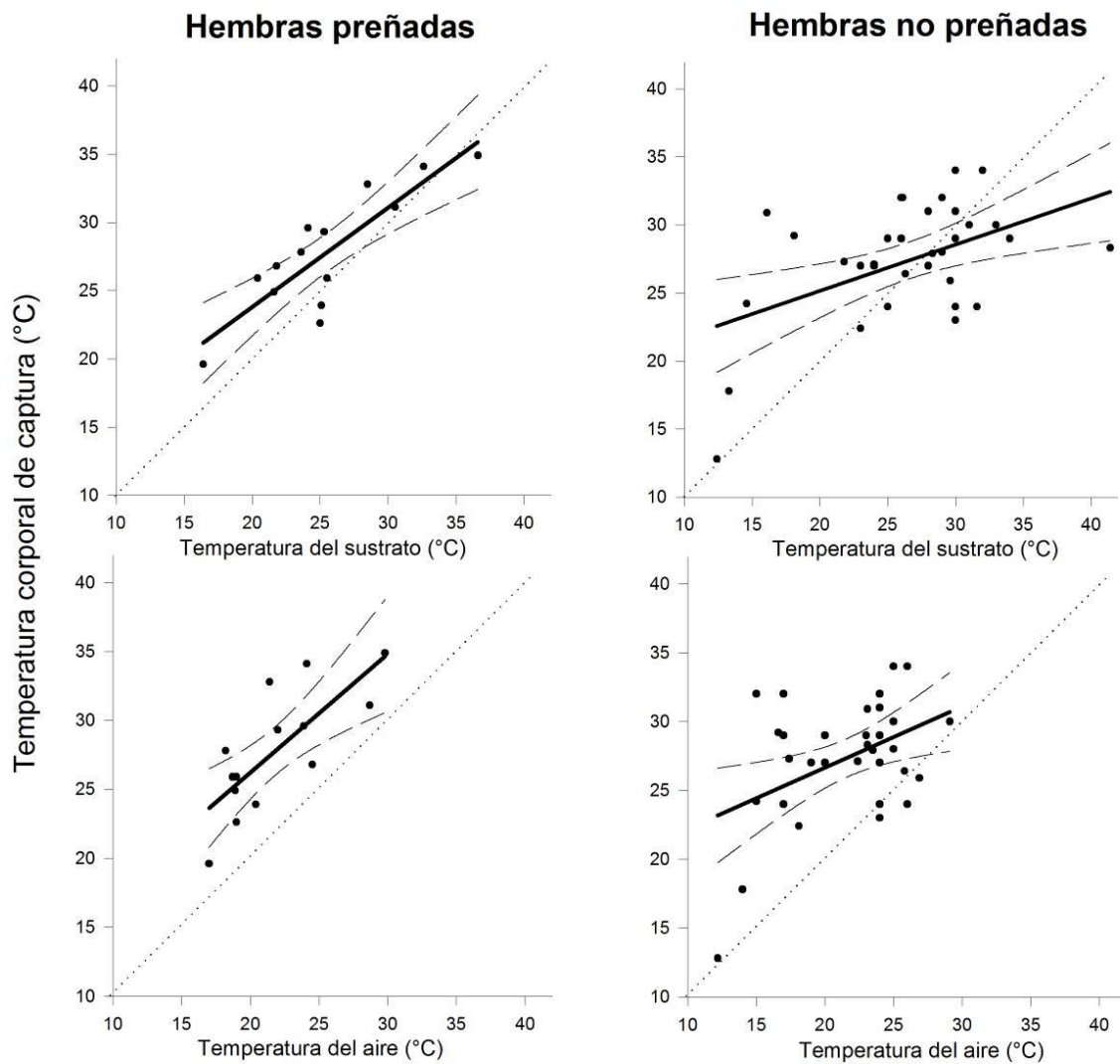


Figura 26: Determinación del recurso térmico utilizado para la termorregulación. Regresión lineal (línea continua) y sus intervalos de confianza 95% (líneas entrecortadas) de las temperaturas corporales de captura y las temperaturas del sustrato y del aire tomadas al momento de la captura para hembras preñadas y no preñadas de *Liolaemus sarmientoi*. Línea de igualdad intercepta el origen.

#### Fenotipo de los recién nacidos: Aptitud para la carrera y morfometría corporal

Las crías de las hembras del experimento *Tpref* tuvieron mayor peso al nacer, LHC, largo de cola, largo total, largo axila-ingle, distancia entre rodillas, ancho de cabeza y también fueron más rápidas para la carrera corta y larga tanto a 25°C como a 34°C (Tabla 10 y Figura 27) que las crías de las hembras del experimento *Nido*.

Tabla 10: Valores de las medias ( $\pm$  EE) o medianas (mínimo y máximo valor) del peso de nacimiento, medidas morfométricas, y velocidad de carrera larga (CL) y corta (CC) a 25°C y 34°C de crías de hembras de *Nido* vs. *Tpref*. A su vez se presenta el resultado de la comparación de todas las variables entre los dos grupos de crías y se indica el tamaño de muestra (n).

	Crías de hembras <i>Tpref</i>		Crías de hembras <i>Nido</i>		Test <i>t</i> o Mann-Whitney (U) y probabilidad (p)
	Media o Mediana	n	Media	n	
Peso al nacer (g)	0,95 $\pm$ 0,01	49	0,88 $\pm$ 0,03	35	U = 1077,00 (0,047)
LHC (mm)	31,50 $\pm$ 0,17	49	30,22 $\pm$ 0,57	11	U = 380,00 (0,036)
Largo de cola (mm)	35,50 (10,41-39,25)	49	31,92 $\pm$ 1,15	11	U = 391,00 (0,021)
Largo total (mm)	66,10 $\pm$ 0,72	49	62,14 $\pm$ 1,68	11	$t_{58} = -2,29$ (0,026)
Largo axila-ingle (mm)	15,61 $\pm$ 0,19	49	14,42 $\pm$ 0,50	11	$t_{58} = 2,58$ (0,012)
Distancia entre rodillas (mm)	13,17 $\pm$ 0,08	49	12,70 $\pm$ 0,14	10	$t_{57} = -2,41$ (0,019)
Largo cabeza (mm)	8,45 $\pm$ 0,07	49	8,35 $\pm$ 0,22	11	$t_{58} = 0,54$ (0,591)
Ancho cabeza (mm)	6,12 $\pm$ 0,04	49	5,76 $\pm$ 0,11	11	$t_{58} = -3,43$ (<0,001)
Velocidad CC 25° (m/s)	0,046 (0,01-0,112)	49	0,011 $\pm$ 0,003	6	U = 284,00 (<0,001)
Velocidad CC 34° (m/s)	0,075 $\pm$ 0,005	49	0,010 $\pm$ 0,003	6	$t_{53} = -5,38$ (<0,001)
Velocidad CL 25° (m/s)	0,047 $\pm$ 0,002	48	0,012 $\pm$ 0,003	5	$t_{51} = 3,78$ (<0,001)
Velocidad CL 34° (m/s)	0,069 $\pm$ 0,004	48	0,012 $\pm$ 0,003	5	$t_{51} = 4,81$ (<0,001)

Las crías de hembras sometidas al tratamiento *Tpref* corrieron a mayor velocidad a 34°C que a 25°C, tanto para carreras cortas (Test Wilcoxon:  $W = 772,00$ ;  $n = 48$ ;  $p < 0,001$ ) como para carreras largas ( $W = 1038,00$ ;  $n = 48$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 27). Mientras que las crías de hembras sometidas al tratamiento *Nido* no mostraron diferencias entre las velocidades de las carreras a 34°C y a 25°, tanto en carreras cortas (Test  $t$  apareado:  $t_4 = 0,85$ ;  $p = 0,441$ ) como en carreras largas ( $t_4 = 0,47$ ;  $p = 0,664$ ), (Figura 27).

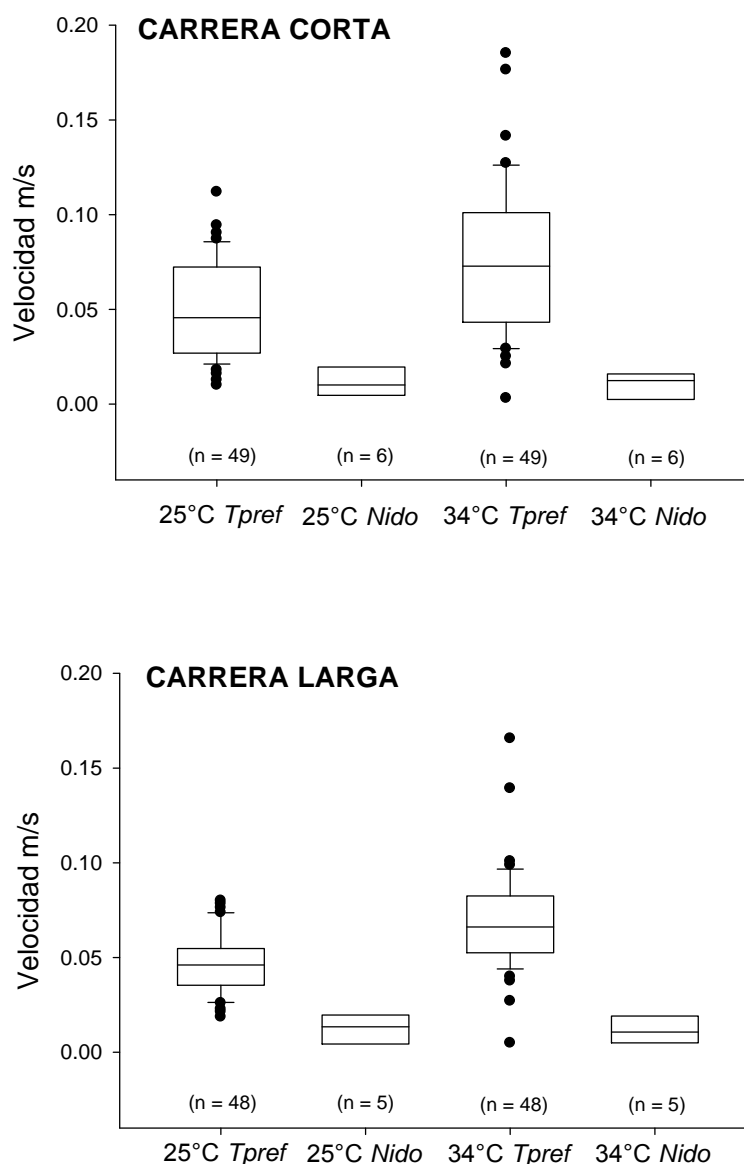


Figura 27: Gráfico de cajas y bigotes. Se indican las medianas de la velocidad para la carrera corta y larga realizadas a 25 y 34°C, los percentiles 10%, 25%, 75% y 90% y el tamaño de muestra (n) de crías de hembras de *L. sarmientoi* sometidas a los experimentos *Tpref* y *Nido*



# DISCUSIÓN



---

## DISCUSIÓN

### CICLO REPRODUCTIVO FEMENINO

Especialmente en ectotermos, el éxito reproductivo requiere de la coordinación de los procesos biológicos internos del organismo con los eventos ambientales externos (Saint Girons, 1985). En el extremo sur de la Patagonia con una temperatura media de 12,1°C y fuertes vientos (velocidad media 37 km/h) *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus* han evolucionado para responder a las condiciones impuestas por un clima templado-frío y cambiante. Las hembras de *L. sarmientoi* presentan un ciclo anual a bianual, con una vitelogénesis de 9 a 10 meses de duración que comienza en verano y termina en primavera, luego del periodo de brumación, similar al hallado para *L. magellanicus*, a pesar del bajo tamaño de muestra con el que se contaba para esta especie. La presencia de hembras postparto de las dos especies, con tamaños foliculares variables a fines de enero, muestra que algunas lagartijas que paren temprano en la temporada son capaces de comenzar un nuevo ciclo vitelogénico antes del periodo de brumación, llevando a cabo un ciclo reproductivo anual. Este patrón reproductivo caracterizado por vitelogénesis, preñez y partos en primavera y verano ha sido observado en la mayoría de los *Liolaemus* ovíparos y vivíparos de este género tan versátil, especialmente en aquellos que habitan climas fríos en donde la actividad reproductiva se reduce a 7 meses (ver revisión en Ibarzüengoytía, 2008; Medina & Ibarzüengoytía, 2010; Tabla 1).

Sin embargo, otras hembras de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* paren al final de la temporada de actividad (fines de febrero) y retrasan la vitelogénesis hasta la próxima primavera. Estas hembras rezagadas requieren una temporada entera de actividad para llevar a cabo el ciclo vitelogénico, ovulando y quedando preñadas luego de la brumación un año después, y realizando, así un ciclo reproductivo bianual. En los ciclos reproductivos bianuales las hembras utilizan todo el periodo de actividad para realizar la vitelogénesis y el siguiente año para la preñez, que se extiende por aproximadamente 4 meses durante la primavera y el verano (Ibarzüengoytía, 2008). Consideramos que en *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* la vitelogénesis no ocurre simultáneamente a la preñez, ya que no se encontró ninguna hembra preñada con desarrollo de folículos vitelogénicos, que les permitiera resumir la vitelogénesis en la misma estación reproductiva. Estos

resultados concuerdan con la inhibición de la síntesis de vitelogenina hepática por parte de la progesterona, reportada en *Liolaemus* (Leyton & Valencia, 1992) y otros reptiles (Callard *et al.*, 1992). En consecuencia, postulamos un ciclo facultativo anual-bianual para *L. sarmientoi*, basado en la presencia simultánea de hembras en preñez temprana y hembras vitelogénicas. La anualidad o bianualidad no depende del tamaño corporal de las hembras en ninguna de las dos especies, ya que tanto las hembras adultas grandes como las pequeñas pueden llevar a cabo un ciclo reproductivo anual o bianual. Este tipo de ciclos facultativos se han reportado también en otras especies de lagartos patagónicos como en los ciclos anuales-bianuales de *Phymaturus zapalensis* (Boretto & Ibagüengoytía, 2009), de *L. elongatus* (Ibagüengoytía & Cussac, 1998) de Patagonia norte (39°S y 41°S, respectivamente) y del gecko nocturno *Homonota darwinii* (de 32°S a 52°S, Ibagüengoytía & Casalins, 2007) y en el ciclo bianual-trianual de *L. pictus* (Ibagüengoytía & Cussac, 1996). Existen dos explicaciones para este tipo de ciclos, una es la restricción impuesta por la extensión del período de actividad y la imposibilidad de realizar vitelogénesis y preñez simultáneamente, y la otra restricción se relaciona con la escasez de recursos energéticos, por ejemplo en forma de cuerpos grasos, para realizar un nuevo ciclo vitelogénico en esa temporada reproductiva.

Durante periodos de sequía en climas tropicales o de muy baja temperatura en climas templados-fríos se produce escasez de alimento, por lo que los lípidos almacenados en los cuerpos grasos antes de la estación seca o de la brumación son vitales para el mantenimiento de las funciones metabólicas y específicamente para la reproducción (Duvall *et al.*, 1982; Braña *et al.*, 1992). En las hembras de *L. sarmientoi* el ciclo de cuerpos grasos está relacionado con el ciclo reproductivo. Las masas de cuerpos grasos fueron diferentes cuando se las comparó entre hembras vitelogénicas, preñadas y postparto: hembras vitelogénicas tienen cuerpos grasos más grandes durante el periodo de actividad (desde primavera a fines del verano), luego presentan cuerpos grasos muy pequeños (o están ausentes) durante la preñez y nuevamente se incrementan después del parto, lo cual les permite contar con reservas lipídicas para llevar a cabo un nuevo ciclo vitelogénico en la próxima estación reproductiva. La ausencia de cuerpos grasos al inicio y durante toda la preñez pone en evidencia la utilización de estas reservas lipídicas para la vitelogénesis en las hembras de *L. sarmientoi*, como se ha observado en otras especies de lagartos de ambientes con fluctuaciones estacionales

(*Liolaemus huacahuasicus*, Ramirez-Pinilla, 1991; *Podarcis bocagei*, *P. muralis*, *Lacerta monticola*, Braña *et al.*, 1992)

En condiciones de clima favorable y con suficientes recursos alimenticios las hembras pueden comenzar un nuevo ciclo vitelogénico ese mismo año, con arresto durante la brumación. Estas hembras finalizarían la vitelogénesis al comienzo de la siguiente primavera, permitiéndoles resumir la preñez en el mismo año y realizar un ciclo anual. La duración del período de brumación, así como también las bajas temperaturas, se consideran favorables para completar la vitelogénesis y la ovulación en varias especies de reptiles que habitan climas fríos (Duvall *et al.*, 1982; Gavaud, 1983; Whittier & Tokarz, 1992). Aquellas hembras de *L. sarmientoi* que se aparean luego de la brumación, quedan preñadas y muestran un periodo de desarrollo embrionario de cuatro meses, mientras que el periodo de gestación en *L. magellanicus* dura un mínimo de tres meses (desde diciembre hasta fines de enero o fines de febrero). En *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* los nacimientos comienzan a mediados del verano, como ha sido descrito para *L. magellanicus* por Cei (1971) y Jaksic & Schwenk (1983). La ausencia de hembras preñadas poco antes o poco después de la brumación y la ausencia de recién nacidos a comienzos de la primavera, sugiere que en *L. sarmientoi* no hay preñez durante la brumación tal como se ha observado en el resto de las especies de *Liolaemus* (Ibargüengoytía, 2008).

Independientemente del tamaño de la hembra de *L. sarmientoi*, el tamaño del huevo aumenta con el estado de desarrollo embrionario a lo largo del periodo de actividad. Este incremento en el tamaño del huevo puede estar dado por una mayor absorción de líquido (ver Lemus *et al.*, 1981) o puede ser el resultado de placentotrofia parcial que consiste en intercambio adicional de agua y nutrientes inorgánicos entre la madre y el embrión, como también se ha observado en *Liolaemus elongatus* (Crocco *et al.*, 2008). Asimismo, el tamaño de camada de *L. sarmientoi* es entre 2 y 7 crías y aumenta con el tamaño de la hembra. El tamaño de camada de *L. magellanicus* entre 3 y 4 crías, observado en este estudio resultó menor que el tamaño de camada reportado previamente para la misma especie (3 a 8 crías y 7 a 9 crías de acuerdo a Jaksic & Schwenk, 1983 y Cei, 1986, respectivamente). Los tamaños más chicos de camada que observamos en este estudio podrían deberse a que nuestra muestra incluye hembras más pequeñas en comparación con las estudiadas por Jaksic & Schwenk (1983, SVL medio

de hembras = 62,9 mm, n = 9) y Cei (1986, SVL medio para machos y hembras = 62 mm).

Habitar en un ambiente templado-frío con fuertes restricciones para el desarrollo de los procesos fisiológicos de los ectotermos, como la alimentación, la reproducción, la dispersión, entre otras, impone la necesidad de realizar o completar la mayoría de los procesos biológicos dentro de los límites de una temporada de actividad reducida (Saint Girons, 1985). En reptiles, la posibilidad de realizar ciclos de vida facultativos parecería responder a la disponibilidad de alimento y su almacenamiento en forma de cuerpos grasos (Duvall *et al.*, 1982). Las hembras de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* han desarrollado plasticidad en su historia de vida, exhibiendo la posibilidad de ajustar sus tiempos reproductivos de acuerdo al clima y a los recursos energéticos. De esta forma, pueden llevar a cabo tanto un ciclo reproductivo anual como bianual para asegurar los nacimientos a principios del verano, lo que maximiza el potencial de las crías para alimentarse y crecer antes de su primer invierno y para permitir a las hembras aumentar sus reservas lipídicas durante el verano para iniciar un nuevo ciclo vitelogénico.

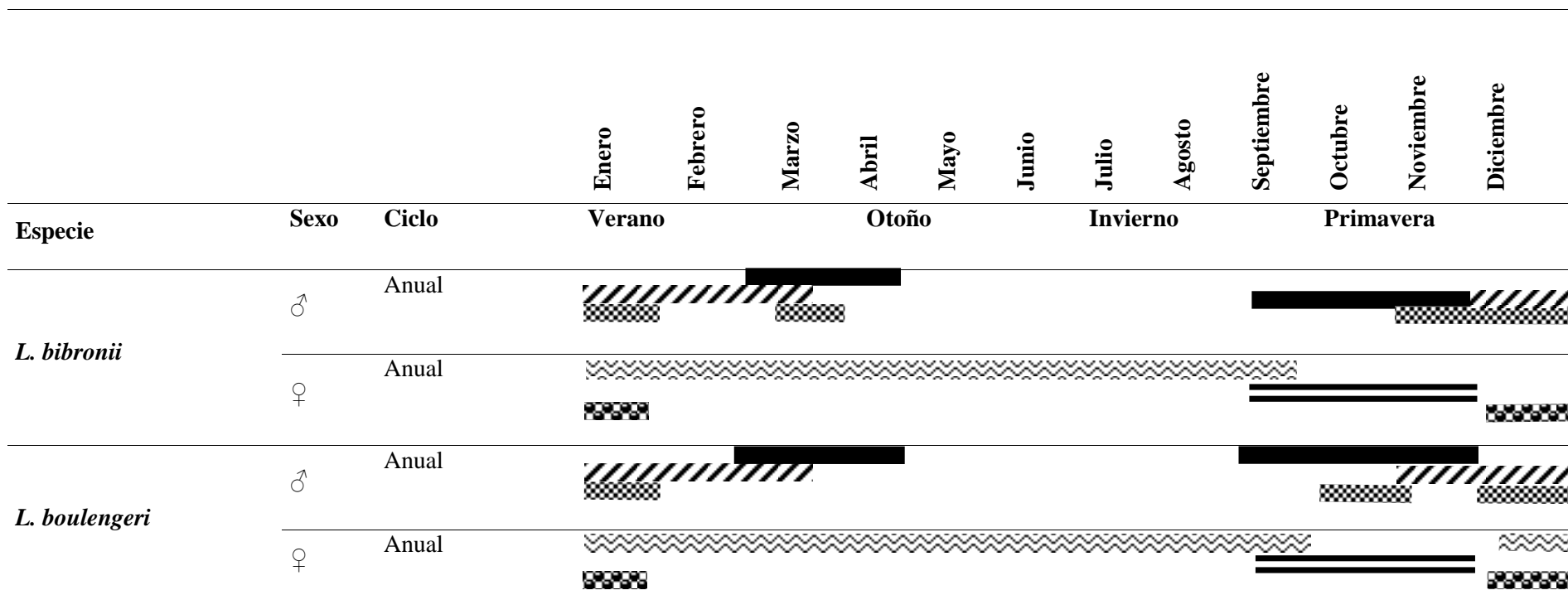
#### CICLO REPRODUCTIVO MASCULINO

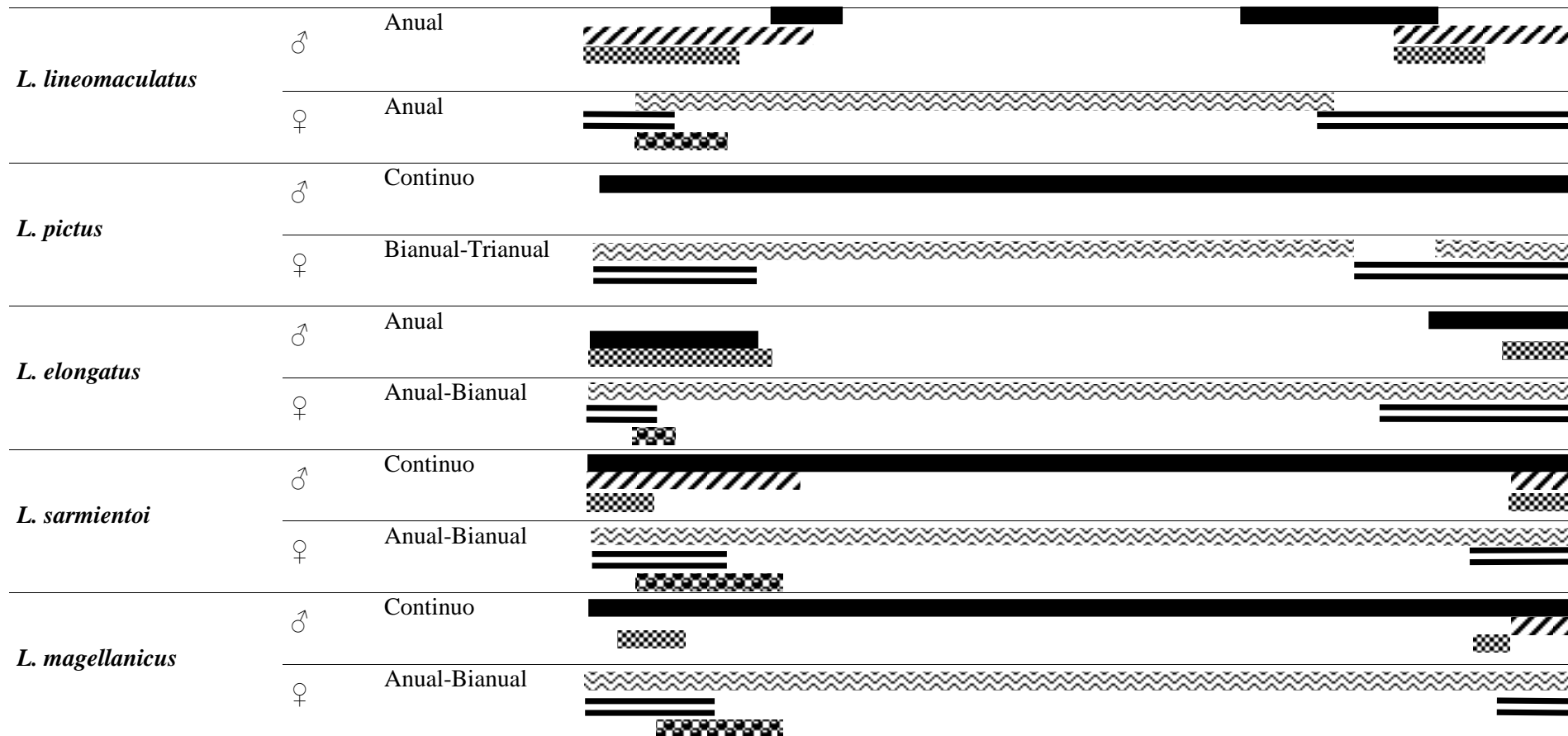
De esta forma, los lagartos que habitan climas fríos tienen una fuerte selección sobre los tiempos relativos de los eventos reproductivos para asegurar la sobrevivencia de las crías al primer invierno (Atkins *et al.*, 2007; Wapstra *et al.*, 2010). Así, las hembras de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* muestran plasticidad en sus ciclos reproductivos, los cuales pueden ser tanto anuales o bianuales de acuerdo a las condiciones ambientales. Bajo este escenario, los machos son forzados a adaptar su ciclo reproductivo para sincronizarlo con los tiempos reproductivos femeninos. La presencia de hembras con embriones con desarrollo temprano o medio sólo desde mediados a fines de la primavera, sugiere que la mayoría de las cópulas ocurren inmediatamente luego del periodo de brumación. Adicionalmente, la presencia de machos con espermatozoides en testículos y/o en epidídimos durante la temporada de actividad, y dos *L. magellanicus* a fines de primavera con espermátidas en los túbulos seminíferos pero con abundante esperma en los epidídimos, muestra que los machos reservan esperma durante el invierno, corroborando la hipótesis sugerida por Jaksic y Schwenk (1983).

Las cortas temporadas de actividad en el extremo sur de la Patagonia, caracterizadas por climas impredecibles con bajas temperaturas y vientos fuertes y fríos, resultan en un ambiente estresante, especialmente para ectotermos. Se espera que poblaciones bajo estrés sean propensas a adaptaciones locales y fuertes ajustes comportamentales y fisiológicos para sincronizar con un ambiente muy inestable climáticamente (Hoffmann & Pearson, 1997; Badyaev, 2005). Asimismo, a larga escala, estos ajustes para evitar el estrés térmico producido por los cambios bruscos de temperatura, pueden resultar en organismos con historias de vida particulares en los tiempos relativos de los eventos reproductivos o en la duración del desarrollo embrionario (Hoffmann & Pearson, 1997; Badyaev, 2005). En este sentido, los machos de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* presentan un ciclo reproductivo continuo durante la temporada de actividad con reserva de espermatozoides, lo cual aumenta sus posibilidades de aparearse a comienzos de la primavera y permite que los nacimientos se lleven a cabo temprano en el verano. Estos nacimientos tempranos dan el tiempo suficiente a las crías para alimentarse y crecer antes del próximo invierno, aumentando sus probabilidades de sobrevivir, como se ha observado en otras especies de *Liolaemus* que viven en climas rigurosos (Boretto & Ibarquengoytía, 2009).

Los ciclos reproductivos masculinos continuos se han reportado también en otros *Liolaemus* Patagónicos, como en el vivíparo *Liolaemus pictus* (Tabla 11), caracterizado por baja frecuencia de hembras reproductivas en la población, debido a que las hembras están llevando a cabo vitelogénesis o preñez (Ibarquengoytía & Cussac, 1996). Mientras en otras especies ovíparas y vivíparas del género *Liolaemus* que habitan los climas templados fríos de Patagonia, el ciclo reproductivo masculino es estacional y sincrónico con las hembras, llevando a cabo ciclos reproductivos anuales (*L. bibronii*, *L. boulengeri* y *L. lineomaculatus*, Medina & Ibarquengoytía, 2010; Tabla 11). Por su parte, en *L. elongatus*, una especie saxícola abundante y ampliamente distribuida en ambientes más favorables, presenta un patrón intermedio, con un ciclo reproductivo anual a bianual en las hembras y un ciclo reproductivo anual estacional y sincrónico con el femenino en los machos (Ibarquengoytía & Cussac, 1998; 1999; Tabla 11).

Tabla 11. Cronología de los ciclos reproductivos de *Liolaemus* patagónicos estudiados por Iburgüengoytía & Cussac (1996; 1998; 1999), Medina & Iburgüengoytía (2010), Fernández *et al.*, 2015 y este estudio. En machos (♂) los estadios espermatogénicos se indican como: espermatoцитos y espermátidas ( // ), espermatozoides en testículos y/o epidídimos ( ■ ) y regresión testicular ( ▨ ). En hembras (♀) los estadios se indican como: vitelogénicas ( ~ ), ovígeras/preñadas ( = ) y hembras postparto ( ▩ ). Durante la brumación (desde abril a septiembre) las líneas se representan como continuas, ya que es la hipótesis más parsimoniosa.







Los ciclos reproductivos descritos en este estudio para *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* marcan la necesidad y la importancia del estudio histológico, tanto de gónadas como de tractos reproductivos, para entender con precisión la reproducción en machos (Mayhew & Wright, 1970; Méndez De la Cruz *et al.*, 2014). En el estudio de reptiles los ciclos reproductivos masculinos no pueden ser inferidos sólo a partir del conocimiento del tamaño gonadal o sólo de la histología de las gónadas, ya que los machos usualmente almacenan esperma en los epidídimos y pueden copular incluso cuando las gónadas están en un estado de regresión tardía. De esta forma, el sólo uso de palpación no invasiva o el tamaño testicular no es un indicador confiable que permita determinar el ciclo reproductivo masculino. Este es el caso del ciclo reproductivo masculino de *Sceloporus bicanthalis* descrito por Guillette (1981) como estacional, pero resultó continuo luego de la realización de histología gonadal (Hernández-Gallegos *et al.*, 2002). El tamaño testicular no siempre es representativo del estadio espermatogénico ya que es el resultado de la combinación entre la actividad intersticial (producción hormonal por las células de Leydig) y gametogénesis, como se ha observado en *Phymaturus punae* (Boretto *et al.*, 2007).

Debido al ciclo reproductivo femenino prolongado en *L. sarmientoi* y *L. magellanicus*, donde sólo una parte de la población de hembras se encuentra dispuesta para la cópula cada año, ocurre un desbalance de individuos machos y hembras reproductivos, sumado a un mayor esfuerzo reproductivo por parte de las hembras debido al carácter vivíparo de las mismas, resultando en dimorfismo sexual debido a la selección sexual y a la competencia intrasexual entre machos (Ibargüengoytía & Cussac, 1999). Los machos de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus*, a diferencia de las hembras, presentan cabezas más altas y colas más anchas. Además los machos de *L. sarmientoi* tienen patas traseras con mayor diámetro y cabezas más grandes en ancho y largo que las hembras, sugiriendo selección sexual, probablemente como consecuencia de la rivalidad entre machos durante la estación reproductiva (Olsson *et al.*, 2002; Cox *et al.*, 2003; Naretto *et al.*, 2014). Además, mayor LHC en machos que en hembras de *L. sarmientoi* puede deberse a una combinación de alta presión depredatoria sobre las hembras preñadas (Shine, 1980), el resultado de selección intrasexual de machos más grandes (Berglund *et al.*, 1996; Cox *et al.*, 2003), y/o una selección por parte de las hembras hacia machos más grandes (Berglund *et al.*, 1996; Fitze *et al.*, 2010).

También, en *L. sarmientoi*, la presencia de machos adultos pequeños con estadios tempranos de espermatogénesis (con espermatoцитos) en sincronía con machos más grandes en espermatogénesis avanzada, sugiere que hay un desplazamiento de machos pequeños por parte de los machos de mayor tamaño, como resultado de la competencia intrasexual. Se considera que estos adultos pequeños pueden verse favorecidos destinando su energía al crecimiento, al detener la espermatogénesis, reduciendo así los costos derivados de la reproducción y previniendo los encuentros entre machos (Shine & Schwarzkopf, 1992; van Wyk & Mouton, 1996; Ibagüengoytía & Cussac, 1999). Asimismo, es esperable que resulte beneficioso un retardo en la reproducción por parte de los machos adultos de menor tamaño, dado que la testosterona ha sido asociada a una inhibición del crecimiento en lagartijas (Cox & John-Adler, 2005).

A su vez, las hembras de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* exhiben mayor largo axila-ingle que los machos, probablemente resultado de una selección direccional hacia incrementar el espacio para contener grandes tamaños de camada favoreciendo una mayor fecundidad (Olsson *et al.*, 2002; Cox *et al.*, 2003; Cardozo *et al.*, 2015). En el género *Liolaemus* con numerosas crías por camada, un mayor largo axila-ingle está relacionado tanto con una mayor camada como con un mayor tamaño de la cría (Medina & Ibagüengoytía, 2010). En contraste, en el género hermano *Phymaturus* con un tamaño de camada fijo de 1 o 2 crías, un mayor largo axila-ingle en hembras sólo se relaciona con un mayor tamaño de la cría (Boretto & Ibagüengoytía, 2009).

En cuanto al almacenamiento de energía, a diferencia de lo que sucede en la mayoría de las especies tropicales de ambientes estacionales (como en *L. lutzae*, Duarte-Rocha, 1992), las masas de cuerpos grasos en *L. sarmientoi* aumentan con el tamaño testicular a lo largo de la temporada de actividad, alcanzando las masas más altas a fines del verano. Estas reservas grasas pueden ser destinadas durante la brumación para almacenamiento de energía para metabolismo basal, y para el mantenimiento de la actividad reproductiva como materia prima para la síntesis de hormonas esteroideas (Etheridge *et al.*, 1986). En este sentido, el tamaño testicular de ambas especies se incrementó positivamente durante el periodo de actividad, pero no debido a la condición reproductiva, ya que encontramos espermatozoides en los túbulos seminíferos desde la

primavera hasta el verano. A su vez, el incremento simultáneo del tamaño testicular con la masa de cuerpos grasos, alcanzando los valores más altos a comienzos de la brumación (como ocurre en *Aspidoscelis sexlineatus*, Etheridge *et al.*, 1986), sugiere el almacenamiento de gotas lipídicas en las células de Leydig como precursoras de la testosterona (Boretto *et al.*, 2014), para reanudar la espermiación y llevar a cabo los comportamientos reproductivos de apareamiento inmediatamente luego de la brumación.

Sorpresivamente, al igual que ocurre en lagartijas tropicales, los machos de *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* llevan a cabo un ciclo reproductivo continuo durante el periodo de actividad y también reservan esperma en los epidídimos durante el periodo de brumación. La historia evolutiva de estas especies muestra que han sobrevivido a varios cambios ambientales, desde vivir en el Mioceno temprano de la Patagonia en un ambiente más cálido a latitudes inferiores, a sufrir varias glaciaciones y retrocesos glaciares (Gasparini *et al.*, 1986; Albino, 1994; 2011; Coronato *et al.*, 2007). Estos cambios ambientales pueden haber resultado en una mayor variabilidad genética de los machos para responder a desafíos climáticos y ecológicos. De este modo, los machos de las dos especies pueden sincronizar de manera eficiente con el ciclo reproductivo femenino anual-bianual y la baja frecuencia de hembras reproductivas en la población, por medio del almacenamiento de lípidos en forma de cuerpos grasos, la competencia sexual y un ciclo reproductivo continuo con disponibilidad de esperma durante la temporada de actividad. Esta eficiencia de los machos capaces de aparearse en cualquier momento en sincronía con la ovulación de las hembras (lo cual a su vez depende del ambiente), puede explicar la presencia de estas especies como las únicas especies de vertebrados terrestres ectotermos que habitan el ambiente más austral del mundo.

#### POLIMORFISMO EN MACHOS DE *Liolaemus sarmientoi*

Otro componente fundamental de la biología reproductiva y el dimorfismo sexual con consecuencias en la adecuación de las especies se refiere a los polimorfismos de color observados en lagartos que tienen un componente genético y afectan la fisiología, influenciando diversos comportamientos e interacciones entre individuos (Sinervo & Miles, 2010). En general, los lagartos utilizan dos tipos de señales visuales para comunicarse:

patrones de coloración, posturas y movimientos estereotipados como señales visuales dinámicas (Font *et al.*, 2010). En varias especies de lagartijas se ha encontrado una asociación directa entre distintos morfotipos de coloración dentro de una misma población con distintos patrones de comportamiento y/o estrategias reproductivas, lo cual ocurre con mayor frecuencia en machos (Carpenter, 1995; Sinervo & Lively, 1996; Huyghe *et al.*, 2007; Olsson *et al.*, 2007; Bastiaans *et al.*, 2013). Los machos de *Liolaemus sarmientoi* exhiben un polimorfismo de coloración lateral en el cual se observan los morfotipos rojo puro (RR), rojo-amarillo (RA) y amarillo puro (AA). En especies de lagartijas polimórficas, los ejemplares con distintos morfotipos de coloración realizan movimientos con diferentes niveles de agresividad con lo cual, al observarlos, son fácilmente identificables.

De los despliegues comportamentales registrados en los enfrentamientos entre machos de *L. sarmientoi*, la variable "Lagartijeo" fue mayor en RR que en RA. El despliegue visual "Lagartijeo" al igual que el "Cabeceo" (movimiento ascendente y descendente sólo de la cabeza) es el despliegue comportamental más común en los géneros de lagartos *Sceloporus* y *Liolaemus* (Martins *et al.*, 2004) y está asociado principalmente con la defensa de territorio (entre machos) o con el cortejo, y contiene información acerca de la identidad individual, el sexo, el estado reproductivo, la edad, el estatus social del ejemplar y la habilidad para la pelea (Martins *et al.*, 2004; Labra *et al.*, 2007; Halloy *et al.*, 2013) y lo llevan a cabo en mayor número los machos ganadores de una interacción que los perdedores (Labra *et al.*, 2007). Por su parte, el morfotipo AA realizó en mayor medida el despliegue comportamental "Rasqueteo" que corresponde a un comportamiento de escape. De esta forma podemos decir que el morfotipo RR que exhibe despliegues de "Lagartijeo" muestra características de dominante al enfrentarse a machos del morfotipo AA el cual presenta un comportamiento de sumisión en los enfrentamientos.

En otras especies de lagartos se ha reportado que generalmente el color más cálido y fuerte de los morfotipos registrados en especies polimórficas (el morfotipo rojo o naranja) se asocia a machos socialmente dominantes (*Uta stansburiana*, Sinervo & Lively, 1996, Sinervo *et al.*, 2000a; *Ctenophorus pictus*, Healey *et al.*, 2007, Olsson *et al.*, 2007). Estos machos dominantes generalmente tienen mayor nivel de testosterona en sangre (Sinervo *et al.*, 2000a; Weiss & Moore, 2004; Cox *et al.*, 2005; Olsson *et al.*, 2007; While *et al.*, 2010),

que a su vez se relaciona con un mayor tamaño de la cabeza. De la misma manera, los machos RR de *L. sarmientoi* que se comportan como dominantes frente a los otros morfotipos, presentaron en general un mayor largo entre rodillas y mayor alto de cabeza que el morfotipo AA, por lo que al igual que en otras especies de lagartos (*Anolis cristatellus*, Perry *et al.*, 2004; *Podarcis melisellensis*, Huyghe *et al.*, 2007), el tamaño de cabeza ayuda a determinar el resultado general de una interacción agonística entre machos aunque no haya una agresión obvia, ya que está directamente relacionado con la habilidad de fuerza de mordida (Herrel *et al.*, 1998; Huyghe *et al.*, 2009; 2012).

A su vez, es de esperar que los individuos dominantes sean capaces de monopolizar microhábitats térmicos preferidos para la termorregulación, alcanzando una temperatura corporal de actividad mayor que los individuos más sumisos (Comendant *et al.*, 2003; Calsbeek & Sinervo, 2007). En *L. sarmientoi* la temperatura del sustrato en el cual se encontraban previo a la captura, la temperatura corporal de actividad en el campo, así como la temperatura preferida de los lagartos en un gradiente térmico en el laboratorio, no difirieron entre los morfotipos. En el caso de la temperatura preferida, ésta es considerada un rasgo conservador en el género *Liolaemus* y no suele variar significativamente, tanto entre especies como entre individuos de una misma especie con distinta condición reproductiva (Labra, 1998; Medina *et al.*, 2009; Ibargüengoytía *et al.*, 2010; Medina *et al.*, 2012). Mientras que con respecto a las temperaturas corporales de actividad en el campo, aunque no se encontraron diferencias entre las temperaturas cuando se tuvieron en cuenta todos los individuos, sí se encontraron para los ejemplares utilizados en los enfrentamientos. El morfotipo RR presentó mayor temperatura media de captura que el RA y también presentó mayor temperatura corporal que el AA al finalizar los experimentos. Por lo que, al igual que lo que sucede en los morfotipos dominantes de la especie *Uta stansburiana*, los cuales monopolizan los promontorios rocosos de mejor calidad y complejidad estructural para alcanzar mayor temperatura corporal (Calsbeek & Sinervo, 2007), también es de esperar que el morfotipo de *L. sarmientoi* que exhibe un comportamiento dominante, alcance mayor temperatura al finalizar los enfrentamientos.

A su vez, en varios trabajos se ha reportado que el morfotipo dominante presenta mayor rendimiento locomotor en los experimentos de laboratorio (Robson & Miles, 2000;

Sinervo *et al.*, 2000a; Huyghe *et al.*, 2007; Labra *et al.*, 2007; Calsbeek *et al.*, 2010), asociado con su capacidad de adquirir y defender grandes territorios y encontrar mayor cantidad de apareamientos. Sin embargo en algunas especies de lagartijas la capacidad locomotora y el comportamiento dominante no están siempre correlacionados, como ocurre en *L. sarmientoi* y en las lagartijas *Anolis cristatellus* (Perry *et al.*, 2004), *Podarcis melisellensis* (Huyghe *et al.*, 2007) y *Podarcis muralis* (Zajitschek *et al.*, 2012), lo cual puede estar asociado a que los enfrentamientos en estas especies raramente son de "alta velocidad" y los machos dominantes no requieren un alto rendimiento físico para resultar ganadores. En este sentido, la dominancia social parece estar altamente relacionada a las características y al contexto ambiental particular de cada especie (Perry *et al.*, 2004). De este modo, *L. sarmientoi* al vivir en amplios promontorios rocosos distribuidos a lo largo de la estepa arbustiva, presenta despliegues comportamentales mucho menores y más sutiles que los observados en otras especies de climas templados o tropicales, en los cuales el hacinamiento, debido al gran tamaño poblacional, y la lucha territorial es mucho mayor. Por lo que los machos de *L. sarmientoi* no necesitarían defender fuertemente sus territorios ya que hay grandes extensiones del mismo. En cambio, es probable que los despliegues comportamentales de dominancia sean especialmente intensos en la época reproductiva cuando compiten por las hembras para aparearse, lo cual incide directamente en el éxito reproductivo y su adecuación o fitness.

Aunque es necesario un mayor tamaño de muestra para concluir acerca de las diferencias entre los distintos morfotipos de *L. sarmientoi*, este trabajo es un primer paso para explorar el significado biológico y comportamental de este polimorfismo. En machos de *L. sarmientoi* se observó que la variación de coloración está asociada con el tamaño de la cabeza y con el tipo de despliegue realizado durante los enfrentamientos, lo cual puede influir en la posibilidad de aparearse con las hembras y de esta forma tener un efecto directo en la descendencia. Estudios actuales (Forsman *et al.*, 2008 y Pizzatto & Dubey, 2012) revelan que las especies que presentan coloración polimórfica, como *L. sarmientoi*, son más antiguas que las monomórficas (como así también las especies vivíparas vs las ovíparas), y que las polimórficas poseen ventajas selectivas que promueven su éxito ecológico, capaces de explotar una gran diversidad de tipos de hábitats, y por ello capaces de adaptarse a las variaciones climáticas futuras, siendo menos vulnerables a la extinción.

---

## FISIOLOGIA TÉRMICA DE HEMBRAS PREÑADAS DE *L. sarmientoi* Y EFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL DESARROLLO Y APTITUD DE RECIÉN NACIDOS

La temperatura del ambiente ejerce a su vez un efecto muy poderoso durante el desarrollo embrionario en las características fisiológicas de los reptiles, los cuales poseen una gran plasticidad fenotípica y por ello resultan un modelo biológico de gran relevancia para el estudio de las influencias de las condiciones ambientales en la evolución de sus estrategias de historia de vida (Adolph & Porter, 1993; Shine, 1995; Elphick & Shine, 1998; Shine & Elphick, 2001; Lourdais *et al.*, 2004; Cadby *et al.*, 2014). La idea más aceptada es que la viviparidad evolucionó de la oviparidad por razones térmicas, proporcionando a las crías temperaturas más adecuadas en el útero de la madre que las que tendrían al desarrollarse en un nido a la intemperie (Shine, 2004; Webb *et al.*, 2006). Tal como se hipotetizó previamente en esta tesis, los resultados indican que las hembras preñadas de *L. sarmientoi* expuestas al tratamiento *Nido* seleccionaron temperaturas cercanas al límite máximo del gradiente de temperaturas disponible ( $24,77 \pm 0,12^{\circ}\text{C}$ ), por el contrario las hembras preñadas expuestas al tratamiento *Tpref* prefirieron temperaturas ( $34,85 \pm 0,16^{\circ}\text{C}$ ) cercanas a la temperatura preferida de la especie. A su vez, las hembras preñadas de *L. sarmientoi* expuestas al tratamiento *Tpref* tuvieron un mayor éxito durante la preñez, menor tiempo de gestación y crías con mayor adecuación que aquellas hembras expuestas al tratamiento *Nido*.

Tanto el tiempo de exposición, como la magnitud de las temperaturas experimentadas durante el desarrollo pueden modificar una serie de aspectos fenotípicos en las crías de lagartijas (Shine & Elphick, 2001). Los embriones de *L. sarmientoi* estuvieron expuestos a los experimentos de temperatura (*Nido* o *Tpref*) a partir de un estado medio de desarrollo embrionario. Se ha reportado que el periodo temprano a medio del desarrollo corresponde ampliamente al periodo térmico de mayor sensibilidad para las lagartijas del género *Bassiana* (Shine & Elphic, 2001), pero también los embriones pueden ser particularmente sensibles a las bajas temperaturas tarde en el desarrollo (Lourdais *et al.*, 2004). Las crías de *L. sarmientoi* desarrolladas a temperaturas que simulaban un nido en el ambiente natural de la especie, muy inferiores a las temperaturas que estarían expuestos si la hembra pudiera termorregular libremente, tuvieron una notable mortandad, abortos y

algunas crías con anormalidades. Es evidente entonces que el éxito reproductivo disminuye drásticamente cuando las hembras preñadas son sometidas a temperaturas frías, produciendo crías de baja calidad (Qualls & Andrews 1999; Du & Ji, 2003). Esto es claramente visible al notar la diferencia que existe en el éxito de nacimientos entre un tratamiento y el otro (62,5 % en *Nido* vs. 100% en *Tpref*) y de la proporción de neonatos viables del total de los nacidos (22,2% en *Nido* vs. 100% en *Tpref*). Por el contrario, los tratamientos de temperatura no afectaron el tamaño de camada, el peso de camada relativo, la condición corporal de la cría viable y la condición corporal de la hembra postparto.

Según los datos registrados en el ambiente natural, las hembras preñadas de *L. sarmientoi* utilizan tanto la tigmotermia como la heliotermia para la termorregulación, mientras que las hembras no preñadas a temperaturas bajas obtienen el calor principalmente a través de la heliotermia y a temperaturas altas termorregulan a temperaturas menores a las del sustrato. Las hembras preñadas mantienen su temperatura corporal en un rango estrecho y alto, utilizando todos los recursos térmicos; mientras que las hembras no preñadas presentan una dispersión mayor de sus temperaturas corporales. Por lo que las hembras preñadas utilizan una estrategia termorreguladora distinta y más eficiente, posiblemente relacionada con proveer un ambiente térmico adecuado para los embriones y también para disminuir el riesgo de depredación y optimizar la energía. En este sentido se ha observado que la mayoría de las hembras preñadas de *L. sarmientoi* se asolean a escasos centímetros de la entrada del refugio, a diferencia de las hembras no preñadas que se arriesgan a asolearse en altos roquedales, distantes al refugio (Fernández J., observación personal). Esto puede estar relacionado a su vez con la clara disminución en la capacidad locomotora que poseen las hembras preñadas, lo cual les impide correr a velocidades apropiadas para refugiarse y escapar de depredadores, como se ha visto en otras especies de lagartos como en la lagartija Europea *Lacerta vivípara* (Van Damme *et al.*, 1989), en *Niveoscincus microlepidotum* de Tasmania (Olsson *et al.*, 2000), *Sceloporus occidentalis* de Estados Unidos (Sinervo *et al.*, 1991) y en la lagartija Patagónica *Liolaemus pictus* (Kubisch *et al.*, 2011).

Asimismo, para proporcionar a los embriones temperaturas más adecuadas para el desarrollo que las ambientales se ha reportado que en algunas especies de lagartijas y



serpientes las hembras preñadas u ovígeras termorregulan diferente que el resto de los individuos adultos de la población. Las hembras preñadas eligen en algunos casos temperaturas preferidas mayores (Tu & Hutchinson, 1994; Charland, 1995) y en otros menores (Mathies & Andrews 1997; Ji *et al.*, 2007b; Braña & Ji, 2007; Lin *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2009; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010; Paranjpe *et al.*, 2013) que las hembras no preñadas o los machos. En cambio, para la mayoría de las especies de *Liolaemus* se ha encontrado que la temperatura preferida media no difiere entre individuos de una misma especie con distinto estado reproductivo y que refleja una condición ancestral más que una adaptación al ambiente actual (Labra, 1998; Medina *et al.*, 2012). En este sentido es de esperar que no hayan diferencias entre la temperatura preferida media de las hembras preñadas y no preñadas de *L. sarmientoi*. Por el contrario, sí se encontraron diferencias en la distribución de las temperaturas preferidas (la desviación estándar, el coeficiente de variación, el rango, la mínima y la máxima temperatura preferida), las cuales fueron menos variables en las hembras preñadas. Lo mismo ocurre en la serpiente vivípara *Acanthophis praelongus* de ambientes tropicales del norte de Australia (Webb *et al.*, 2006), en la serpiente vivípara *Gloydus brevicaudus* de ambientes templados del Este de China y Corea (Gao *et al.*, 2010) y en la lagartija vivípara *Phrynocephalus vlangalii* de altas altitudes de la meseta Tibetana Qinghai de China (Wang *et al.*, 2014), en las cuales la media de las temperaturas preferidas no varía mientras están preñadas, pero sí termorregulan más precisamente con una variación menor de la temperatura que las hembras no preñadas.

En este sentido, según los datos registrados en el ambiente natural durante el periodo de desarrollo de las crías de *L. sarmientoi*, las temperaturas disponibles tanto para las hembras preñadas como las disponibles para un supuesto nido son temperaturas con grandes variaciones diarias (Figura 24), por lo que no sólo la media si no también la varianza de las temperaturas de desarrollo puede afectar significativamente la embriogénesis y/o el fenotipo de las crías en reptiles (Ji *et al.*, 2003; Shine, 2004; Webb *et al.*, 2006). Sin embargo, varios trabajos estudian los efectos de la temperatura en el desarrollo y aptitud de las crías de reptiles utilizando temperaturas experimentales constantes (Booth *et al.*, 2000; O'Donnell & Arnold, 2005; Zhang *et al.*, 2010; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010; Yan *et al.*, 2011), pero los resultados de experimentos a temperaturas constantes son difíciles de asociar a lo que realmente ocurre en la naturaleza, ya que los

huevos no experimentan temperaturas constantes en el nido y las lagartijas preñadas expuestas a temperaturas constantes tienen oportunidades limitadas para regular su temperatura corporal. Por su parte, otros trabajos les ofrecen a las hembras preñadas/ovígeras la posibilidad de termorregular a distintos regímenes térmicos de tiempo diario (Wapstra, 2000; Li *et al.*, 2009; Cadby *et al.*, 2014). Son pocos los estudios que resaltan la importancia de utilizar temperaturas variables simulando la incubación o desarrollo de los embriones en la naturaleza, siendo los resultados ecológicamente relevantes (Ji *et al.*, 2003; Shine, 2004; Webb *et al.*, 2006; Ji *et al.*, 2007a).

Si la variabilidad de la temperatura preferida suele ser menor en hembras preñadas que en las no preñadas, es evidente que el rango de temperaturas óptimas para el desarrollo embrionario es también estrecho, evitando los límites potencialmente letales para los embriones (Webb *et al.*, 2006). De esta forma, cuando las hembras alcanzan niveles térmicos óptimos para el desarrollo, maximizan los beneficios con relativamente bajos costos reproductivos (Wang *et al.*, 2014). El rango de temperaturas de desarrollo a las cuales se sometieron las hembras preñadas de *L. sarmiento* ( $17 - 25^{\circ}\text{C}$  en *Nido* y  $17 - 45^{\circ}\text{C}$  en *Tpref*) tuvo un notable efecto para las crías en todos los aspectos analizados en este estudio, incluyendo todas las variables morfométricas (excepto el largo de cabeza) y el rendimiento locomotor para carreras cortas de pique y carreras largas de resistencia (tanto a temperaturas altas como bajas), en las cuales las crías de madres con la posibilidad de alcanzar la temperatura preferida durante la preñez presentaron los mayores valores. Al igual que otros estudios con lagartijas (Shine, 1995; Wapstra 2000; Li *et al.*, 2009), serpientes (O'Donnell & Arnold, 2005; Webb *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2010) y tortugas (Du & Ji, 2003; Ji *et al.*, 2003) los resultados muestran que las condiciones experimentales que más se aproximan a lo que la hembra ovígera o preñada alcanza a través de la termorregulación en su ambiente natural (temperaturas variables y preferidas, más que temperaturas muy altas o muy bajas y constantes) son las que resultan en crías de mayor adecuación biológica.

El desarrollo embrionario es un proceso muy sensible a la temperatura y, en reptiles, típicamente se acelera cuando aumentan la temperatura o la cantidad de horas disponibles para la termorregulación de las hembras preñadas (Booth *et al.*, 2000; Wapstra, 2000; Du &

Ji, 2003; Rock & Cree, 2003; Ji *et al.*, 2003; 2007a; Li *et al.*, 2009; Gao *et al.*, 2010; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2010; Lorigou *et al.*, 2012; Cadby *et al.*, 2014). Las hembras de *L. sarmientoi* sometidas al experimento *Tpref* parieron antes que las hembras del experimento *Nido*, de las cuales el 80% parieron luego de que se les aumentó la temperatura al finalizar el experimento. El parto temprano tiene una gran ventaja en la aptitud de las crías, a pesar de que se ha reportado que las hembras de lagartijas australianas, tanto en el ambiente natural como expuestas en el laboratorio a temperaturas cálidas (no frías), que tienen una incubación o gestación prolongada producen crías con un mayor rendimiento locomotor y sobrevivencia durante el primer año de vida (Shine & Olsson, 2003). En general, existe una asociación positiva entre las crías que nacen temprano en la temporada y la posibilidad de sobrevivir al primer invierno y tener mayor tasa de crecimiento que las crías que nacen más tarde (Wapstra 2000; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010). De esta forma las hembras, especialmente las vivíparas, tienen el control del fenotipo de los embriones según el ambiente en el que viven, permitiendo la posibilidad de llevar a cabo un parto adelantado o tardío para asegurar una mayor aptitud de las crías. Así, en un ambiente frío con temporadas cortas de actividad y largos periodos de brumación es más adaptativo un parto temprano; por el contrario especies de climas templados o tropicales pueden prolongar el desarrollo de las mismas, las cuales se benefician tanto de una provisión nutricional adicional, como de una prolongada regulación uterina de la temperatura (Shine, 1995; Shine & Olsson, 2003; Braña & Ji, 2007; Cadby *et al.*, 2011).

Los efectos negativos del desarrollo a temperaturas frías proveen una ventaja selectiva para cualquier adaptación evolutiva a partir de la cual se puedan mantener temperaturas de desarrollo apropiadas en climas fríos, como lo es la evolución de la retención del huevo en útero y la viviparidad (Qualls & Andrews 1999). De esta forma, las dos principales hipótesis de la evolución de la viviparidad son compatibles con lo que sucede en *L. sarmientoi*. Las hembras preñadas actúan como termorreguladoras moderadas buscando alcanzar la temperatura preferida, la cual es mayor a la media de las temperaturas experimentadas en el ambiente natural. Esto apoya la hipótesis del clima frío dado que las crías de hembras expuestas a temperaturas similares al ambiente no se desarrollaron adecuadamente o no nacieron con tiempo para alimentarse antes de la brumación, y a su vez presentaron baja aptitud para la carrera. Del mismo modo, la hipótesis de la

manipulación térmica materna (estabilidad de la temperatura corporal) es apoyada fuertemente, ya que las hembras preñadas mostraron menor variabilidad en la temperatura preferida que las hembras no preñadas, y sus crías mostraron mayor aptitud que las que se desarrollaron a temperaturas menores. De esta forma, si se les da a las hembras la posibilidad de termorregular libremente (tanto en posibilidades térmicas como en tiempo a lo largo del día) para que puedan ajustar su temperatura preferida al rango óptimo para el desarrollo de las crías, las mismas nacen presentando un fenotipo adecuado para sobrevivir, presentando buena aptitud para la carrera (importante para evitar depredadores y para maximizar el éxito de forrajeo), tamaño y peso corporal y naciendo con tiempo en la temporada de actividad para alcanzar un tamaño adecuado para enfrentar el próximo invierno.

# CONCLUSIONES



---

## CONCLUSIONES

Los resultados de esta tesis nos permiten conocer las adaptaciones reproductivas de las especies de ectotermos terrestres más australes del mundo, las lagartijas *Liolaemus sarmientoi* y *L. magellanicus*, y particularmente sobre las adaptaciones termo-fisiológicas y comportamentales de *Liolaemus sarmientoi*. Ambas especies exhiben características de su historia de vida que les permiten sobrevivir en condiciones de clima frío extremo y que les confieren plasticidad para adaptar sus ciclos reproductivos de acuerdo a las inclemencias climáticas. Las hembras son capaces de reproducirse tanto anual como bianualmente y los machos están disponibles para copular continuamente, probablemente debido a que para ellos la gametogénesis representa un costo energético menor.

Los experimentos de laboratorio que se trataron de realizar con *Liolaemus magellanicus* no fueron completamente exitosos por problemas de adaptación de la especie a las condiciones de cautiverio. Los resultados no resultaron representativos de la eco-fisiología de la especie en su ambiente natural, ya que en general, probablemente debido a su carácter críptico y asustadizo, se mantienen ocultos sin termorregular ni alimentarse y, en consecuencia, sobreviven poco tiempo en cautiverio.

Los resultados de esta Tesis resaltan la importancia de testear las principales hipótesis de la viviparidad en especies tanto vivíparas como de clima frío. Se puede concluir que las dos hipótesis térmicas sobre el origen de la viviparidad, la hipótesis del clima frío y la hipótesis de la manipulación térmica materna, no sólo se pueden confirmar en relación a estos lagartos de clima frío sino que además se complementan entre sí. Las hembras preñadas eligen temperaturas en un rango más estrecho, evitando temperaturas extremas y proporcionando condiciones térmicas óptimas para los embriones, y de esta forma proveyendo a través de la termorregulación materna, la posibilidad de que las crías se desarrollen a temperaturas mayores (hipótesis del clima frío), en un rango más preciso y estable (hipótesis de la manipulación materna), y mucho más favorable que las que experimentarían en un nido, aumentando así su adecuación biológica. A su vez, con respecto al polimorfismo de coloración y comportamiento social, los comportamientos y los enfrentamientos entre machos de los distintos morfotipos de *L. sarmientoi* previos a la cópula pueden limitar el intercambio

de genes y haber influido a nivel hormonal en la retención del huevo en útero y en la evolución de la viviparidad.

Las especies polimórficas son especies que pueden explotar una gran diversidad de tipos de hábitats, y por ello son capaces de adaptarse a las variaciones climáticas futuras, siendo menos vulnerables a la extinción (Forsman *et al.*, 2008; Pizzatto & Dubey, 2012). A su vez, las hembras de las especies vivíparas son capaces de ajustar sus ciclos reproductivos de acuerdo a la disponibilidad de recursos térmicos y alimenticios y además de amortiguar los cambios extremos de la temperatura ambiental proporcionando a los embriones la posibilidad de desarrollarse dentro de rangos óptimos, alcanzando temperaturas relativamente estables. De esta forma, a pesar de vivir en un clima frío con posibilidades reducidas de alcanzar temperaturas corporales preferidas, estas especies vivíparas, y especialmente la especie polimórfica *L. sarmientoi*, poseen estrategias alternativas ventajosas en su ecología, fisiología y comportamiento para sobrevivir y adaptarse al ambiente riguroso en el que habitan y probablemente también para amortiguar cambios ambientales futuros como los relacionados con el calentamiento global.

-----  
Doctoranda

Lic. Jimena B. Fernández

-----  
Directora

Dra. Nora R. Ibarzüengoytía

# REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS





## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALA, C.S. & QUINTEROS, A.S. (2014). Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de Herpetología* 28(2): 55-82.
- ABDALA, C.S., ACOSTA, J.L., ACOSTA, J.C., ÁLVAREZ, B., ARIAS, F., AVILA, L., BLANCO, G., BONINO, M., BORETTO, J.M., BRANCATELLI, G., BREITMAN, M.F., CABRERA, M., CAIRO, S., CORBALÁN, V., HERNANDO A., IBARGÜENGOYTÍA, N.R., KAKOLIRIS, F., LASPIUR, A., MONTERO, R., MORANDO, M., PELLEGRIN, N., PÉREZ, C.H.F., QUINTEROS, S., SEMHAN, R., TUDESCO, M.E., VEGA, L. & ZALBA, S.M. (2012). Categorización del estado de conservación de los lagartos de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 215-248.
- ADOLPH, S.C. & PORTER, W.P. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 1993: 273-295.
- Aguilar, C., Wood Jr, P.L., Cusi, J.C., Guzman, A., Huari, F., Lundberg, M., *et al.* (2013). Integrative taxonomy and preliminary assessment of species limits in the *Liolaemus walkeri* complex (Squamata, Liolaemidae) with descriptions of three new species from Peru. *ZooKeys* 364: 47-91.
- ALBINO, A.M. (1994). Estado actual del registro de escamados extinguidos de América del Sur y sus implicancias paleoambientales. *Cuadernos de Herpetología* 8: 146-154.
- ALBINO, A.M. (2011). Evolution of Squamata reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 441-457.
- ALDRIDGE, R.D. (1979). Female reproductive cycles of snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica* 35: 256-261.
- ANGILLETTA, M.J. JR., NIEWIAROWSKI, P.H. & NAVAS, C.A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249-268.
- APARICIO, J. & OCAMPO, M. (2010). *Liolaemus* grupo *montanus* Etheridge, 1995

- (Iguania-Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 24(2): 133-135.
- ATKINS, N., SWAIN, R. & JONES, S.M. (2007). Are babies better in autumn or spring? the consequences of extending gestation in a biennially reproducing viviparous lizard. *Journal of Experimental Zoology* 307A: 397-405.
- AVILA, L.J., MORANDO, M. & SITES JR., J.W. (2008). New species of the iguanian lizard genus *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) from Central Patagonia Argentina. *Journal of Herpetology* 42(1): 186-196.
- BADYAEV, A.V. (2005). Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proceedings of the Royal Society Part: B* 272: 877-886.
- BAKKEN, G.S. & ANGILLETTA, M.J. (2014). How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Functional Ecology* 28(1): 96-107.
- BALON, E. (1990). Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts of the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyology Reviews* 1: 1-48.
- BASTIAANS, E., MORINAGA, G., GAMALIEL CASTAÑEDA GAYTÁN, J., MARSHALL, J.C. & SINERVO, B. (2013). Male aggression varies with throat color in 2 distinct population of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology* 24(4): 968-981.
- BAUWENS, D. (1999). Life-history variation in lacertid lizards. *Croatian Natural History Museum* 8(3): 239-252.
- BERGLUND, A., BISAZZA, A. & PILASTRO, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 385-399.
- BERTONA, M. & CHIARAVIGLIO, M. (2003). Reproductive biology, mating aggregations, and sexual dimorphism of the Argentine Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*). *Journal of Herpetology* 37(3): 510-516.
- BLACKBURN, D.G. (1982). Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria.

*Amphibia-Reptilia* 3: 185-205.

BLACKBURN, D.G. (2000). Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 127: 391-409.

BLACKBURN, D.G. (2014). Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: A quantitative and qualitative analysis. *Journal of Morphology* 278(8): 961-990.

BOOTH, D.T., THOMPSON, M.B. & HERRING, S. (2000). How incubation temperature influences the physiology and growth of embryonic lizards. *Journal of Comparative Physiology Part B* 170: 269-276.

BORETTO, J.M. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2006). Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27: 25-36.

BORETTO, J.M. (2009). Ecofisiología reproductiva del género *Phymaturus* (Liolaemidae): estudio histológico, ultraestructural y bioquímico. Ph.D Thesis. Universidad Nacional del Comahue, Argentina.

BORETTO, J.M. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2009). *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: Reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. *Journal of Herpetology* 43: 96-104.

BORETTO, J.M., IBARGÜENGOYTÍA, N.R., ACOSTA, J.C., BLANCO, G.M., VILLAVICENCIO, J. & MARINERO, J.A. (2007). Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28: 427-432.

BORETTO, J.M., JAHN, G.A., FORNÉS, M.W., CUSSAC, V.E. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2012). How males synchronize their reproductive cycles with females to cope with seasonal climate: An endocrinal and ultrastructural study of *Phymaturus*

- zapalensis* lizards (Liolaemidae). *Herpetological Journal* 22: 33-42.
- BORETTO, J.M., CABEZAS-CARTES, F., TAPPARI, F., MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F., SINERVO, B., SCOLARO, A.J. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2014). Reproductive biology of *Phymaturus spectabilis* (Liolaemidae): Females skip reproduction in cold and harsh environments of Patagonia, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 9(1): 170-180.
- BOTTARI, C.V. (1975) Sobre la presencia de *Liolaemus magellanicus* en Tierra del Fuego, Argentina (Reptilia Iguanidae). *PHYSIS*, 34: 211-213.
- BRAÑA, F. & JI, X. (2007). The selective basis for increased egg retention: early incubation temperature determines hatchling phenotype in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 441-447.
- BRAÑA, F., GONZÁLEZ, F. & BARAHONA, A. (1992). Relationship between ovarian and fat body weights during vitellogenesis for three species of lacertid lizards. *Journal of Herpetology* 26(4): 515-518.
- BREITMAN, M.F., MINOLI, I., AVILA, L.J., MEDINA, C.D., SITES JR., J.W. & MORANDO, M. (2014). Lagartijas de la provincia de Santa Cruz, Argentina: distribución geográfica, diversidad genética y estado de conservación. *Cuadernos de Herpetología* 28(2): 83-110.
- BUTLER, M.A. & LOSOS, J.B. (2002). Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in greater antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs* 74(4): 541-559.
- CABEZAS-CARTES, F., BORETTO, J., ACOSTA, J.C., JAHN, G., BLANCO, G., LASPIUR, A. & IBARGÜENGOYTÍA, N. (2010). Reproductive biology of *Phymaturus cf. palluma*: A vulnerable lizard from the highlands of the Andes, San Juan, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 5(3): 430-440.
- CADBY, C.D., JONES, S.M. & WAPSTRA, E. (2011). Potentially adaptive effects of maternal nutrition during gestation on offspring phenotype of a viviparous reptile. *The Journal of Experimental Biology* 214(24): 4234-4239.

- CADBY, C.D., JONES, S.M. & WAPSTRA, E. (2014). Geographical differences in maternal basking behaviour and offspring growth rate in a climatically widespread viviparous reptile. *The Journal of Experimental Biology* 217: 1175-1179.
- CALLARD, I.P., FILETI, L., PÉREZ, L., SORBERA, L., GIANNOUKUS, G., KLOSTERMAN, L., TSANG, P. & MC CRACKEN, J. (1992). Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *American Zoologist* 32: 264-275.
- CALSBEEK, R. & SINERVO, B. (2007). Correlational selection on lay date and life history traits: experimental manipulations of territory and nest site quality. *Evolution* 61(5): 1071-1083.
- CALSBEEK, R. & SINERVO, B. (2008). Alternative reproductive tactics in reptiles. Pp. 132-174 En: Oliveira RF, Taborsky M, Brockmann HJ, (eds.), *Alternative reproductive tactics in reptiles*. Cambridge University Press.
- CALSBEEK, B., HASSELQUIST, D., & CLOBERT, J. (2010). Multivariate phenotypes and the potential for alternative phenotypic optima in wall lizard (*Podarcis muralis*) ventral colour morphs. *Journal of Evolutionary Biology* 23(6): 1138-1147.
- CARDOZO, G., NARETTO, S., BLENGINI, C.S. & CHIARAVIGLIO, M. (2015). Phenotypic diversity in female body shape is related to reproductive potential in *Tupinambis merianae* lizards. En *Annales Zoologici Fennici*, Vol. 52, No. 3, pp. 129-144. Finnish Zoological and Botanical Publishing.
- CARPENTER, G.C. (1995). Modeling dominance: the influence of size, coloration, and experience on dominance relations in tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Herpetological Monographs* 9: 88-101.
- CEI, J.M. (1971). Herpetología Patagónica. I. *Liolaemus* del grupo magellanicus. Características taxonómicas y genéticas. *Physis* 81: 417-424.
- CEI, J.M. (1986). Reptiles del Centro-oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las Zonas Áridas y Semiáridas, first ed. *Museo Regionale di Scienze Naturali*, Monografía IV, Torino, Italy.

- CHARLAND, M.B. (1995). Thermal consequences of reptilian viviparity: thermoregulation in gravid and nongravid garter snakes (*Thamnophis*). *Journal of Herpetology*: 383-390.
- CHIARAVIGLIO, M. (2006). The effects of reproductive condition on thermoregulation in the Argentina Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*) (Boidae). *Herpetological Monographs* 20(1): 172-177.
- CLARK, R.W., SCHUETT, G.W., REPP, R.A., AMARELLO, M., SMITH, C.F. & HERRMANN, H.W. (2014). Mating systems, reproductive success, and sexual selection in secretive species: A case study of the western diamond-back rattlesnake, *Crotalus atrox*. *PLoS ONE* 9(3): 1-12.
- COMENDANT, T., SINERVO, B., SVENSSON, E.I. & WINGFIELD, J. (2003). Social competition, corticosterone and survival in female lizard morphs. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 948-955.
- CORBALÁN, V., DEBANDI, G. & KUBISCH, E. (2013). Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus* from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology* 38: 384-389.
- CORL, A., DAVIS, A.R., KUCHTA, S.R., COMENDANT, T. & SINERVO, B. (2010). Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: A population-level comparative analysis. *Evolution* 64: 79-96.
- CORONATO, A., BORROME, A.M. & RABASSA, J. (2007). Paleoclimas y paleoesenarios en la Patagonia austral y en Tierra del Fuego durante el Cuaternario. Pp. 18-48.
- COWLES, R.B. & BOGERT, C.M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 265-296.
- COX, R.M. & JOHN-ADLER, H.B. (2005). Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus* spp.) with opposite patterns of sexual size dimorphism. *The Journal of Experimental Biology* 208: 4679-4687.

- COX, R.M., SKELLY, S.L. & JOHN-ALDER, H.B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57(7): 1653-1669.
- COX, R.M., SKELLY, S.L., LEO, A. & JOHN-ALDER, H.B. (2005). Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Copeia* 2005(3): 597-608.
- CREE, A. (1994). Low annual reproductive output in female reptiles from New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 21: 351-372.
- CREE, A. & GUILLETTE, L.J. JR. (1995). Biennial reproduction with a fourteen-month pregnancy in the gecko *Hoplodactylus maculatus* from southern. *New Zealand Journal of Herpetology* 29: 163-173.
- CREE, A., COCKREM, J. & GUILLETTE, L. (1992). Reproductive cycles of male and female tuatara (*Sphenodom punctatus*) on Stephens Island, New Zealand. *Journal of Zoology London* 226: 199-217.
- CREWS, D. & GANS, C. (1992). The interaction of hormones, brain, and behavior: an emerging discipline in herpetology. Pp. 1-23 En: Gans, C., Crews, D., (eds), *Biology of the Reptilia* vol. 18. Chicago: The University of Chicago Press.
- CROCCO, M., IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & CUSSAC, V.E. (2008). Contributions to the study of oviparity-viviparity transition: Placental structures of *Liolaemus elongatus* (Squamata: Liolaemidae). *Journal of Morphology* 269: 865-874.
- CRUZ, F.B., BELVER, L., ACOSTA, J.C., VILLAVICENCIO, H.J., BLANCO, G. & CÁNOVAS, M.G. (2009). Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112: 425-432.
- CUELLAR, O., CORTEZ, A.R. & MÉNDEZ DE LA CRUZ, F.R. (1985). Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolucion Biologica (Italia)* 8(9): 275-282.
- DEEMING, D.C. (2004). Reptilian incubation: environment, evolution and behaviour. Nottingham University Press, Nottingham.

- DONOSO-BARROS, R. (1973). Una nueva lagartija magallánica (Reptilia, Iguanidae). *Neotropica* 19: 163-164.
- DU, W-G. & JI, X. (2003). The effects of incubation thermal environments on size, locomotor performance and early growth of hatchling soft-shelled turtles, *Pelodiscus sinensis*. *Journal of Thermal Biology* 26: 279-286
- DUARTE-ROCHA, C.F. (1992). Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*) of Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 26(1): 17-23.
- DUVALL, D., GUILLETTE, L.J. & JONES, R.E. (1982). Environmental control of reptilian reproductive cycles. En: *Biology of the Reptilia*, 201–231. Gans, C. & Pough, F.H. (eds). London: London Academic Press.
- EDWARDS, A., JONES, S.M. & WAPSTRA, E. (2002). Multiennial reproduction in females of a viviparous, temperate-zone skink, *Tiliqua nigrolutea*. *Herpetologica* 58: 407–414.
- ELPHICK, M.J. & SHINE, R. (1998). Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 63: 429-447.
- ETHERIDGE, K., WIT, L.C., SELLERS, J.C. & TRAUTH, S.E. (1986). Seasonal changes in reproductive condition and energy stores in *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology* 20(4): 554-559.
- FERNÁNDEZ, J.B., SMITH JR., J., SCOLARO, A. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2011). Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36: 15-22.
- FERNÁNDEZ, J.B., MEDINA, S.M., KUBISCH, E.L., MANERO, A.A., SCOLARO, J.A. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2015). Female reproductive biology of the lizards *Liolaemus sarmientoi* and *L. magellanicus* from the southern end of the world. *Herpetological Journal* 25: 101-108.



- FITZE, P.S., COTE, J. & CLOBERT, J. (2010). Mating order-dependent female mate choice in the polygynandrous common lizard *Lacerta vivipara*. *Oecologia* 162: 331-341.
- FLEMMING, A.F. & VAN WYK, J.H. (1992). The female reproductive cycle of the lizard *Cordylus p. polyzonus* (Sauria: Cordylidae) in the Southwestern Cape Province, South Africa. *Journal of Herpetology* 26: 121-127.
- FONT, E., CARAZO, P., PÉREZ I DE LANUZA, G. & BARBOSA, D. (2010). Comportamiento y comunicación animal: ¿Qué nos enseñan los lagartos? *Acta Zoológica Lilloana* 54(12): 11-34.
- FORSMAN, A., AHNESJÖ, J., CAESAR, S. & KARLSSON, M. (2008). A model of ecological and evolutionary consequences of color polymorphism. *Ecology* 89(1): 34-40.
- GALÁN, P. (1997). Reproductive ecology of the lacertid lizard *Podarcis bocagei*. *Ecography* 20: 197-209.
- GAO, J. F., QU, Y.F., LUO, L.G. & JI, X. (2010). Evolution of reptilian viviparity: a test of the maternal manipulation hypothesis in a temperate snake, *Gloydius brevicaudus* (Viperidae). *Zoological Science* 27: 248-255.
- GASPARINI, Z., DE LA FUENTE, M.S. & DONADÍO, O. (1986). Los reptiles Cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. Pp. 119-130. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), Acta 2.
- GAVAUD, J. (1983). Obligatory hibernation for completion of vitellogenesis in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Experimental Zoology* 405: 397-405.
- GUILLETTE, L.J. (1981). Fall reproductive activity in high elevation reptiles of the Parque Nacional de Zoquiapan, México. *Smith VII*
- GUILLETTE, J. & CASAS-ANDREU, G. (1987). The reproductive biology of the high elevation mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica* 43: 29-38.

- HABIT, E.M. & ORTIZ, J. (1996). Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropicuridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción Chile* 67: 7-14.
- HALLOY, M. (2012). Visual display variations in neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to sex and season. *The Herpetological Journal* 22(4): 267-270.
- HALLOY, M., ROBLES, C., SALICA, M.J., SEMHAN, R., JUÁREZ HEREDIA, V. & VICENTE, N. (2013). Estudios de comportamiento y ecología de lagartijas de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* (Iguania: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología*, 27(1): 15-26.
- HAMILTON, D.G., WHITING, M.J. & PRYKE, S.R. (2013). Fiery frills: carotenoid-based coloration predicts contest success in frillneck lizards. *Behavioral Ecology* 24(5): 1138-1149.
- HARE, K.M. & CREE, A. (2005). Short communication: Natural history of *Hoplodactylus stephensi* (Reptilia: Gekkonidae) on Stephens Islands, Cook Strait, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 29(1): 137-142.
- HERNÁNDEZ-GALLEGOS, O., MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M. & ANDREWS, R.M. (2002). Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae) from high elevation habitat of central México. *Herpetologica* 58: 415-421.
- HERREL, A., AERTS, P. & DE VREE, F. (1998). Ecomorphology of the lizard feeding apparatus: a modeling approach. *Netherlands Journal of Zoology* 48: 1-25.
- HERTZ, P.E., HUEY, R. & STEVENSON, R.D. (1993). Evaluating Temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142: 796-818.
- HEULIN, B., OSENEGG, K. & LÉBOUVIER, M., (1991). Timing of embryonic development and birth dates in oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: testing the predictions of an evolutionary hypothesis. *Acta Oecologica* 12: 517-528.
- HOFFMAN, A.A. & PEARSON, P.A. (1997). Extreme environmental change and evolution.

Cambridge University Press, United Kingdom, 259 pp.

- HUEY, R.B., DEUTSH, C.A., TEWKSBURY, J.J., VITT, L.J., HERTZ, P.E., ÁLVAREZ PÉREZ, H.J., & GARLAND, T., (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb-2008.
- HUYGHE, K., VANHOYDONCK, B., HERREL, A., TADIĆ, Z. & VAN DAMME, R. (2007). Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology* 47(2): 211-220.
- HUYGHE, K., HUSAK, J.F., HERREL, A., TADIĆ, Z., MOORE, I.T., VAN DAMME, R. & VANHOYDONCK, B. (2009). Relationships between hormones, physiological performance and immunocompetence in a color-polymorphic lizard species, *Podarcis melisellensis*. *Hormones and Behavior* 55(4): 488-494.
- HUYGHE, K., VANHOYDONCK, B., HERREL, A., TADIĆ, Z. & VAN DAMME, R. (2012). Female lizards ignore the sweet scent of success: Male characteristics implicated in female mate preference. *Zoology* 115(4): 217-222.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2004). Prolonged cycles as a common reproductive pattern in viviparous Lizards from Patagonia, Argentina: Reproductive cycle of *Phymaturus patagonicus*. *Journal of Herpetology* 38(1): 73-79.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2008). Estrategias reproductivas en reptiles. In: *Herpetología de Chile*, 392-425. Vidal, M.A. & Labra, A. (eds.). Santiago de Chile: Science Verlag Press.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & CASALINS, L.M. (2007). Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology* 41: 77-80.

- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & CUSSAC, V.E. (1996). Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): biennial female reproductive cycle? *Herpetological Journal* 6: 137-143.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & CUSSAC, V.E. (1998). Reproduction of the viviparous lizards *Liolaemus elongatus* in the highlands of Patagonia: plastic cycles in *Liolaemus* as a response to climate? *Herpetological Journal* 8: 99-105.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & CUSSAC, V.E. (1999). Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropiduridae). *Herpetological Journal* 9: 111-117.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R., ACOSTA, J.C., BORETTO, J.M., VILLAVICENCIO, H.J., MARINERO, J.A. & KRENZ, J.D. (2008). Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 1620-1630.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R., MEDINA, S.M., FERNÁNDEZ, J.B., GUTIÉRREZ, J.A., TAPPARI, F. & SCOLARO, A. (2010). Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35: 21-27.
- JAKSIC, F.M. & SCHWENK, K. (1983). Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica* 39(4): 457-461.
- JI, X., CHEN, F., DU, W. G. & CHEN, H.L. (2003). Incubation temperature affects hatchling growth but not sexual phenotype in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). *Journal of Zoology* 261(04): 409-416.
- JI, X., LIN, L.H., LUO, L.G., LU, H.L., GAO, J.F. & HAN, J. (2006). Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skinks, *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 88(3): 453-463.

- JI, X., GAO, J.F. & HAN, J. (2007a). Phenotypic responses of hatchlings to constant versus fluctuating incubation temperatures in the multi-banded krait, *Bungarus multicinctus* (Elapidae). *Zoological Science* 24(4): 384-390.
- JI, X., LIN, C.X., LIN, L.H., QIU, Q.B. & DU, Y. (2007b). Evolution of viviparity in warm-climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 20(3): 1037-1045.
- KUBISCH, E., FERNÁNDEZ, J. & IBARGÜENGOYTÍA, N. (2011). Is locomotor performance optimized at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology*. 36(6): 328-333.
- KUBISCH, E., CORBALÁN, V., IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & SINERVO, B. (En prensa). Local extinction risk by global warming of three species of lizards from Patagonia *Canadian Journal of Zoology* (cjz-2015-0024).
- LABRA, A. (1998). Selected body temperatures of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 349-358.
- LABRA, A., CARAZO, P., DESFILIS, E. & FONT, E. (2007). Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: structure of head bob displays. *Herpetologica* 63(1): 11-18.
- LAMBERT, S.M. & WIENS, J.J. (2013). Evolution of viviparity: a phylogenetic test of the cold climate hypothesis in phrynosomatid lizards. *Evolution* 67(9): 2614-2630.
- LANCASTER, L.T., HAZARD, L.C., CLOBERT, J. & SINERVO, B.R. (2008). Corticosterone manipulation reveals differences in hierarchical organization of multidimensional reproductive trade-offs in r-strategist and K-strategist females. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 556-565.
- LEMUS, D., ILLANES, J., FUENZALIDA, M., PAZ-DE LA VEGA, Y. & GARCÍA, M. (1981). Comparative analysis of the development of the lizard, *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology* 169: 337-349.

- LEYTON, V.C. & VALENCIA, J. (1992). Follicular population dynamics, its relation to the clutch and litter size in Chilean *Liolaemus* lizards. In: *Reproductive biology of South American vertebrates*, 123-134. Hamlett, W. (ed.). New York: Springer-Verlag Press.
- LEYTON, V.C., MIRANDA, E.A. & BUSTOS-OBREGÓN, E. (1980). Gestational chronology in the viviparous lizard *Liolaemus gravenhorsti* (Gray) with remarks on ovarian and reproductive activity. *Archives of Biology* 91: 347-361.
- LEYTON, V.C., VELOSO, A. & BUSTOS-OBREGÓN, E. (1982). Modalidad reproductiva y actividad cíclica gonadal en lagartos iguánidos de distintos pisos altitudinales del interior de Arica (Lat. 18°10' S). Pp. 293-301 En: Veloso A, Bustos-Obregón E, (eds.), *El hombre y los ecosistemas de montaña 1. La vegetación y los vertebrados ectotérmicos del transecto Arica-Lago Chungará*, Volumen 1, Montevideo.
- LI, H., QU, Y.F., HU, R.B. & JI, X. (2009). Evolution of viviparity in cold-climate lizards: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolutionary Ecology* 23(5): 777-790.
- LIN, C.X., ZHANG, L. & JI, X. (2008). Influence of pregnancy on locomotor and feeding performances of the skink, *Mabuya multifasciata*: why do females shift thermal preferences when pregnant?. *Zoology* 111(3): 188-195.
- LINDGREN, J. (2004). UV-lamps for terrariums: Their spectral characteristics and efficiency in promoting vitamin D3 synthesis by UVB irradiation. *Herpetomania* 2004: 13-20.
- LORIOUX, S., DENARDO, D.F., GORELICK, R. & LOURDAIS, O. (2012). Maternal influences on early development: preferred temperature prior to oviposition hastens embryogenesis and enhances offspring traits in the Children's python, *Antaresia childreni*. *The Journal of Experimental Biology* 215(8): 1346-1353.
- LOURDAIS, O., SHINE, R., BONNET, X., GUILLON, M., & NAULLEAU, G. (2004). Climate affects offspring phenotypes in a viviparous snake. *Oikos* 104: 551-560.

- MARTINS, E.P., LABRA, A., HALLOY, M. & THOMPSON, J. T. (2004). Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68(3): 453-463.
- MARTOJA, R., & MARTOJA PIERSON, M. (1970). Técnicas de histología animal. Toray-Masson S.A. Barcelona.
- MATHIES, T. & ANDREWS, R.M. (1997). Influence of Pregnancy on the Thermal Biology of the Lizard, *Scleroporos jarrovi*: Why do Pregnant Females Exhibit Low Body Temperatures?. *Functional Ecology* 498-507.
- MAYHEW, W.W. (1965). Hibernation in the horned lizard *Phrynosoma m'calli*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 16: 103-119.
- MAYHEW, W. & WRIGHT, S. (1970). Seasonal changes in testicular histology of three species of the lizard genus *Uma*. *Journal of Morphology* 130: 163-186.
- MEDINA, M. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2010). How do viviparous and oviparous lizards reproduce in Patagonia? A comparative study of three species of *Liolaemus*. *Journal of Arid Environments* 74: 1024-1032.
- MEDINA, M., GUTIERREZ, J., SCOLARO, A. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2009). Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus bibronii* in Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 37: 579-586.
- MEDINA, M., SCOLARO, A., MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., SINERVO, B.R., MILES, D.B. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2012). Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37: 579-586.
- MELL, R. (1929). Beiträge zur fauna sinica. IV. Grundzüge einer ökologie der chinesischen reptilien und einer herpetologischen tiergeographie Chinas. Walter de Gruyter, Berlin.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M. & ANDREWS, R.M. (1998). Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54: 521-

532.

- MÉNDEZ DE LA CRUZ, F.R., MANRÍQUEZ, N.L., ARENAS RÍOS, E. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2014). Male reproductive cycles in lizards. pp: 302-339. Capítulo 10. En: Rheubert, J.L, Siegel, D.S, Trauth, S.E. (eds.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*, 760 pp. Volumen 10 de Serie: Jamieson B.G.M (ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny*, CRC Press.
- MILES, D.B. (2004). The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research* 6(1): 63-75.
- MILLS, S.C., HAZARD, L., LANCASTER, L., MAPPE, T., MILES, D., OKSANEN, T.A. & SINERVO, B. (2008). Gonadotropin hormone modulation of testosterone, immune function, performance, and behavioral trade-offs among male morphs of the lizard *Uta stansburiana*. *American Naturalist* 171: 339-357.
- MINOLI, I., MEDINA, C.D., FRUTOS, N., MORANDO, M., & AVILA, L.J. (2013). A revised geographical range for *Liolaemus elongatus* Koslowsky, 1896 (Squamata: Liolaemini) in Argentina: review of reported and new-data based distribution with new localities. *Acta Herpetologica*, 8(2): 159-162.
- MOORE, M.C. & LINDZEY, J. (1992). The physiological basis of sexual behavior in male reptiles. Pp. 70-113 in: Gans C, Crews D, eds., *Biology of the Reptilia*, vol 18. Chicago: The University of Chicago Press.
- MORENO-AZÓCAR, D.L., VANHOYDONCK, B., BONINO, M.F., PEROTTI, M.G., ABDALA, C.S., SCHULTE, J.A. & CRUZ, F.B. (2013). Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171: 773-788.
- NARETTO, S., CARDOZO, G., BLENGINI, C.S. & CHIARAVIGLIO, M. (2014). Sexual selection and dynamics of jaw muscle in *Tupinambis* lizards. *Evolutionary Biology* 41: 192-200.
- O'DONNELL, R.P. & ARNOLD, S.J. (2005). Evidence for selection on thermoregulation: effects of temperature on embryo mortality in the garter snake *Thamnophis*



- elegans*. *Copeia* 2005(4): 929-933.
- OLIVARES, A., TAPIA, L., ESTICA, O., HENRÍQUEZ, R. & BUSTOS-OBREGÓN, E. (1987). Reproductive cycle of two coastal *Tropidurus* lizards. *Microscopía Electrónica & Biología Celular* 11: 107-117.
- OLSSON, M., SHINE, R. & BAK-OLSOON, E. (2000). Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological? *Journal of Evolutionary Biology* 13: 263-268.
- OLSSON, M., SHINE, R., WAPSTRA, E., UJVARI, B. & MADSEN, T. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape. The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538-1542.
- OLSSON, M., HEALEY, M., & ASTHEIMER, L. (2007). Afternoon T: testosterone level is higher in red than yellow male polychromatic lizards. *Physiology & Behavior* 91(5): 531-534.
- ORTIZ, M.A., BORETTO, J.M., PIANTONI, C., ALVAREZ, B.B. & IBARGÜENGOYTÍA, N.R. (2014). Reproductive biology of the Amazon Lava Lizard (*Tropidurus torquatus*) from the Wet Chaco of Corrientes (Argentina): congeneric comparisons of ecotypic and interspecific variations. *Canadian Journal of Zoology* 92: 643-655.
- PACKARD, G.C., TRACY, C.R. & ROTH, J.J. (1977). The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biological Reviews* 52(1): 71-105.
- PARANJPE, D.A., BASTIAANS, E., PATTEN, A., COOPER, R.D. & SINERVO, B. (2013). Evidence of maternal effects on temperature preference in side-blotched lizards: implications for evolutionary response to climate change. *Ecology and Evolution* 3(7): 1977-1991.
- PERRY, G., LEVERING, K., GIRARD, I. & GARLAND, T. (2004). Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 67(1): 37-47.

- PINCHEIRA-DONOSO, D. & TREGENZA, T. (2011). Fecundity selection and the evolution of reproductive output and sex-specific body size in the *Liolaemus* lizard adaptive radiation. *Evolutionary Biology* 38: 197-207.
- PIZZATTO, L. & DUBEY, S. (2012). Colour-polymorphic snake species are older. *Biological Journal of the Linnean Society* 107(1): 210-218.
- POUGH, F., ANDREWS, R.M., CADLE, J., CRUMP, M., SAVITSK, A. & WELLS, K. (1998). *Herpetology*. Upper Saddle River, Prentice Hall. pp. 577.
- PUDNEY, J. (1995). Spermatogenesis in nonmammalian vertebrates. *Microscopy research and Technique* 32: 459-497.
- QUALLS, C.P. & ANDREWS, R.M. (1999). Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 67(3): 353-376.
- QUALLS, F.J. & SHINE, R. (1998). *Lerista bougainvillii*, a case study for the evolution of viviparity in reptiles. *Journal of Evolutionary Biology*. 11: 63-78.
- RAMIREZ-PINILLA, M. (1991). Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus*. *Journal of Herpetology* 205-208.
- RAMÍREZ-PINILLA, M. (1992). Variaciones histológicas en los tractos reproductivos de hembras de algunas especies ovíparas de *Liolaemus* (Reptilia: Iguanidae) en diferentes estados de actividad reproductiva. *Acta Zoologica Lilloana* 42: 115-122.
- ROBSON, M.A. & MILES, D.B. (2000). Locomotor performance and dominance in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology* 14(3): 338-344.
- ROCK, J. & CREE, A. (2003). Intraspecific variation in the effect of temperature on pregnancy in the viviparous gecko *Hoplodactylus maculatus*. *Herpetologica* 59(1): 8-22.

- RODRÍGUEZ-DÍAZ, T., GONZÁLEZ, F., JI, X. & BRAÑA, F. (2010). Effects of incubation temperature on hatchling phenotypes in an oviparous lizard with prolonged egg retention: are the two main hypotheses on the evolution of viviparity compatible?. *Zoology* 113(1): 33-38.
- SACCHI, R., PUPIN, F., GENTILI, A., RUBOLINI, D., SCALI, S., FASOLA, M. & GALEOTTI, P. (2009). Male–male combats in a polymorphic lizard: residency and size, but not color, affect fighting rules and contest outcome. *Aggressive Behavior* 35(3): 274-283.
- SAINT GIRONS, H. (1985). Comparative data on lepidosaurian reproduction and some time tables. In: *Biology of the Reptilia*, 35-58. Gans, C. (ed.). New York: John Wiley and Sons Inc Press.
- SCHULTE, 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.
- SCHWARZKOPF, L. (2005). Sexual dimorphism in body shape without sexual dimorphism in body size in water skinks (*Eulamprus quoyii*). *Herpetologica* 61(2): 116-123.
- SCOLARO, A. (2005). Reptiles Patagónicos: Sur. Guía de Campo. Universidad Nacional de la Patagonia, Trelew. Argentina. 80 pp.
- SCOLARO, J.A. & CEI, J.M. (1997). Systematic status and relationships of *Liolaemus* species of the *archeforus* and *kingii* groups: morphological and taxonumerical approach (Reptilia: Tropicuridae). *Bolletín del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino* 15(2): 369-406.
- SHINE, R. (1980). "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46: 92-100.
- SHINE, R., (1983). Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia* 57: 397-405
- SHINE, R. (1985). The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. *Biology*

*of the Reptilia* 15: 605-694.

SHINE, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64(4): 419-461.

SHINE, R. (1992). Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46(3): 828-833.

SHINE, R. (1995). A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *American Naturalist* 145: 809-823.

SHINE, R. (2003). Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia* 136: 450-456.

SHINE, R. (2004). Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58: 1809-18

SHINE, R. & BULL, J.J. (1979). The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *American Naturalist* 905-923.

SHINE, R. & ELPHICK, M.J. (2001). The effect of short-term weather fluctuations on temperatures inside lizard nests, and on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 72(4): 555-565.

SHINE, R. & OLSSON, M. (2003). When to be born? Prolonged pregnancy or incubation enhances locomotor performance in neonatal lizards (Scincidae) *Journal of Evolutionary Biology*, 16(5): 823-832.

SHINE, R. & SCHWARZKOPF, L. (1992). The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution* 46(1): 62-75.

SHUTER, B. & POST, J. (1990). Climate, Population Viability, and the Zoogeography of Temperate Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 314-336.

SINERVO, B. & HUEY, R.B. (1990). Allometric engineering: an experimental test of the causes of interpopulational differences in performance. *Science* 248(4959): 1106-1110.

- SINERVO, B. & LIVELY, C.M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male reproductive strategies. *Nature* 380: 240-243.
- SINERVO, B. & SVENSSON, E. (2002). Correlational selection and the evolution of genomic architecture. *Heredity* 89: 329-338.
- SINERVO, B. & CLOBERT, J. (2003). Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science* 300: 1949-1951.
- SINERVO, B. & MILES, D.B. (2010). Hormones and behavior of reptiles. En: R. Nelson & K. Lopez (eds.) *Hormones and Behavior of Vertebrates*. Academic Press.
- SINERVO, B., HEDGES, R. & ADOLPH, S.C. (1991). Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus occidentalis*: variation among populations. *The Journal of Experimental Biology* 155(1): 323-336.
- SINERVO, B., MILES, D.B., FRANKINO, W.A., KLUKOWSKI, M. & DE NARDO, D.F. (2000a). Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior* 38: 222-233.
- SINERVO, B., SVENSSON, E. & COMENDANT, T. (2000b). Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406: 985-988.
- SINERVO, B., BLEAY, C. & ADAMOPOULOU, C. (2001). Social causes of correlational selection and the resolution of a heritable throat color polymorphism in a lizard. *Evolution* 55(10): 2040-2052.
- SINERVO, B., CHAINE, A., CLOBERT, J., CALSBEEK, R., HAZARD, L., LANCASTER, L., MCAAM, A.G., ALONZO, S., CORRIGAN, G. & HOCHBERG, M.E. (2006). Self-recognition, color signals, and cycles of greenbeard mutualism and altruism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(19): 7372-7377.
- SOTO, J. & VÁZQUEZ, M. (2001). El gran libro de la provincia de Santa Cruz. Ed. Oriente- Alfa Centro literario.

- STEWART J.R. & BLACKBURN, D.G. (2014). Viviparity and placentation in lizards. pp: 448-563. En: Rheubert, J.L, Siegel, D.S, Trauth, S.E. (eds.), *Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara*, 760 pp. Volumen 10 de Serie: Jamieson B.G.M (ed.) *Reproductive Biology and Phylogeny*, CRC Press.
- SVENSSON, E., SINERVO, B. & COMENDANT, T. (2001). Condition, genotype-by-environment interaction, and correlational selection in lizard life-history morphs. *Evolution* 55: 2053-2069.
- TINKLE, D.W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 10(933): 501-516.
- TOKARZ, R.R. (1985). Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Animal Behaviour* 33(3): 746-753.
- TU, M.C. & HUTCHISON, V.H. (1994). Influence of pregnancy on thermoregulation of water snakes (*Nerodia rhombifera*). *Journal of Thermal Biology* 19(4): 255-259.
- VAN DAMME, R., BAUWENS, D. & VERHEYEN, R.F. (1989). Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Herpetology* 23: 459-461. VAN WYK, J.H. (1991). Biennial reproduction in the female viviparous lizards *Cordylus giganteus*. *Amphibia-Reptilia* 12: 329-342.
- VAN WYK, J.H. & LE FN MOUTON, P. (1996). The reproductive cycles of the oviparous lizards *Platysaurus capensis* and *P. minor*: evidence supporting a viviparity-oviparity reversal in the Cordylidae. *Amphibia-Reptilia* 17: 115-129.
- VANHOODYDONCK, B., CRUZ, F.B., ABDALA, C.S., MORENO AZÓCAR, D.L., BONINO, M.F. & HERREL, A. (2010). Sex-specific evolution of bite performance in *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 461-475.
- VERA-ESCALONA, I.M., CORONADO, T., MUÑOZ-MENDOZA, C., & VICTORIANO, P.F. (2010). Distribución histórica y actual de la lagartija *Liolaemus pictus* (Dumeril & Bibron 1837) (Liolaemidae) y nuevo límite continental sur de distribución.

- Gayana 74(2): 139-146.
- VIAL J.L. & STEWART, J.R. (1985). The reproductive cycle of *Barisia monticola*: a unique variation among viviparous lizards. *Herpetologica* 51-57.
- VITT, L.J. (1992). Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation. pp: 135-148. En: *Reproductive Biology of South American Vertebrates*, Hamlett W.C. (ed.), New York: Springer-Verlag.
- WANG, Z., LU, H.L., MA, L. & JI, X. (2014). Viviparity in high-altitude *Phrynocephalus* lizards is adaptive because embryos cannot fully develop without maternal thermoregulation. *Oecologia* 174(3): 639-649.
- WAPSTRA, E. (2000). Maternal basking opportunity affects juvenile phenotype in a viviparous lizard. *Functional Ecology* 14: 345-352.
- WAPSTRA, E., ULLER, T., WHILE, G.M., OLSSON, M., SHINE, R. (2010). Giving offspring a head start in life: field and experimental evidence for selection on maternal basking behaviour in lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 23(2010): 651-657.
- WEBB, J.K., SHINE, R. & CHRISTIAN, K.A. (2006). The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolution* 60(1): 115-122.
- WEISS, S.L. & MOORE, M.C. (2004). Activation of aggressive behavior by progesterone and testosterone in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *General and Comparative Endocrinology* 136(2): 282-288.
- WHILE, G.M., ISAKSSON, C., MCEVOY, J., SINN, D.L., KOMDEUR, J., WAPSTRA, E. & GROOTHUIS, T.G. (2010). Repeatable intra-individual variation in plasma testosterone concentration and its sex-specific link to aggression in a social lizard. *Hormones and Behavior* 58(2): 208-213.

- WHITING, M.J. (1999). When to be neighbourly: differential agonistic responses in the lizard *Platysaurus broadleyi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46(3): 210-214.
- WHITTIER, J.M. & TOKARZ, R.R. (1992). Physiological regulation of sexual behavior in female reptiles. pp: 24-69. En: *Biology of the Reptilia*, Volumen 18, *Hormones, Brain, and Behavior*. Gans, C. & Crews, D. (eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- WILSON, J.L. & CREE, A. (2003). Extended gestation with late-autumn births in cool-climate viviparous gecko from southern New Zealand (Reptilia. *Naultinus gemmeus*). *Austral Ecology* 28: 339-348.
- WOOLRICH-PIÑA, G.A., SMITH, G.R., LEMOS-ESPINAL, J.A. & RAMÍREZ-SILVA, J.P. (2015). Do gravid female *Anolis nebulosus* thermoregulate differently than males and non-gravid females?. *Journal of Thermal Biology* 52: 84-89.
- YAN, X.F., TANG, X.L., YUE, F., ZHANG, D.J., XIN, Y., WANG, C. & CHEN, Q. (2011). Influence of ambient temperature on maternal thermoregulation and neonate phenotypes in a viviparous lizard, *Eremias multiocellata*, during the gestation period. *Journal of Thermal Biology* 36(3): 187-192.
- ZAJITSCHKEK, S.R., ZAJITSCHKEK, F., MILES, D.B. & CLOBERT, J. (2012). The effect of coloration and temperature on sprint performance in male and female wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 107(3): 573-582.
- ZAMUDIO, K.R. & SINERVO, B. (2000). Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(26): 14427-14432.
- ZHANG, D.J., TANG, X.L., YUE, F., CHEN, Z. & CHEN, Q. (2010). Effect of gestation temperature on sexual and morphological phenotypes of offspring in a viviparous lizard, *Eremias multiocellata*. *Journal of Thermal Biology* 35(3): 129-133.
- ZUG, G.R., VITT, L.J. & CALDWELL, J.P. (2001). *Herpetology*. Academic Press, 630 pp.



# AGRADECIMIENTOS



## AGRADECIMIENTOS



Quisiera agradecer enormemente a mi familia por ser el pilar fundamental en mi vida: A mis amores Dante y Donato por el amor y la felicidad de todos los días, especialmente gracias Dan por la contención y ayuda en este último año lleno de cambios felices y también de trabajo arduo, y gracias Donato por esas sonrisas y por ser el sol de mis días. A mamá, papá y mis hermanas por estar siempre con todo el amor y el apoyo a mi trabajo.

Un enorme GRACIAS a mi directora Dra. Nora Ibarzüengoytía por confiar en mí y estar en todo momento para brindarme su ayuda y conocimiento con ganas y dedicación desde el principio de mi formación como herpetóloga, por guiarme en el camino de la investigación dándome sus mejores consejos y hacerme parte de su grupo de trabajo.

A mi co-director Dr. Barry Sinervo por transmitirme sus conocimientos, por introducirme en el mundo de los morfotipos de coloración "piedra-papel-tijera" y por su ayuda e ideas para el desarrollo de los experimentos de comportamiento.

Al Dr. Alejandro Scolaro con el que compartí varias "campanas herpetológicas", gracias por transmitirme tus conocimientos en el campo, por el esfuerzo durante las capturas, por tener siempre buena predisposición para ayudarme, por las fotografías, los comentarios y sugerencias y por esa alegría que te caracteriza.

A los Dres. Fausto Méndez De la Cruz, Carlos Navas y Elizabeth Bastiaans por brindarme desinteresadamente su conocimiento sobre la eco-fisiología y comportamiento de reptiles, las sugerencias para los experimentos y su buena predisposición siempre.

A todos los que me acompañaron "bien al sur" para realizar los muestreos: Nora, Alejandro, Marlín, Erika, Fausto y Rafa, gracias por haber ido a un lugar lejano, frío y difícil, pero siempre con buena onda y la mejor disposición para lograr nuestros objetivos.

A los que me ayudaron a cuidar a las lagartijas y a realizar los experimentos: Erika (muy especialmente a vos gracias por tanta ayuda!), Dante, Facundo, Nora, Marlín, Fausto.

A mis padres, Adriana y Ricardo, y a Dante por acompañarme y ayudarme en la devolución de las lagartijas.

A mis compañeros de oficina: Eri, Facu, Nora, Jor y Maru por su ayuda en el trabajo de todos los días, las charlas, la compañía y amistad.

A todos los que me ayudaron a realizar la escritura de la tesis: especialmente a Nora por dedicarle mucho tiempo y corregir todo con una mirada siempre mejoradora, a Facu por estar a mi derecha siempre para cualquier ayuda, a Eri, Jor, Marlín y Ale por aportar siempre con buena predisposición en varias secciones de la tesis su conocimiento y ayuda.

A todos mis amigos y familia que a la distancia o cerca me acompañaron y me acompañan en mi vida con alegrías y muy buenos momentos: Mica, Eri, Flori, Pela, Agos, Marqui, Euge, Fer, Mari, Pepé, Emi, Adol, Lucy, Eloy y Noe.

A las instituciones que brindaron apoyo y posibilitaron la realización de la tesis: Centro Regional Universitario Bariloche (Universidad Nacional del Comahue), Instituto de Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA-CONICET), INTA Santa Cruz. A la Delegación de Fauna de la provincia de Santa Cruz, Argentina por otorgar los permisos de captura (número de permiso 09/09 y la disposición N° 013/2012) y los permisos de traslado de ejemplares.

Al Dr. Luciano Ávila y al Dr. Félix Cruz por brindarnos la posibilidad de trabajar con los ejemplares de *Liolaemus sarmientoi* y *Liolaemus magellanicus* depositados en las colecciones herpetológicas LJAMM-CNP del Centro Nacional Patagónico (CENPAT) de Puerto Madryn y en la colección herpetológica del Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo de Tucumán, respectivamente.

Al Sr. Miguel Cabral por su buena predisposición siempre en Río Gallegos, al Sr. P.J. Rute Director de Plantas Estables de la provincia de Santa Cruz por el alojamiento durante nuestra estadía en la ciudad. A la Lic. Amanda Manero por su ayuda en la

logística durante los experimentos llevados a cabo en Río Gallegos y su colaboración durante las capturas.

A los jurados de esta Tesis, Dra. Margarita Chiaraviglio, Dr. Nestor Basso y Dr. Luciano Ávila, ya que ayudaron a mejorar ampliamente la tesis, aportando una mirada crítica y mejoradora y comentarios que alientan a continuar trabajando en la misma línea de investigación.

La realización de esta Tesis Doctoral fue posible gracias a las siguientes becas y subsidios:

- Beca Interna de Postgrado tipo I, otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).
- Beca Interna de Postgrado tipo II, otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).
- Proyecto CONICET PIP 100271: Adaptaciones termo-fisiológicas de lagartos a ambientes con diferente rigurosidad climática: un estudio experimental. Directora: Nora R. Ibarzüengoytía. Co-Director: Alejandro Scolaro.
- Programa de Cooperación Bilateral MINCyT-CONACyT (Argentina-México) MX/11/10: “Adaptaciones termo-fisiológicas de lagartos ovíparos y vivíparos de climas fríos y tropicales relacionadas con las principales hipótesis del origen de la viviparidad en reptiles”. Financiación de intercambio entre investigadores. Directora Argentina: Dr. Nora R. Ibarzüengoytía. Director Mexicano: Dr. Fausto Méndez De la Cruz.
- Proyecto CONICET PIP 100676: Procesos fisiológicos que permiten la vida de lagartos en climas fríos de la Patagonia. Directora: Nora R. Ibarzüengoytía. Co-Director: Alejandro Scolaro.

**ANEXO**





## TRABAJO DE RESPALDO

Volume 25 (April 2015), 101–108

Herpetological Journal

FULL PAPER



Published by the British Herpetological Society

## Female reproductive biology of the lizards *Liolaemus sarmientoi* and *L. magellanicus* from the southern end of the world

Jimena B. Fernández<sup>1</sup>, Marlin Medina<sup>2</sup>, Erika L. Kubisch<sup>1</sup>, Amanda A. Manero<sup>3</sup>, J. Alejandro Sclaro<sup>4</sup> & Nora R. Ibagüengoytía<sup>1</sup>

<sup>1</sup>INIBIOMA - CONICET. Departamento de Zoología, Laboratorio de Ecofisiología e Historia de vida de Reptiles, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche (8400), Río Negro, Argentina

<sup>2</sup>CIEMEP-CONICET. Centro de Investigación en Ecología de Montaña y Estepa Patagónica. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Esquel (9200), Chubut, Argentina

<sup>3</sup>Departamento de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos (9400), Santa Cruz, Argentina

<sup>4</sup>CENPAT-CONICET, Puerto Madryn y Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Trelew (9100), Chubut, Argentina

Lizards that live in the harsh climate of the Argentinean Patagonia (40°–53° S) are active for a period restricted to spring and summer when vitellogenesis, pregnancy and birth take place. Herein, we present data on the female reproductive cycle, body size at sexual maturity, litter size and fat-body cycle of one of the world's southernmost reptiles, *Liolaemus sarmientoi*. We also provide preliminary data on the reproductive cycle of a sympatric species, *L. magellanicus*. Females of both species start vitellogenesis in late spring, probably arrested or continued at very low rates during brumation resumed in the spring of the next year. Pregnancy starts in spring and births of *L. sarmientoi* (2 to 7 offspring) and *L. magellanicus* (3 to 4 offspring) occur over a month in midsummer. Females that give birth earlier can start a new vitellogenic cycle before autumn and perform an annual reproductive cycle. However, females which give birth later delay the start of a new vitellogenic cycle until the next spring, performing a biennial reproductive cycle. Thus, females have the potential to adjust their frequency of reproduction according to the energetic restrictions imposed by environmental conditions in the southernmost lands of South America.

**Key words:** annual-biennial reproductive cycle, cold climate, fat bodies, life history, *Liolaemus magellanicus*, *Liolaemus sarmientoi*, viviparity

### INTRODUCTION

Reproductive cycles in reptiles are tightly dependent on temperature, photoperiod, moisture and food availability, resulting in diverse life histories (Duvall et al., 1982; Bauwens, 1999). Squamate reptiles have adapted repeatedly to different environmental conditions; viviparity has evolved independently more than 115 times (Blackburn, 2014). For example, lizards exhibit sexual or parthenogenetic reproduction (Cuellar et al., 1985) and vary the frequency of reproduction from annual to triennial reproductive cycles (Cree, 1994; Ibagüengoytía, 2008), sometimes skipping a year of reproduction (van Wyk, 1991; Ibagüengoytía & Casalins, 2007; Boretto & Ibagüengoytía, 2009). These differences in reproductive biology result in a huge variability of mean annual reproductive output (Cree, 1994) and different degrees of reproductive investment (Tinkle, 1969; Shine, 1992; Pincheira-Donoso & Tregenza, 2011).

Lizards from tropical environments usually produce one or more broods per year, while in temperate environments the reproductive cycles of lizards are characteristically seasonal, alternating periods of reproductive activity

and brumation (Duvall et al., 1982; Guillette & Casas-Andreu, 1987). These characteristics depend not only on temperature, but also on feeding resources and the opportunity to store energy as fat which females subsequently use to perform vitellogenesis (Saint Girons, 1985; Van Wyk, 1991; Pough et al., 1998; Shine, 2003). Thus, extended cycles have been linked to the length of the activity season (Ibagüengoytía & Cussac, 1996, 1998) as well as to the energy constraints for reproduction (Van Wyk, 1991; Cree & Guillette, 1995; Edwards et al., 2002; Hare & Cree, 2005; Boretto & Ibagüengoytía, 2006; Ibagüengoytía & Casalins, 2007). Multiannual cycles can occur as a consequence of several factors such as: prolonged vitellogenesis (Van Wyk, 1991, Cree et al., 1992, Cree & Guillette, 1995), prolonged gestation (Vial & Stewart 1985; Cree & Guillette, 1995; Wilson & Cree, 2003), vitellogenesis and gestation alternated between different activity seasons (Ibagüengoytía & Cussac, 1996, 1998), and/or skipping years of reproduction when females lack sufficient energy resources to start a new reproductive cycle (Van Wyk, 1991; Ibagüengoytía & Casalins, 2007; Boretto & Ibagüengoytía, 2009). Populations exhibiting these cycles are identified by the

Correspondence: Jimena Beatriz Fernández (jimenafernandez@comahue-conicet.gob.ar)

temporal overlap of females performing vitellogenesis and females performing pregnancy (Habit & Ortiz, 1996; Ibagüengoytia & Cussac, 1996, 1998) or by the presence of a high percentage (approximately 50%) of non-reproductive adult females during the reproductive season (Aldridge 1979; Van Wyk, 1991; Ibagüengoytia & Casalins, 2007).

With at least 257 described species (Abdala & Quinteros, 2014), the genus *Liolaemus* is the most diversified genus of the family Liolaemidae. *Liolaemus* has broad latitudinal and altitudinal distributions, from the Andes of Peru to Tierra del Fuego of Argentina and Chile (from 9° to 53° S and from sea level to 5,000 m.a.s.l.); Ceï, 1986; Schulte et al., 2000; Scolaro, 2005). Members of this genus show a high diversity of physiological responses to adapt to a high diversity of environments and climates (Ibagüengoytia et al., 2008; Cruz et al., 2009; Medina et al., 2012; Corbalán et al., 2013; Moreno-Azócar et al., 2013).

Patagonian Liolaemids (between 40° and 53° S) have followed distinct evolutionary paths in response to the cold-temperate climate, with marked seasonality in temperature; they are typically active in spring and summer months but live in brumation for approximately 7 months from early autumn to mid-spring (Ibagüengoytia, 2008). In addition, their life histories can differ greatly depending on environmental conditions and reproductive mode (oviparous or viviparous), diet (herbivorous, insectivorous or omnivorous), and habit (saxicolous, psammophilous or arboreous) (Ceï, 1986; Scolaro, 2005). Most *Liolaemus* species have annual female reproductive cycles (see review in Ibagüengoytia, 2008; Medina & Ibagüengoytia, 2010), with the exception of the facultative annual to biennial cycle of *L. elongatus*, which inhabits rocky outcrops in the steppe and in the forest-steppe transition environments from 39° to 41.5° S (Ibagüengoytia & Cussac, 1996, 1998) and the biennial to triennial cycle of *L. pictus*, which inhabits the Andean-Patagonian forest between 529 and 1600 m a.s.l.

In this study we present the female reproductive cycle of the two southernmost species of lizards. *Liolaemus sarmientoi* is medium sized (mean snout-vent length, SVL=77 mm; Ibagüengoytia et al., 2010), and is

distributed in the central and southern portions of Santa Cruz province (Argentina) from 48° S, 70° W to 52° S, 69° W (Breitman et al., 2014). It is omnivorous, saxicolous, and births were reported to occur in January and February with a litter size between 3 and 5 neonates (Ceï, 1986; Scolaro & Ceï, 1997; Scolaro, 2005). *Liolaemus magellanicus* is a small lizard (mean SVL=56 mm; Ibagüengoytia et al., 2010) distributed in small populations from southern Santa Cruz province (50° S, 71° W; Argentina) to the northern portion of Tierra del Fuego island (53° S, 68° W; Argentina and Chile), where it is the only species of reptile observed (Donoso-Barros, 1966; Jaksic & Schwenk, 1983; Scolaro, 2005; Breitman et al., 2014). This species is insectivorous and psammophilous (Ceï, 1986; Scolaro, 2005). A previous study of *L. magellanicus* by Jaksic & Schwenk (1983) reported that births occur during midsummer (January or February). The authors argued that *L. magellanicus* might therefore have a gestation period of 11 or 12 months, or that sperm storage occurs. In addition, *L. sarmientoi* and *L. magellanicus* show the lowest mean field body temperature in liolaemids (26.18°C and 23.35°C, respectively, Ibagüengoytia et al., 2010), well below their optimal locomotor performance temperatures (Fernández et al., 2011). Herein, we study the female reproductive biology of *L. sarmientoi* and show preliminary results for *L. magellanicus*. In particular, size at sexual maturity, timing of vitellogenesis, pregnancy and birth, litter size, offspring size, egg size in-utero and the cycle of fat deposition are discussed in relation to environmental restraints on the female reproductive cycle.

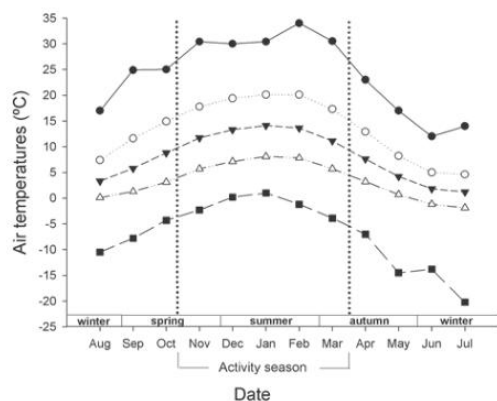
## MATERIALS AND METHODS

### Study area, climate and specimens

Field work was carried out in Santa Cruz province, Argentina (50° S, 72° W and 51° S, 70° W; 133 m a.s.l.), where the climate is cold temperate and semiarid (Soto & Vázquez, 2001). Precipitation is regularly distributed throughout the year, ranging between 200 and 400 mm per year, with a moderate Atlantic influence from the coast (Soto & Vázquez, 2001). The mean annual air temperature is 8.04°C (ranging from 1.2 to 14.1°C), and

**Table 1.** Follicular size and snout-vent length (SVL, mm) of juvenile, vitellogenic, postpartum and pregnant *Liolaemus sarmientoi* and *L. magellanicus* females. Mean, standard error ( $\pm$ SE), range, and sample size (*n*) are indicated.

	Juvenile female		Vitellogenic female		Postpartum female		Pregnant female	
	Mean ( $\pm$ SE)	Range	Mean ( $\pm$ SE)	Range	Mean ( $\pm$ SE)	Range	Mean ( $\pm$ SE)	Range
<i>Liolaemus sarmientoi</i>								
Follicular size	1.22 ( $\pm$ 0.04)	1.16–1.28	3.04 ( $\pm$ 0.20)	1.53–5.98	2.62 ( $\pm$ 0.10)	1.89–3.54		
SVL	55.38 ( $\pm$ 0.36)	54.68–55.88	73.58 ( $\pm$ 1.76)	57.22–97.68	79.45 ( $\pm$ 0.91)	71.80–87.03	76.33 ( $\pm$ 0.67)	65.08–89.13
<i>n</i>	3		26		20		57	
<i>Liolaemus magellanicus</i>								
Follicular size	0.84 ( $\pm$ 0.09)	0.66–0.96	2.8 ( $\pm$ 0.46)	0.92–5.37	2.18 ( $\pm$ 0.19)	1.77–2.59		
SVL	37.41( $\pm$ 0.59)	36.6–38.56	53.35 ( $\pm$ 1.69)	43.52–61.58	55.15 ( $\pm$ 4.14)	48.08–66.98	55.73 ( $\pm$ 2.16)	52.01–59.50
<i>n</i>	3		12		4		3	



**Fig. 1.** Air temperatures according to the Meteorological Station of Río Gallegos Airport, Santa Cruz (51° 37' S, 69° 17' W and 19 m a.s.l.) corresponding to the period 1981–1990: maximum and minimum extremes (● and ■), maximum and minimum means (○ and △), and mean (▼) air temperatures throughout the year. Vertical dotted lines indicate lizards' activity season. Seasons of the southern hemisphere (spring, summer, autumn and winter) are also indicated. Adapted from Fernández & Ibagüengoytia (2012).

the mean air temperature during the lizards' activity period from October to March is 12.1°C (Meteorological Station of Río Gallegos, Santa Cruz; Fig. 1). Seasonal references (spring, summer, autumn and winter) refer to seasons of the southern hemisphere.

Females of *L. sarmientoi* ( $n=54$ ) and *L. magellanicus* ( $n=13$ ) were caught by hand or noose from November to February in 2007, 2009 and 2011. Lizards were brought to the laboratory where we measured body mass (Ohaus, Scot Pro  $\pm 0.01$  g) and snout-vent length (SVL; with a Vernier caliper  $\pm 0.01$  mm). The specimens were euthanised by intra-peritoneal administration of sodium thiopental, fixed in Bouin solution for 24 hours and preserved in 70% ethanol. The specimens are stored in the herpetological collection of Department of Zoology at Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina (CRUB-UNC). Capture permission was obtained from the Wildlife Delegation of Santa Cruz province, Argentina, according to permit number 09/09. Lizards were cared following the ASIH/HL/SSAR Guidelines for Use of Live Amphibians and Reptiles, as well as the regulations detailed in the Argentinean National Law n° 14346.

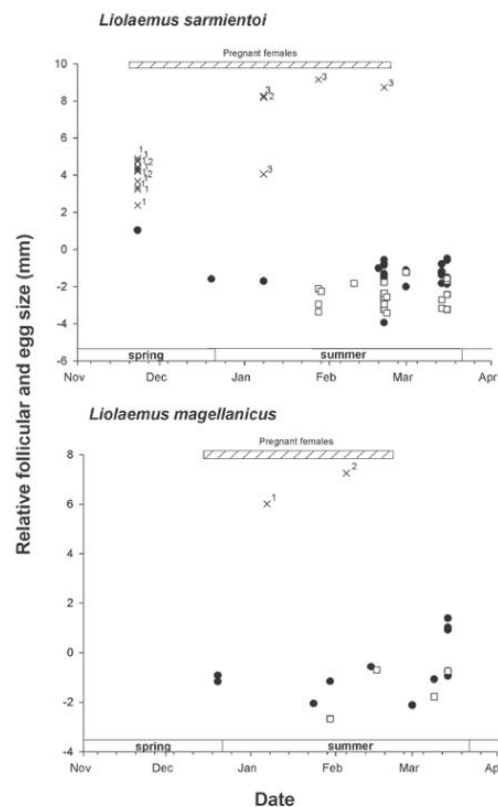
In addition we also included all available museum specimens from Argentina of *L. sarmientoi* ( $n=12$ ) and *L. magellanicus* ( $n=10$ ) deposited in the LJAMM-CNP herpetological collection, Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Puerto Madryn, Argentina and from the herpetological collection of Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. The specimens were collected in the same area as our captures from December to February 2003, 2007 and 2009. One lizard was captured in October 2003 (a juvenile *L. magellanicus*). Therefore the total number

of specimens used for the analyses was  $n=66$  for *L. sarmientoi* and  $n=23$  for *L. magellanicus*.

For the estimation of body sizes of pregnant females and for the estimation of litter and offspring size, we used pregnant females of *L. sarmientoi* ( $n=42$ ) and *L. magellanicus* ( $n=3$ ), captured in December 2009 and January 2014. These females gave birth in the laboratory during captivity and subsequently were released at their respective capture sites. These 45 females were not used to determine the pregnancy duration and time of births because captivity can modify the timing of the reproductive events. Due to the low sample size some statistical analyses were not performed for *L. magellanicus*.

#### Female reproductive cycle, sexual maturity and fat-body cycle

Reproductive condition was determined by examination of the macroscopic morphology of ovarian follicles and uteri. Follicular size, estimated as the diameter of the largest follicle, was measured with a Vernier caliper ( $\pm 0.01$  mm) using an Olympus SZ 40 stereo microscope.



**Fig. 2.** Relative follicular and egg size of *Liolaemus sarmientoi* and *L. magellanicus* during the activity period: vitellogenic females (●), postpartum females (□), and eggs (x). Numbers indicate the embryonic development stage (1 early, 2 medium, and 3 advanced) and horizontal bar represents the period when pregnant females were observed.



The relative follicular size was calculated as the residuals of the linear regression of follicular size on SVL. Pregnant female follicles were not measured to preserve the tissues for further placentation studies. By examination of the macroscopic morphology, uteri were categorised into Type 1 (thread-like oviduct, transparent and without folds, typical of juveniles *sensu* Van Wyk, 1991), Type 2 (distended with medium-size folds over the entire surface, indicative of adulthood and vitellogenic recrudescence *sensu* Vitt & Caldwell, 1993), or type 3 (more stretched than Type 2, with numerous large folds over the entire surface and/or presence of corpora lutea, indicative of recent parturition *sensu* Flemming & Van Wyk, 1992; Ramirez-Pinilla, 1992).

Minimum SVL at sexual maturity in females was estimated from the smallest female containing signs of reproductive activity such as vitellogenic follicles, embryos in uteri or Type 2 and 3 uteri (Boretto & Ibagüengoytía, 2006). Based on the integration of gonads morphology and reproductive tract (uteri), we classified females (*sensu* Medina & Ibagüengoytía, 2010) as juvenile (uteri Type 1 and pre-vitellogenic follicles smaller than 1.5 mm in *L. sarmientoi* and smaller than 1 mm in *L. magellanicus*); vitellogenic (uteri Type 2

and yellow follicles larger than 1.5 mm in *L. sarmientoi* and larger than 1 mm in *L. magellanicus*); or postpartum (uteri Type 3, follicles smaller than 4 mm in *L. sarmientoi* and smaller than 3 mm in *L. magellanicus*, with corpora lutea present).

Fat bodies were excised from adult females, weighed (Ohaus balance, Scout Pro  $\pm 0.01$  g), and fixed in 10% formaldehyde. Relative fat-body mass were calculated as the residuals of the regression of fat-body mass on SVL.

#### Egg size in uteri, stages of embryonic development, litter size, offspring size, frequency of reproduction and mean annual reproductive output

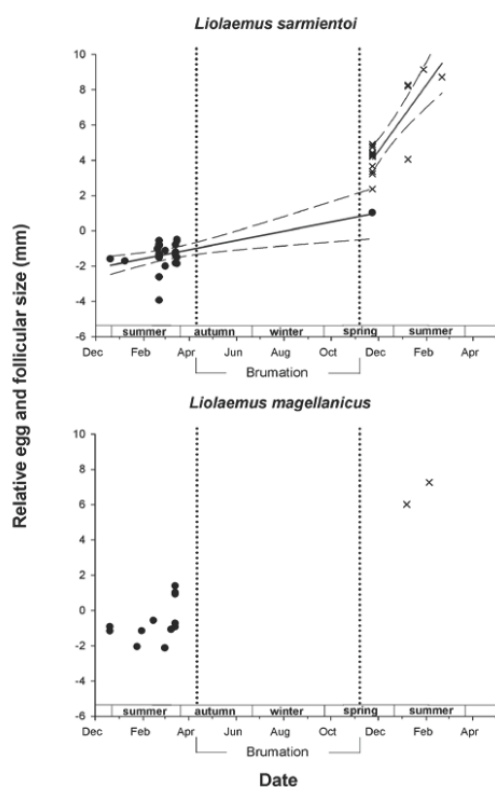
We use the term "egg" to refer to eggs (with embryos) in the uterus of a viviparous species. Egg size was estimated as the longest diameter of the largest egg (measured with a Vernier caliper,  $\pm 0.01$  mm) because all eggs kept the same ovoid form throughout the development. Three stages of embryonic development were recognised (*sensu* Leyton et al., 1980): early (1, from cleavage to neurula or embryos with somites), medium (2, from curved column to embryos with developed limbs, and the presence of abundant yolk), and advanced (3, foetuses with scales and pigmentation). Litter size was considered as the mean of the total number of embryos in uteri obtained from autopsied pregnant females and from females that gave birth in laboratory. Offspring size was considered as mean SVL (measured with a Vernier caliper  $\pm 0.01$  mm).

The frequency of reproduction was calculated as the number of litters produced per season. We define an annual reproductive cycle as one in which reproduction occurs every year and a biennial reproductive cycle as one producing one litter every two years (Ibagüengoytía, 2008). The mean annual reproductive output was calculated as the product of the mean litter frequency (mean number of litters per year per mature sized female) and the mean annual litter size (Cree, 1994).

#### Statistical analyses

We used the statistical software Sigma Stat v.3.5<sup>®</sup>, SPSS v.15.0<sup>®</sup> and Sigma Plot v.10.0<sup>®</sup> for statistical analyses. Standardised residuals of the regressions between follicular size on SVL were calculated to remove the effect of body size from the analyses. For the purpose of comparison with relative follicle sizes, we calculated the residuals of the regression of fat-body mass on SVL.

Dependence between variables was analysed by simple Linear Regressions. Dates of capture were considered as days of a single standard year (Ibagüengoytía & Cussac, 1999). Differences between means of two samples were analysed using *t*-tests, for more than two tests we used an Analysis of Variance (One-Way ANOVA) with a Holm-Sidak method as an a posteriori test, and ANCOVA when including a covariable in the model. Assumptions of normality and homogeneity of variance were checked using Kolmogorov-Smirnov and Levene's tests, respectively.



**Fig. 3.** Linear regression (solid line) and 95% confidence intervals (dashed lines) of relative vitellogenic follicular size (●) and egg size (x) of *Liolaemus sarmientoi* and *L. magellanicus* throughout the year. Vertical dotted lines indicate brumation period.

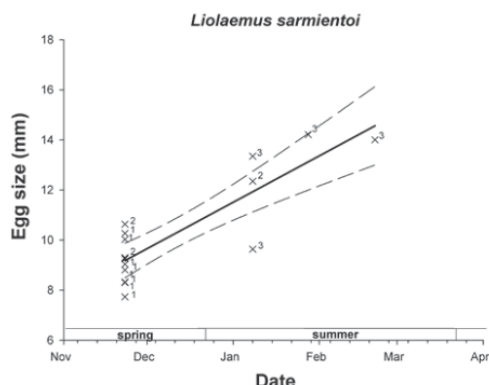


Fig. 4. Relationship between *Liolaemus sarmientoi* egg size (x) and date. Early (1), medium (2) and advanced (3) stage of embryonic development, linear regression (black solid line) and 95% confidence intervals (dashed lines) are indicated.

## RESULTS

### Female size at sexual maturity

In *L. sarmientoi* and *L. magellanicus*, size at sexual maturity of Type 2 females was 57.22 mm and 43.52 mm SVL, respectively (Table 1). The mean size of adult (vitellogenic, pregnant and postpartum females) *L. sarmientoi* was 76.24 mm SVL ( $\pm 0.63$ ,  $n=103$ , range 57.22–97.68), and the mean size of adult *L. magellanicus* was 54.11 mm SVL ( $\pm 1.36$ ,  $n=19$ , range 43.52–66.98). Follicular size and SVL of juveniles, vitellogenic, pregnant and postpartum females of both species are shown in Table 1.

### Female reproductive cycle

In both species, follicular size of vitellogenic females were related to SVL (Linear Regressions:  $F_{L. sarmientoi 1, 25} = 24.30$ ,  $r^2=0.50$ ,  $p<0.001$ ;  $F_{L. magellanicus 1, 11} = 11.52$ ,  $r^2=0.53$ ,  $p=0.007$ ). In postpartum females of *L. sarmientoi* follicular size was not related to SVL ( $F_{1, 19} = 0.43$ ,  $r^2=0.02$ ;  $p=0.521$ ).

*Liolaemus sarmientoi* pregnant females ( $n=59$ ) were found from from late spring (late November) to late summer (late February, Fig.2). Pregnant *L. magellanicus* females ( $n=7$ ) were found from mid-December to late summer (late February, Fig. 2). In both species, births started in midsummer (late January), coinciding with the first observation of postpartum females (Type 3; Fig. 2) and lasting until late February. Parturition by pregnant captive females ( $n=45$ ) was not considered because captivity can influence the timing of the reproductive events. The follicles observed in pregnant females were smaller than the smallest follicle measured in vitellogenic females of *L. sarmientoi* and *L. magellanicus* (1.53 mm and 0.92 mm, respectively).

*Liolaemus sarmientoi* postpartum females did not show a noticeable increment in vitellogenic follicular size with date of capture after parturition (linear regression:  $F_{1, 19} = 0.27$ ,  $r^2=0.01$ ,  $p=0.612$ ). The date of parturition was not related to differences in female SVL of postpartum females of *L. sarmientoi* captured in January, February,

or March (one-way ANOVA:  $F_{2, 19} = 0.25$ ,  $p=0.781$ ; Mean  $SVL_{January} = 78.16 \pm 2.69$  mm,  $n=4$ ; Mean  $SVL_{February} = 79.92 \pm 4.28$  mm,  $n=10$ ; and Mean  $SVL_{March} = 79.53 \pm 4.83$  mm,  $n=6$ ).

Reproductive females of *L. sarmientoi* showed an increase in follicular size due to vitellogenesis from the end of spring (December) until late spring of the next year (late November) after the brumation period ( $F_{1, 25} = 11.00$ ,  $r^2=0.31$ ,  $p=0.003$ ; Fig. 3). There was an increase in egg size, according to different stages of development, from late spring to late summer ( $F_{1, 15} = 35.11$ ,  $r^2=0.72$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 3, 4). These analyses were not performed for *L. magellanicus* due to the low sample size (but see Fig. 3).

### Egg size in uteri, stages of embryonic development, litter size, offspring size, frequency of reproduction and mean annual reproductive output

*Liolaemus sarmientoi* had a mean egg size of  $10.28 \pm 0.52$  mm ( $n=16$ , range 7.74–14.21 mm). The stages of embryonic development observed throughout the pregnancy period were early ( $n=9$ ), medium ( $n=3$ ) and advanced ( $n=4$ , Fig. 4). In *L. magellanicus*, two females were pregnant, and had mean egg sizes of 9.24 and 10.99 mm with an early and medium embryonic developmental stage, respectively. Egg size *L. sarmientoi* differed between early and advanced stages of embryonic development ( $F_{2, 15} = 11.01$ ,  $p=0.002$ ; Mean  $_{early} = 9.00 \pm 0.82$  mm,  $n=9$ ; Mean  $_{medium} = 10.75 \pm 1.55$  mm,  $n=3$ ; and Mean  $_{advanced} = 12.80 \pm 2.14$  mm,  $n=4$ ; Holm-Sidak method:  $t_{early vs. advance} = 4.64$ ,  $p<0.001$ ,  $t_{advance vs. medium} = 1.98$ ,  $p>0.05$ ,  $t_{medium vs. early} = 1.92$ ,  $p>0.05$ ). Pregnant females of *L. sarmientoi* did not show a relationship between SVL and egg size ( $F_{1, 15} = 0.07$ ,  $r^2=0.005$ ,  $p=0.798$ ) and between SVL and offspring SVL ( $F_{1, 13} = 4.50$ ,  $r^2=0.273$ ,  $p=0.055$ ).

*Liolaemus sarmientoi* had a mean litter size of  $4.12 \pm 0.18$  (pregnant females  $n=57$ , litter size range 2–7 embryos), and *L. magellanicus* had a mean litter size of  $3.40 \pm 0.24$  (pregnant females  $n=5$ , litter size range 3–4 embryos). *Liolaemus sarmientoi* litter sizes were related to female SVL ( $F_{1, 56} = 14.77$ ,  $r^2=0.21$ ,  $p<0.001$ ). Mean offspring SVL

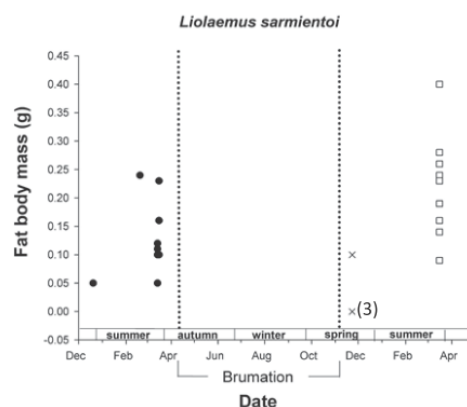


Fig. 5. Fat-body masses of vitellogenic (●), pregnant (□) and postpartum females (x) of *Liolaemus sarmientoi* throughout the year. Vertical dotted lines indicate brumation period of patagonian lizards. Number in parentheses denotes sample size.

( $n_{\text{pregnant females}}=14$ ) was  $31.52 \pm 0.32$  mm and mean offspring total length (SVL + Tail length) was  $67.14 \pm 0.86$  mm. Reproduction of *L. sarmientoi* was annual to biennial and its mean annual reproductive output was 3.09 offspring/female/year. In *L. magellanicus*, reproduction was annual to biennial and its mean annual reproductive output was 2.55 offspring/female/year.

#### Fat-body cycle

In vitellogenic and postpartum females of *L. sarmientoi*, fat body mass was not related to SVL ( $F_{1,18}=4.20$ ,  $r^2=0.198$ ,  $p=0.056$ ). *Liolaemus sarmientoi* showed larger fat body masses in vitellogenic females during spring-summer. The smallest fat body masses were found in pregnant females, increasing after parturition the next summer (Fig. 5). Fat body masses differed between vitellogenic, pregnant and postpartum females of *L. sarmientoi* ( $F_{2,22}=9.86$ ,  $p=0.001$ ; Mean<sub>vitellogenic</sub> =  $0.12 \pm 0.07$  g,  $n=10$ ; Mean<sub>postpartum</sub> =  $0.22 \pm 0.09$  g,  $n=9$ ; and Mean<sub>pregnant</sub> =  $0.02 \pm 0.05$  g,  $n=4$ ; Holm-Sidak method:  $t_{\text{postpartum vs. pregnant}}=4.26$ ,  $t_{\text{postpartum vs. vitellogenic}}=2.85$ ,  $t_{\text{vitellogenic vs. pregnant}}=2.12$ ,  $p<0.05$ ). In *L. magellanicus* such changes were not noticeable ( $n_{\text{vitellogenic}}=1$ ,  $n_{\text{postpartum}}=4$ ). In both species, pregnant females showed small ( $\leq 0.1$  g) or no fat bodies.

There was no relationship between relative follicle size and relative fat body mass in vitellogenic females of *L. sarmientoi* ( $F_{1,9}=4.08$ ,  $r^2=0.34$ ,  $p=0.078$ ) or in postpartum females of *L. sarmientoi* ( $F_{1,8}=1.30$ ,  $r^2=0.16$ ,  $p=0.291$ ). Fat-body masses of *L. sarmientoi* were not different between vitellogenic and postpartum females (ANCOVA:  $F_{2,18}=3.51$ ,  $p=0.054$ ; Mean<sub>vitellogenic</sub> =  $0.12 \pm 0.02$  g,  $n=10$ ; Mean<sub>postpartum</sub> =  $0.22 \pm 0.03$  g,  $n=9$ ), using SVL as a covariable in the analysis ( $t_{\text{vitellogenic vs. postpartum}}=-4.62$ ,  $p<0.001$ ).

## DISCUSSION

*Liolaemus sarmientoi* females reproduce annually or biennially, with a 9–10 month duration of vitellogenesis (from late spring to ovulation during the following spring after the brumation period). Despite a low sample size our data suggest a similar annual-biennial cycle for *L. magellanicus*. The presence of postpartum females with significant variation in follicular size among females in late January shows that some lizards give birth early in the activity season, being able to start a new vitellogenic cycle before brumation, performing an annual reproductive cycle. This reproductive pattern characterised by vitellogenesis, pregnancy and birth in spring and summer has been observed in most oviparous and viviparous *Liolaemus* in harsh cold environments (see review in Ibagüengoytia, 2008; Medina & Ibagüengoytia, 2010).

Some pregnant females of *L. sarmientoi* and *L. magellanicus* give birth at the end of the activity season (late February) and delay vitellogenesis until the next year, indicating that these females perform a biennial cycle. Biennial reproductive cycles are characterised by females spending an entire season conducting vitellogenesis, and then becoming pregnant in the spring of the next year. We assume that vitellogenesis does not occur simultaneously with pregnancy because neither *L. sarmientoi* nor *L. magellanicus* pregnant females

were found with enlarged vitellogenic follicles. These results are concordant with the inhibition of hepatic vitellogenin synthesis by progesterone as reported in *Liolaemus* and other reptiles (Callard et al., 1992; Leyton & Valencia, 1992). We postulate a facultative biennial cycle for *L. sarmientoi*, based on the simultaneous presence of early-pregnancy females and vitellogenic females. Moreover, the facultative option is not limited by female body size in either species: larger as well as smaller adult females can perform an annual or a biennial cycle. This type of facultative life history has been reported only in the Patagonian species *L. elongatus* (Ibagüengoytia & Cussac, 1998), *Phymaturus zapalensis* (Boretto & Ibagüengoytia, 2009) from northern Patagonia ( $41^{\circ}$ – $39^{\circ}$  S, respectively) and in the gecko *Homonota darwini* ( $32^{\circ}$ – $52^{\circ}$  S, Ibagüengoytia & Casalins, 2007).

The length of the brumation period enables to complete vitellogenesis and ovulation in several reptiles living in cold climates (Duvall et al., 1982; Gavaud, 1983; Whittier & Tokarz, 1992). Those *L. sarmientoi* females who ovulate and mate after brumation show an embryonic development period of four months, while the gestation period of *L. magellanicus* lasts a minimum of three months (from December to late January or late February). Births of *L. sarmientoi* and *L. magellanicus* start in mid-summer (Ceï, 1971; Jaksic & Schwenk, 1983). The absence of pregnant females shortly before and after brumation and the absence of newborns in early spring suggests that there is no over-winter pregnancy in *L. sarmientoi* (consistent with observations on congeneric species, Ibagüengoytia, 2008), corroborating the hypothesis that sperm is stored during winter (Jaksic & Schwenk, 1983).

Regardless of female size, egg size in *L. sarmientoi* increases with embryonic development throughout the activity period. This may be due to liquid absorption (Lemus et al., 1981) or could be the result of a partial placentotrophy consisting of additional water and inorganic nutrient exchange between mother and embryo (as observed in *L. elongatus*, Crocco et al., 2008). Moreover, litter size of *L. sarmientoi* is related to female size. The litter size documented for *L. magellanicus* is lower than previously reported (Jaksic & Schwenk, 1983; Ceï, 1986), which could be linked to smaller females SVL in the present study. Fat body cycles of *L. sarmientoi* females are closely coupled with the reproductive cycle. Pregnant females have few if any fat bodies, suggesting that stored lipids are necessary to perform vitellogenesis.

Reproductive success requires the coordination of internal processes with external events (Saint Girons, 1985). Thus, the reproductive biology of *Liolaemus* species has evolved to respond to conditions imposed by a cold-temperate, harsh and fast-changing weather of the Southern Cone of South America. *Liolaemus sarmientoi* and *L. magellanicus* females have evolved plastic life histories, involving the ability to adjust the reproductive timing to climate and energetic resources. The either annual or biennial cycle enable birth in early summer to maximise the potential of offspring to grow before their first winter, and to enable females to increase their lipid reserves during summer to start a new vitellogenic cycle.



## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank J. Gutiérrez, F. Mendez-De la Cruz and R. Lara-Resendíz for their assistance with field captures, and to J.M. Boretto for her valuable suggestions. We express our gratitude to J.D. Krenz and two anonymous reviewers for the critical review and insightful comments. We are also thankful to L. Avila and F. Cruz for providing specimens from the LJAMM-CNP and Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo herpetological collections, respectively. This research was supported by the Universidad Nacional del Comahue (CRUB), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, PIP 100271) and by the Agencia de Investigación Científica (FONCyT, PICT 1086).

## REFERENCES

- Abdala, C.S. & Quinteros, A.S. (2014). Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de Herpetología* 28, 55–82.
- Aldridge, R.D. (1979). Female reproductive cycles of snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica* 35, 256–261.
- Bauwens, D. (1999). Life-history variation in lacertid lizards. *Croatian Natural History Museum* 8, 239–252.
- Blackburn, D.G. (2014). Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: A quantitative and qualitative analysis. *Journal of Morphology*, electronic version.
- Boretto, J.M. & Ibagüengoytía, N.R. (2006). Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27, 25–36.
- Boretto, J.M. & Ibagüengoytía, N.R. (2009). *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: Reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. *Journal of Herpetology* 43, 96–104.
- Breitman, M.F., Minoli, I., Avila, L.J., Medina, C.D., et al. (2014). Lagartijas de la provincia de Santa Cruz, Argentina: distribución geográfica, diversidad genética y estado de conservación. *Cuadernos de Herpetología* 28, 83–110.
- Callard, I.P., Fileti, L., Pérez, L., Sorbera, L., et al. (1992). Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *American Zoologist* 32, 264–275.
- Cei, J.M. (1971). Herpetología Patagónica. I. *Liolaemus* del grupo *magellanicus*. Características taxonómicas y genéticas. *Physis* 81, 417–424.
- Cei, J.M. (1986). Reptiles del Centro-oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las Zonas Áridas y Semiáridas, first ed. *Museo Regionale di Scienze Naturali*, Monografía IV, Torino, Italy.
- Corbalán, V., Debandi, G. & Kubisch, E. (2013). Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus* from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology* 38, 384–389.
- Cree, A. (1994). Low annual reproductive output in female reptiles from New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 21, 351–372.
- Cree, A. & Guillelte, L.J. Jr. (1995). Biennial reproduction with a fourteen-month pregnancy in the gecko *Hoplodactylus maculatus* from southern. *New Zealand Journal of Herpetology* 29, 163–173.
- Cree, A., Cockrem, J. & Guillelte, L. (1992). Reproductive cycles of male and female tuatara (*Sphenodom punctatus*) on Stephens Island, New Zealand. *Journal of Zoology London* 226, 199–217.
- Crocco, M., Ibagüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. (2008). Contributions to the study of oviparity-viviparity transition: Placental structures of *Liolaemus elongatus* (Squamata: Liolaemidae). *Journal of Morphology* 269, 865–874.
- Cruz, F.B., Belver, L., Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., et al. (2009). Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112, 425–432.
- Cuellar, O., Cortez, A.R. & Méndez De la cruz, F.R. (1985). Spontaneous triploidy in vertebrates, and the origin of parthenogenesis in lizards. *Evolucion Biologica (Italia)* 8, 275–282.
- Donoso-Barros, R. (1966). *Reptiles de Chile*. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- Duvall, D., Guillelte, L.J. & Jones, R.E. (1982). Environmental control of reptilian reproductive cycles. In *Biology of the Reptilia*, 201–231. Gans, C. & Pough, F.H. (eds). London: London Academic Press.
- Edwards, A., Jones, S.M. & Wapstra, E. (2002). Multiennial reproduction in females of a viviparous, temperate-zone skink, *Tiliqua nigrolutea*. *Herpetologica* 58, 407–414.
- Fernández, J.B. & Ibagüengoytía, N.R. (2012). Does acclimation at higher temperatures affect the locomotor performance of one of the southernmost reptiles in the world? *Acta Herpetologica* 7, 281–296.
- Fernández, J.B., Smith Jr., J., Scolaro, A. & Ibagüengoytía, N.R. (2011). Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36, 15–22.
- Flemming, A.F. & Van Wyk, J.H. (1992). The female reproductive cycle of the lizard *Cordylus p. polyzonus* (Sauria: Cordylidae) in the Southwestern Cape Province, South Africa. *Journal of Herpetology* 26, 121–127.
- Gavaud, J. (1983). Obligatory hibernation for completion of vitellogenesis in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Experimental Zoology* 405, 397–405.
- Guillelte, J. & Casas-Andreu, G. (1987). The reproductive biology of the high elevation mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica* 43, 29–38.
- Habit, E.M. & Ortiz, J. (1996). Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropiduridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción Chile* 67, 7–14.
- Hare, K.M. & Cree, A. (2005). Short communication: Natural history of *Hoplodactylus stephensi* (Reptilia: Gekkonidae) on Stephens Islands, Cook Strait, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 29, 137–142.
- Ibagüengoytía, N.R. (2008). Estrategias reproductivas en reptiles. In *Herpetología de Chile*, 392–425. Vidal, M.A. & Labra, A. (eds.). Santiago de Chile: Science Verlag Press.
- Ibagüengoytía, N.R. & Casalins, L.M. (2007). Reproductive

- biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology* 41, 77–80.
- Ibargüengoytia, N.R. & Cussac, V.E. (1996). Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): biennial female reproductive cycle? *Herpetological Journal* 6, 137–143.
- Ibargüengoytia, N.R. & Cussac, V.E. (1998). Reproduction of the viviparous lizards *Liolaemus elongatus* in the highlands of Patagonia: plastic cycles in *Liolaemus* as a response to climate? *Herpetological Journal* 8, 99–105.
- Ibargüengoytia, N.R. & Cussac, V.E. (1999). Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropiduridae). *Herpetological Journal* 9, 111–117.
- Ibargüengoytia, N.R., Acosta, J.C., Boretto, J.M., Villavicencio, H.J., et al. (2008). Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72, 1620–1630.
- Ibargüengoytia, N.R., Medina, S.M., Fernández, J.B., Gutiérrez, J.A., et al. (2010). Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35, 21–27.
- Jaksic, F.M. & Schwenk, K. (1983). Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica* 39, 457–461.
- Lemus, D., Illanes, J., Fuenzalida, M., Paz-De la Vega, Y. & García, M. (1981). Comparative analysis of the development of the lizard, *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology* 169, 337–349.
- Leyton, V.C. & Valencia, J. (1992). Follicular population dynamics, its relation to the clutch and litter size in Chilean *Liolaemus* lizards. In *Reproductive biology of South American vertebrates*, 123–134. Hamlett, W. (ed.). New York: Springer-Verlag Press.
- Leyton, V.C., Miranda, E.A. & Bustos-Obregón, E. (1980). Gestational chronology in the viviparous lizard *Liolaemus gravenhorsti* (Gray) with remarks on ovarian and reproductive activity. *Archives of Biology* 91, 347–361.
- Medina, M. & Ibargüengoytia, N.R. (2010). How do viviparous and oviparous lizards reproduce in Patagonia? A comparative study of three species of *Liolaemus*. *Journal of Arid Environments* 74, 1024–1032.
- Medina, M., Scolaro, A., Méndez-De la Cruz, F.R., Sinervo, B.R., et al. (2012). Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37, 579–586.
- Moreno-Azócar, D.L., Vanhooydonck, B., Bonino, M.F., Perotti, M.G., et al. (2013). Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171, 773–788.
- Pincheira-Donoso, D. & Tregenza, T. (2011). Fecundity selection and the evolution of reproductive output and sex-specific body size in the *Liolaemus* lizard adaptive radiation. *Evolutionary Biology* 38, 197–207.
- Pough, F., Andrews, R.M., Cadle, J., Crump, M., et al. (1998). *Herpetology*. Upper Saddle River, Prentice Hall. pp. 577.
- Ramírez-Pinilla, M.P. (1992). Variaciones histológicas en los tractos reproductivos de hembras de algunas especies ovíparas de *Liolaemus* (Reptilia: Iguanidae) en diferentes estados de actividad reproductiva. *Acta Zoologica Lilloana* 42, 115–122.
- Saint Girons, H. (1985). Comparative data on lepidosaurian reproduction and some time tables. In: *Biology of the Reptilia*, 35–58. Gans, C. (ed.). New York: John Wiley and Sons Inc Press.
- Schulte, 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.
- Scolaro, A. (2005). *Reptiles Patagónicos: Sur. Guía de Campo*. Universidad Nacional de la Patagonia, Trelew. Argentina. 80 pp.
- Scolaro, J.A. & Cej, J.M. (1997). Systematic status and relationships of *Liolaemus* species of the *archeforus* and *kingii* groups: morphological and taxonomical approach (Reptilia: Tropiduridae). *Bolletín del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 15, 369–406.
- Shine, R. (1992). Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46, 828–833.
- Shine, R. (2003). Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia* 136, 450–456.
- Soto, J. & Vázquez, M. (2001). El gran libro de la provincia de Santa Cruz. Ed. Oriente- Alfa Centro literario.
- Tinkle, D.W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 10, 501–516.
- Van Wyk, J.H. (1991). Biennial reproduction in the female viviparous lizards *Cordylus giganteus*. *Amphibia-Reptilia* 12, 329–342.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. (1993). Ecological observations on Cerrado lizards in Rondonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 27, 46–52.
- Whittier, J.M. & Tokarz, R.R. (1992). Physiological regulation of sexual behavior in female reptiles. In *Biology of the Reptilia*, 24–69 Vol 18, Hormones, Brain, and Behavior. Gans, C. & Crews, D. (eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- Wilson, J.L. & Cree, A. (2003). Extended gestation with late-autumn births in cool-climate viviparous gecko from southern New Zealand (Reptilia. *Naultinus gemmeus*). *Austral Ecology* 28, 339–348.

Accepted: 9 August 2014