
CICLO REPRODUCTIVO DE *LIOLAEMUS GRACILIS* BELL, 1843 (IGUANIDAE: TROPIDURINAE) EN LAS DUNAS COSTERAS DE BUENOS AIRES, ARGENTINA

LAURA E. VEGA & PATRICIO J. BELLAGAMBA

Laboratorio Vertebrados. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata. Funes 3250. 7600 Mar del Plata. Buenos Aires. Argentina.
l e v e g a @ b a r t . m d p . e d u . a r

R E S U M E N. — Estudiamos la fenología y edad de madurez reproductiva y el tamaño y la frecuencia de la puesta de una población de *Liolaemus gracilis* de las dunas costeras de Buenos Aires, Argentina. Examinamos las gónadas de 93 ejemplares coleccionados mensualmente a lo largo de un año en la localidad de Mar del Sur (provincia de Buenos Aires) y medimos 11 caracteres morfométricos en 39 adultos en búsqueda de dimorfismo sexual. Las hembras se consideraron maduras si poseían folículos yemados mayores a 2 mm, o huevos oviductales, u oviductos claramente distendidos. En los machos los indicadores de madurez sexual fueron la presencia de testículos agrandados y el estado convoluto de los epidídimos, midiéndose el ancho y largo del testículo izquierdo en cada uno. *L. gracilis* exhibió un patrón reproductivo estacional con características del tipo parcial de otoño. El tamaño medio de las hembras en actividad reproductiva fue de 48,9 mm \pm 3,5 (largo hocico-cloaca) (n = 19) y la menor madura sexualmente midió 43,8 mm. El tamaño de la puesta varió de 4 a 6 huevos (\bar{X} = 4,75 \pm 0,95, n = 4). El macho de menor tamaño con testículos agrandados midió 40,5 mm. (largo hocico-cloaca). Tanto los machos como las hembras estuvieron reproductivamente activos desde comienzos del otoño hasta comienzos del verano. Las hembras producirían una puesta por año entre fines de la primavera y comienzos del verano y las crías nacerían a mediados de esta estación. Encontramos dimorfismo sexual en la mayor distancia entre los miembros anteriores y posteriores de las hembras y en la mayor longitud de la cabeza, tibio-fíbula y pie de los machos.

Palabras clave: lagartija, *Liolaemus gracilis*, fenología, Iguanidae, reproducción.

A B S T R A C T. — We studied the reproductive phenology, size at maturity, frequency and clutch size of a lizard population of *Liolaemus gracilis* from coastal sand dunes of Buenos Aires, Argentina. We examined 93 specimens collected monthly throughout a year in the locality of Mar del Sur (Buenos Aires province) and measured 11 morphometric traits in 39 adults to find sexual dimorphism. Females with yolke follicles larger than 2 mm, or oviductal eggs, or clearly distended oviducts were considered sexually mature. For males, sexual maturity was based on the presence of enlarged testes, convoluted epididymes and left testis length and width were measured. *L. gracilis* showed a seasonal reproductive pattern according to fall-spring breeders. Female showing evidence of reproduction had a mean size of 48,9 mm \pm 3,5 (snout-vent length) (n = 19) and the smallest reproductive female with yolke follicles was 43,8 mm. Clutch size ranged from 3 to 7 (mean = 4,75 \pm 0,95, n = 4). The smallest male with obviously enlarged testes was 40, 5 mm (snout-vent length). Both males and females, showed reproductive activity since early fall until late spring. Females would produce one clutch per season and hatchlings would be appearing at midsummer. We found sexual dimorphism in the distance between fore and hindlimbs which was larger in females and also in the tibio-fibula and foot length, which were larger in males.

Keywords: lizard, *Liolaemus gracilis*, phenology, Iguanidae, reproduction.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los reptiles de zonas templadas se reproducen estacionalmente (Zug *et al.*, 2001). En el caso de lagartijas, el patrón reproductivo estacional más frecuente es el de primavera-verano, donde los eventos de ovulación y fecundación ocurren durante la primavera y la puesta y eclosión de los huevos durante el transcurso del verano (Fitch, 1970). Las especies con este ciclo muestran sincronía entre sus eventos reproductivos y las condiciones climáticas más cálidas del año. No obstante, existen excepciones al patrón generalizado de primavera-verano y ciertas lagartijas, generalmente vivíparas y de altura, muestran un ciclo reproductivo de otoño o parcial de otoño (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Ramírez Pinilla, 1995). En este último ciclo los eventos de ovulación y fecundación ocurren durante otoño-invierno, culminando en la primavera en algunos casos, y la descendencia nace a principios del verano.

Hasta el momento las causas que explican la adopción de los diferentes patrones reproductivos de lagartijas se reúnen en dos grandes hipótesis, una es la ambiental que le otorga un gran peso a la incidencia de los parámetros ambientales locales dominantes, como la temperatura (Fitch, 1970), el fotoperíodo (Clerke y Alford, 1993) o las lluvias (Fitch, 1982; Magnusson, 1987) y la otra es la hipótesis filogenética, la cual considera que los parámetros reproductivos están sujetos en última instancia a la influencia de los factores intrínsecos o filogenéticos de la especie y su historia biogeográfica (Dunham y Miles, 1985; Miles y Dunham, 1992). Si bien en los últimos años el conocimiento de la ecología reproductiva de lagartijas se acrecentó significativamente, aún es insuficiente para dilucidar enteramente cuáles son las causas involucradas en la evolución de las historias de vida de estos reptiles. Se ha reconocido la necesidad de analizar estas causas desde una

perspectiva más amplia, verificando la consistencia de los patrones mediante el seguimiento de poblaciones en temporadas sucesivas o la implementación de experimentos controlados, además de la investigación de los parámetros reproductivos básicos desconocidos para muchas poblaciones taxonómicamente y regionalmente diversas (Ballinger, 1983; Dunham, 1994).

Liolaemus (Fitzinger 1843) (Iguanidae: Tropicurinae) es uno de los dos géneros de lagartos más diversos del mundo ya que cuenta con más de 160 especies distribuidas en América del Sur, desde Tierra del Fuego hasta Perú (Etheridge, 1995). Por tal motivo es un taxón ideal para el análisis de estrategias reproductivas de lagartos en un contexto ambiental y filogenético. Para este género de lagartijas se han descrito diferentes patrones reproductivos que incluyen modalidades ovíparas y vivíparas con ciclos anuales estacionales (Ramírez Pinilla, 1991; 1992; 1994; 1995; Rocha, 1992; Cruz y Ramírez Pinilla, 1996; Martori y Aun, 1997; Aun y Martori, 1998) y bienales (Ibargüengoytía y Cussac, 1996; 1998), pero se desconoce aún el potencial reproductivo de la mayoría de las especies (Ávila *et al.*, 2000). En la más reciente revisión taxonómica de *Liolaemus*, Etheridge (1995) reconoció diferentes grupos monofiléticos entre los cuales el grupo *chiliensis* constituye el conjunto más numeroso con 74 especies y subespecies. Las lagartijas de este grupo ocupan un amplio rango latitudinal y altitudinal del sur de América del Sur en países como Chile, Argentina y Perú, habitando tanto en elevaciones de 4800 m en la cordillera de los Andes como en zonas bajas costeras (Lobo, 2001). Recientemente este grupo fue objeto de análisis de relaciones filogenéticas entre sus especies (Schulte II *et al.*, 2000; Lobo, 2001) y oportunamente lo fue sobre las características reproductivas de algunas de ellas (Ortiz y Zunino, 1976; Ramírez Pinilla, 1991; 1992; 1995; Aun y Martori, 1998).

Liolaemus gracilis, como otras lagartijas del grupo *chiliensis*, es una especie pequeña delgada y esbelta. Se distribuye en Argentina desde el centro hasta la provincia de Chubut en el sur y por el este bordeando la costa atlántica desde Chubut hasta el sur de Buenos Aires (Ceí, 1993). A lo largo de su amplio rango utiliza diversos tipos de ambientes y sustratos pero es muy afín a los biotopos arenosos de las regiones del monte y de la pampa (Videla y Puig, 1994; Vega y Bellagamba, 1992; 1994). En la provincia de Buenos Aires habita exclusivamente en las dunas costeras del sudeste y su microhábitat preferido se encuentra en las pendientes o laderas de médanos anteriores y blowouts con coberturas vegetales intermedias a abundantes principalmente de la gramínea *Panicum racemosum* (Vega *et al.*, 2000). Diurna, con picos máximos de actividad en horas de media mañana. Se alimenta de arañas e insectos (principalmente dípteros y coleópteros) (Vega y Fitzgerald, resultados no publicados). Por lo tanto, si bien se conocen varios atributos ecológicos de las poblaciones costeras de *L. gracilis*, se desconocen aún sus parámetros reproductivos básicos con excepción de su modalidad reproductiva ovípara (Ceí, 1993).

El objetivo de este trabajo es investigar la fenología y la edad de madurez reproductiva, como así también el tamaño y la frecuencia de puesta de una población de *L. gracilis* de las dunas costeras bonaerenses de Argentina. Se analiza la posible existencia de dimorfismo sexual en su morfometría y se compara su patrón reproductivo con el de las especies de lagartijas simpátridas y con las especies filogenéticamente más relacionadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: el trabajo de campo se realizó en la localidad de Mar del Sur (38° 21' S; 57° 59' W) en el sudeste

de la provincia de Buenos Aires, Argentina. La temperatura media anual es de 13,5°C con un promedio máximo en el mes de enero (21°C) y uno mínimo en julio (7,5°C) y la lluvia promedio anual es de aproximadamente 830 mm, sin una estacionalidad muy marcada, aunque las mayores precipitaciones ocurren en el mes de marzo (105 mm en promedio) y las menores en agosto (50 mm en promedio) (Servicio Meteorológico Nacional, 1988; 1998).

Los ejemplares de *L. gracilis* se colectaron mensualmente en el período comprendido entre los meses de enero - diciembre de 1985. En este período se realizaron además las observaciones y censos sobre sus poblaciones. Los individuos se capturaron aproximadamente en la misma proporción etaria y sexual detectada durante los censos y se sacrificaron con éter minutos después de la captura, luego se fijaron con formol al 10% y se conservaron en alcohol etílico al 70%. Los especímenes coleccionados se depositaron en la Colección Herpetológica del Laboratorio de Vertebrados de la Universidad Nacional de Mar del Plata (UN-MdP). La muestra total consistió de 93 ejemplares (adultos: 20 machos, 19 hembras y juveniles: 54). Cada uno de los especímenes se diseccionó para un examen exhaustivo de las gónadas. Las hembras se consideraron sexualmente maduras si poseían folículos yemados (FY) mayores a 2 mm opacos y amarillos, huevos oviductales (HO) u oviductos ensanchados claramente distendidos, para lo cual se midió el ancho en mm (AO). La presencia simultánea de huevos oviductales y folículos yemados en una misma hembra se utilizó como evidencia de una posible puesta adicional por temporada reproductiva. En los machos se midió el diámetro o ancho (DT) y el largo de los testículos (LT) y se observó el estado convoluto de los epidídimos como indicadores de madurez sexual. Todas las mediciones (hasta décimas de mm) se realizaron usando el ocular micrométrico de una lupa binocular.

Se midieron 11 variables corporales en los individuos adultos con un calibre digital (precisión de 0,01 mm). Estas medidas incluyeron: largo hocico-cloaca (LHC), largo de la cabeza (desde el borde posterior de la abertura auricular hasta la escama rostral), ancho de la cabeza (entre las comisuras de la boca), distancia entre miembros anteriores y posteriores, largo de húmero (desde la axila hasta el codo), largo radio-ulna (desde el codo hasta el ángulo interno entre la mano y el brazo), longitud de la mano (incluyendo el cuarto dedo con uña), longitud del fémur (desde la ingle hasta la rodilla), longitud tibio-fíbula (desde la rodilla hasta el ángulo interno con el pie), longitud del pie (incluyendo el cuarto dedo con uña) y longitud de la cola.

Tratamiento estadístico: el análisis de los conjuntos de datos se realizaron con pruebas paramétricas, utilizando los valores transformados (log en base 10) en aquellos casos en que los supuestos de normalidad y homocedasticidad no se cumplían y pruebas estadísticas no paramétricas (Test U de Mann-Whitney) cuando estas transformaciones no mejoraran el comportamiento de las variables analizadas. Para evaluar diferencias de las variables morfométricas entre sexos se utilizó un Análisis de Covarianza (ANCOVA) con LHC como covariable. Asimismo, se utilizó ANCOVA con un test de Tukey de Comparaciones múlti-

ples para analizar el ciclo del diámetro testicular de los machos. Los efectos de LHC sobre los diámetros de los testículos fueron removidos con ANCOVAs si las pendientes entre los grupos eran homogéneas a un nivel de significación $P < 0,05$ (Zar, 1984).

RESULTADOS

Ciclo reproductivo de las hembras y tamaño de la puesta. — El tamaño promedio de las hembras con evidencia de actividad reproductiva fue de $48,88 \pm 3,56$ mm, $n = 19$ (LHC), rango = 43,8 - 53,9 mm. La hembra de menor tamaño sin FY ni HO pero con oviductos distendidos ($AO = 2,0$ mm) midió 50,75 mm (LHC). No se hallaron hembras con HO y FY simultáneamente. Las hembras mostraron actividad reproductiva durante todos los meses del año, excepto en enero y febrero. Hembras con FY se hallaron durante los meses de otoño, invierno y primavera y con HO durante los meses de primavera y principios del verano (Fig.1). Todos los ejemplares hembra capturados durante enero y febrero ($n = 4$) mostraron ausencia de actividad reproductiva.

El tamaño de la puesta, determinado como el número de huevos presentes en ambos oviductos, varió entre 4 y 6 huevos ($X = 4,75 \pm 0,95$; $n = 4$) y no se

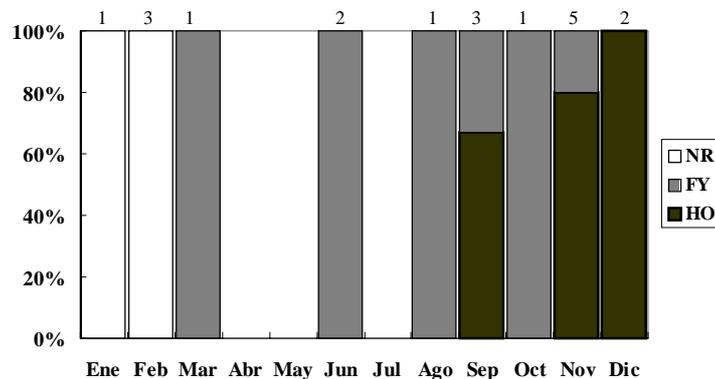


Figura 1. Distribución porcentual mensual del estado reproductivo de las hembras. NR: no reproductivas, FY: con folículos yemas, HO: con huevos oviductales. Por encima de cada barra figura el número muestral.

correlacionó significativamente con el tamaño de la hembra (r de Spearman = $-0,94$, $n = 4$, $P = 0,051$), mientras que el número de FY varió entre 3 y 5 ($\bar{X} = 3,8 \pm 0,78$, $n = 10$) y se correlacionó positivamente con el tamaño de la hembra (LHC) (r de Spearman = $0,83$, $n = 10$, $P = 0,002$).

Ciclo reproductivo de los machos. — El macho de menor tamaño reproductivamente activo (evidenciado por un incremento del diámetro testicular) alcanzó $40,5$ mm (LHC), ($DT = 4,2$ mm, $LT = 5,2$ mm) y el más grande $55,79$ mm (LHC) ($DT = 6$ mm, $LT = 8$ mm). El tamaño medio de los machos reproductivamente activos fue de $48,01 \pm 4,91$ mm, $n = 20$ (LHC).

Los mayores valores de los diámetros testiculares se observaron durante los meses de otoño e invierno, fueron decreciendo hacia fines de la primavera y se mantuvieron bajos también en verano (enero y febrero) (Fig. 2). No se obtuvieron muestras de ejemplares machos para los meses de diciembre y abril. Existieron diferencias significativas en los diámetros de los testículos ajustados al LHC (ANCOVA: $F_{6,11} = 3,82$, $P < 0,02$, $n = 19$). Se encontraron diferencias significativas entre noviembre y mayo, entre noviembre y agosto y entre agosto y enero (test de Tuckey, $P < 0,05$). No se consideró a febrero en el análisis por contar sólo con un ejemplar.

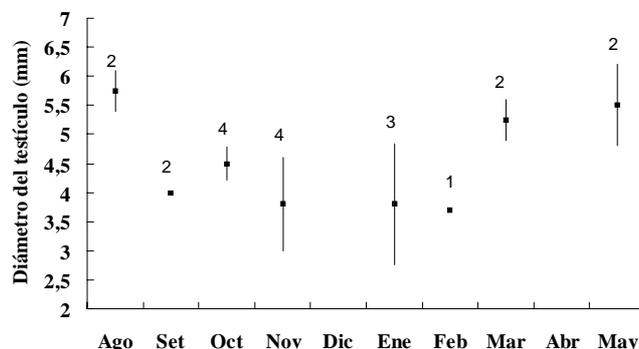


Figura 2. Tamaño del testículo izquierdo en los machos por mes. Los valores medios (\bar{X}) figuran con puntos negros. Un Desvío Estándar (\pm DE) representado por líneas verticales. Por encima de las líneas verticales figura el número muestral (n). Diciembre y Abril sin muestra.

Patrón fenológico por sexo y edad.

— Se muestra en la Figura 3 la composición etaria y sexual de la muestra poblacional a lo largo del año. La misma incluyó individuos posiblemente neonatos ($n = 4$) capturados durante los meses de febrero y marzo, cuyos tamaños oscilaron entre $23,06$ mm (LHC) el menor y $24,16$ mm (LHC) el mayor. Individuos juveniles o subadultos con un tamaño medio de $\bar{X} = 33,92 \pm 3,93$ mm, $n = 49$ (LHC) se capturaron durante todos los meses, excepto en diciembre y enero. Tanto machos como hembras adultas se capturaron en proporciones similares en todas las estaciones.

Dimorfismo sexual. — Machos (LHC: $\bar{X} = 48,01 \pm 4,91$ mm, $n = 20$) y hembras (LHC: $\bar{X} = 48,88 \pm 3,56$ mm, $n = 19$) no resultaron significativamente diferentes en tamaño (Test U de Mann-Whitney: $Z_{20,19} = 0,44$, $P = 0,65$). El ANCOVA arrojó diferencias significativas ($P < 0,01$) en el largo de la cabeza, el largo de tibio-fíbula y el largo del pie, que fueron mayores en los machos y también en la distancia entre los miembros anteriores y posteriores que fue mayor en las hembras (Tabla 1). Los sexos no presentaron diferencias cromáticas conspicuas y los machos adultos sólo se distinguieron de las hembras por la presencia de cuatro poros precloacales amarillos y la forma cuadrangular de la cloaca.

DISCUSIÓN

Liolaemus gracilis exhibe un patrón reproductivo estacional con características que concuerdan con el tipo parcial de otoño (Ramírez Pinilla, 1991). En las hembras los procesos de ovulación y fecundación transcurren durante otoño, invierno y primavera y los machos están reproductivamente activos desde el otoño hasta la primavera, pero muestran sus mayores diámetros testiculares en otoño e invierno. Todo el período de máxima actividad testicular de los machos está en sincronía con la presencia de folículos yemados en las hembras. En noviembre y enero el valor promedio del diámetro testicular fue bajo, pero su alta dispersión respecto de la media indica que hay algunos machos reproductivamente activos. Éstos, a su vez, podrían encontrar hembras receptivas en noviembre ya que la vitelogénesis se prolonga en algunos casos hasta fines de la primavera.

En los meses de febrero y marzo aparecieron los juveniles más pequeños, posiblemente neonatos, tanto en Mar del Sur como en la localidad de Costa Bonita (50 km, al sur de la anterior). La presencia de los juveniles de menor tamaño durante estos meses fue comprobada para estos sitios en las dos temporadas siguientes (Vega y Bella-

gamba, observaciones personales). Por lo tanto, las hembras realizarían las puestas entre fines de la primavera y comienzos del verano y las crías nacerían a mediados de esta estación.

Una de las ventajas del ciclo reproductivo parcial de otoño, en donde las crías nacen a principios del verano, es la mayor disponibilidad de recursos para los juveniles al inicio de la temporada de crecimiento y alimentación, de corta duración en ambientes de grandes latitudes y altitudes (Guillette y Casas-Andreu, 1980; Guillette y Bearce, 1986). A diferencia de los climas más fríos de altas latitudes y altitudes, el clima templado-húmedo de esta localidad costera brinda condiciones climáticas favorables más prolongadas que harían tolerable el desplazamiento de la eclosión de los huevos hacia una temporada de verano más avanzada, sin afectar significativamente el crecimiento rápido de los juveniles. Por el contrario, el desplazamiento de los nacimientos hacia el mes de enero en donde las temperaturas son las más altas del año, podría ser favorable ya que las temperaturas más altas afectan las condiciones térmicas de los nidos y condicionan la supervivencia de los huevos y el crecimiento y supervivencia de las crías (Overall, 1994).

Las variaciones presentes en los patrones reproductivos de *Liolaemus*, si

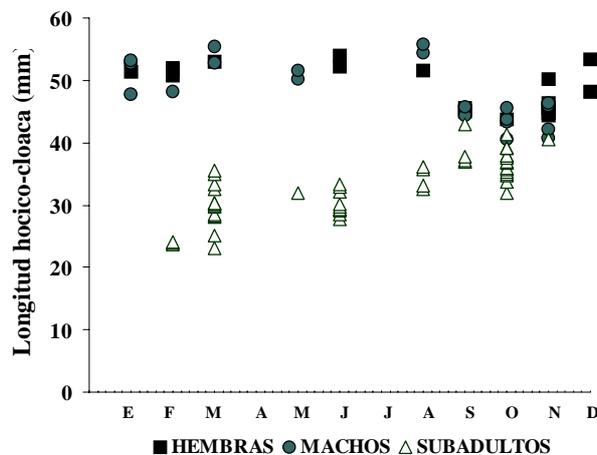


Figura 3. Patrón anual de ocurrencia de individuos de *Liolaemus gracilis* por tamaño y sexo.

bien no son exclusivas, están muy relacionadas a la altitud y/o latitud de los hábitats que ocupan actualmente (Ramírez Pinilla, 1992). La mayor parte de las especies ovíparas de baja altitud tiene un ciclo estacional de primavera-verano y las de altitudes y/o latitudes medias muestran un patrón parcial de

otoño. Considerando las presiones selectivas ambientales de una localidad de mediana latitud y baja altitud como la de este estudio, nuestra expectativa era encontrar un patrón de primavera-verano como el que exhiben las especies simpátricas: *L. multimaculatus* (Vega, 1997), *L. wiegmanni* y *Stenocercus pec-*

MORFOMETRÍA	$\bar{X} \pm DE$	n	ANCOVA	
			F	P
Largo de la cabeza				
machos	11,27 \pm 1,08	20	39,11	0,000
hembras	10,79 \pm 0,79	17		
Ancho de la cabeza				
machos	6,99 \pm 0,81	20	0,81	0,370
hembras	6,97 \pm 1,20	17		
Distancia entre miembros				
machos	19,83 \pm 2,39	17	32,36	0,000
hembras	22,82 \pm 2,65	15		
Largo del húmero				
machos	4,56 \pm 0,76	17	0,00	0,995
hembras	4,69 \pm 0,84	15		
Largo radio-ulna				
machos	5,66 \pm 0,66	17	1,97	0,170
hembras	5,54 \pm 0,56	15		
Largo de la mano				
machos	7,15 \pm 1,00	16	0,24	0,624
hembras	7,11 \pm 0,58	14		
Largo del fémur				
machos	7,25 \pm 0,96	17	0,14	0,717
hembras	7,23 \pm 0,71	15		
Largo tibio-fíbula				
machos	7,71 \pm 1,07	17	22,6	0,000
hembras	6,68 \pm 0,84	15		
Largo del pie				
machos	14,50 \pm 0,94	17	17,9	0,002
hembras	13,57 \pm 0,78	15		
Largo de la cola				
machos	82,87 \pm 8,12	13	0,30	0,591
hembras	86,70 \pm 4,76	8		

Tabla 1. Caracteres morfométricos de machos y hembras de *Liolaemus gracilis*. Valor de la media \pm 1 Desvío estándar ($\bar{X} \pm DE$). Los efectos del tamaño (LHC) fueron removidos con ANCOVA. F: valor del estadístico F. P: valor de la probabilidad asociada. N: tamaño de la muestra. Todas las medidas son en mm.

tinatus (Vega, 1999). Pero si tenemos en cuenta que la distribución actual de *L. gracilis* incluye hábitats en altas y medianas altitudes de la región biogeográfica del Monte, desde la provincia de La Rioja hasta la de Río Negro (Videla y Puig, 1994; Cei, 1993) y en latitudes medias de regiones costeras y baja altitud de las provincias de Buenos Aires, Río Negro y Chubut de Argentina (Vega y Bellagamba, 1992; 1994), es probable que el patrón reproductivo que exhibe esta población refleje un fuerte componente biogeográfico resultante de las presiones selectivas de ambientes de mayor altitud y/o latitud que la especie ocupó históricamente. En este caso estaríamos frente a un patrón de tipo hereditario adquirido en relación al ambiente histórico (Guillete y Bearce, 1986).

Para algunas especies ovíparas del grupo *chiliensis* que habitan altitudes medias y altas como *L. bibroni*, *L. alticolor*, *L. austromendocinus* (Ramírez Pinilla, 1992) y *L. bitaeniatus* (Ramírez Pinilla, 1992; 1995), se comprobó un ciclo parcial de otoño similar al de *L. gracilis*. No obstante, otras lagartijas ovíparas del grupo *chiliensis* de altitudes bajas y medias experimentan un ciclo reproductivo de primavera-verano e.g. *L. kuhlmanni* (Ramírez Pinilla, 1992), *L. nigromaculatus*, *L. copiapensis*, *L. zapallarensis*, *L. bisignatus* (Ortiz y Zunino, 1976) y *L. saxatilis* (Aún y Martori, 1998). Es esperable que en un grupo como *chiliensis*, con numerosas especies distribuidas en un vasto rango altitudinal y latitudinal, coexistan diferentes estrategias reproductivas. No obstante, nos parece interesante destacar que especies de un subgrupo filogenéticamente más relacionado como el clado monofilético andino formado por *L. gracilis*, *L. alticolor*, *L. bitaeniatus* y *L. bibronii* (Schulte II *et al.*, 2000), coinciden en un patrón reproductivo parcial de otoño (Ramírez Pinilla, 1992 1995; Ramírez Pinilla y Laurent, 1996).

En particular, el tamaño máximo de la puesta de *L. gracilis* (6 huevos) coin-

cidió con el de otros miembros del grupo *chiliensis*: *L. saxatilis* (Aún y Martori, 1998), *L. alticolor* y *L. austromendocinus* (Ramírez Pinilla, 1992) y la postura media (4,7 huevos) fue similar a la de *L. bitaeniatus* (5,33 huevos) (Ramírez Pinilla, 1995). En general, el tamaño medio de la puesta se encuentra dentro del rango de 4 a 6 huevos que exhiben las lagartijas *Liolaemus* ovíparas de las regiones subtropical y templada de Argentina (Cei, 1993).

Liolaemus gracilis se encuentra reproductivamente activo durante más de dos estaciones en el año y como consecuencia de la extensa duración del ciclo encontramos simultáneamente hembras con folículos yemados y hembras con huevos en los oviductos. Es una constante la ausencia de hembras con vitelogenénesis y huevos en desarrollo simultáneamente en el ciclo parcial de otoño, como también lo es la asincronía en el desarrollo folicular ovárico, la ovulación y la oviposición en las hembras de una misma población debido a la larga duración del ciclo (Ramírez Pinilla, 1991; 1992).

Se determinó un aumento progresivo en el tamaño de juveniles y subadultos a lo largo del año llegando a la aparición de adultos con el menor tamaño reproductivo durante los meses de setiembre a noviembre. Esto nos hace suponer que la mayoría de los individuos nacidos en verano alcanzaría la madurez reproductiva durante la primavera de ese mismo año. Probablemente, el grupo de subadultos con tamaños significativamente mayores a los de las crías que aparecieron en marzo sean aquellos que crecieron más lentamente o nacieron más tardíamente durante el verano anterior y no alcanzaron la madurez reproductiva dentro del año de nacidos. Descartamos el hecho de que correspondan a una cohorte de puestas de primavera eclosionadas a finales de la misma o a principios del verano anterior, ya que nunca observamos ni capturamos neonatos durante los meses de primavera y principios del verano.

Durante los meses de otoño e invierno varios individuos estuvieron activos en días soleados. Esta lagartija sólo interrumpió su actividad, o al menos la disminuyó significativamente, en julio (el mes más frío). Su nivel de actividad contrastó con la de las otras lagartijas en simpatria quienes estuvieron inactivas al menos durante dos o más meses durante el año (Vega, 1999). Según Ramírez Pinilla (1995), los factores ambientales son importantes controladores del ciclo reproductivo, no obstante, las interrelaciones entre clima, disponibilidad de alimento y los ciclos reproductivo y de cuerpos grasos son poco claras aún en lagartos con patrón parcial de otoño. Probablemente la actividad prolongada de *L. gracilis* responda a demandas energéticas o térmicas extraordinarias para el desarrollo de los procesos de vitelogenénesis y espermiogénesis. Quizás estos últimos procesos fisiológicos están asociados a comportamientos de termorregulación o forrajeo durante los días térmicamente más favorables del otoño e invierno. No obstante, para clarificar este supuesto se necesitaría un análisis más detallado.

Hembras y machos fueron aproximadamente iguales en tamaño pero encontramos dimorfismo sexual en la mayor distancia entre los miembros anteriores y posteriores de las hembras y en la mayor longitud de cabeza, tibio-fíbula y pie de los machos. Al tratarse de una especie esbelta con tronco delgado y estrecho, la mayor distancia entre los miembros anteriores y posteriores de las hembras es posiblemente la consecuencia de un mayor espacio abdominal para el alojamiento del máximo número de huevos posible. La disposición de los huevos también parecería ser crítica en formas elongadas como la de esta lagartija, ya que observamos un desplazamiento antero-posterior de los ovarios y oviductos en las hembras.

AGRADECIMIENTOS

A José M. Chani, por su hospitalidad en Mar del Sur. A la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Mar del Plata, que financió gran parte de este trabajo (subsidio N° 15/110).

LITERATURA CITADA

- AÚN, L. & R. MARTORI. 1998. Biología de *Liolaemus saxatilis* (Squamata: Tropicuridae). Resúmenes de la XIII Reunión de Comunicaciones de la Asociación Herpetológica Argentina. pág. 4. Santa Fe, Argentina.
- ÁVILA, L. J., R. MONTERO & M. MORANDO. 2000. Categorización de las lagartijas y anfisbenas de Argentina. 51-74. *En*: LAVILLA, E.; RICHARD, E. Y SCROCCHI, G. (eds). Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina.
- BALLINGER, R. E. 1983. Life-history variations: 241-260. *En*: R. B. HUEY, E. R. PIANKA & T. H. SCHOENER (eds.). Lizard Ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England.
- CEI, J. M. 1993. Reptiles del Noroeste, Noreste y Este de la Argentina. Mus. reg. Sci. nat. Torino, Italia. Monogr. XIV. 949 pp.
- CLERKE, R. B. & R. A. ALFORD. 1993. Reproductive biology of four species of tropical Australian lizards and comments on the factors regulating lizard reproductive cycles. *J. Herp.* 27(4): 400-406.
- CRUZ, F. B. & M. P. RAMÍREZ PINILLA. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropicuridae) del Chaco occidental, Salta, Argentina. *Rev. Esp. Herp.* 10: 33-39.

- DUNHAM, A. E. 1994. Reproductive Ecology. Part I: 3-5. *En*: VITT, L. J. & E. R. PIANKA. Lizard Ecology: historical and experimental perspectives. Princeton University Press. New Jersey. USA.
- DUNHAM, A. E. & D. B. MILES. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effect of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126: 231-257.
- ETHERIDGE, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *Am. Mus. Nov.* 3142: 1-34.
- FITCH, H. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 52: 1-247.
- FITCH, H. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occ. Pap. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 96: 1-53.
- GUILLETTE, L. J. & G. CASAS-ANDREU. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus microlepidotus*. *J. Herp.* 14: 143-147.
- GUILLETTE, L. J. & D. A. BEARCE. 1986. Reproductive and fat body cycles in the lizard *Sceloporus grammicus disparalis*. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 98: 31-39.
- IBARGÜENGOYTÍA, N. & V. CUSSAC. 1996. Reproductive biology of the viviparous lizard *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): biennial female reproductive cycle?. *Herpetological Journal* 6: 137-143.
- IBARGÜENGOYTÍA, N. & V. CUSSAC. 1998. Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of southern South America: Plastic cycles in response to climate? *Herpetological Journal* 8: 99-105.
- LOBO, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chilensis* group (Iguania: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 11: 137-150.
- MAGNUSSON, W. 1987. Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian Savanna. *J. Herp.* 21(4): 307-316.
- MARTORI, R. & L. AÚN. 1997. Reproductive and fat body cycle of *Liolaemus wiegmanni* in Central Argentina. *J. Herp.* 31(49): 578-581.
- MILES, D. B. & A. E. DUNHAM. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *Am. Nat.* 139: 848-869.
- ORTÍZ, J. C. & S. ZUNINO. 1976. Ciclo reproductor de *Liolaemus nicromaculatus khulmani*. *An. Mus. Hist. Nat.* 9: 127-132.
- OVERALL, K. 1994. Lizard egg environments: 51-72. *En*: VITT, L. J. & E. R. PIANKA (eds). Lizard Ecology: historical and experimental perspectives. Princeton University Press. New Jersey. USA.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1991. Estudio histológico de los tractos reproductivos y actividad cíclica anual reproductiva de machos y hembras de dos especies del género *Liolaemus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 208 pp.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1992. Actividad reproductiva en tres especies simpátricas del género *Liolaemus* (Reptilia: Sauria: Tropiduridae). *Caldasia* 17 (1): 67-74.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1994. Reproductive and fat body cycles of the oviparous lizard *Liolaemus scapularis*. *J. Herp.* 28: 521-524.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1995. Reproductive and fat body cycles of the oviparous lizard *Liolaemus bitaeniatatus* (Sauria: Tropiduridae). *J. Herp.* 29 (2): 256-260.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. & R. LAURENT. 1996. Apparent reproductive bimodality in *Liolaemus alticolor alticolor* (Reptilia: Sauria). *Bulletin of*

- the Maryland Herpetological Society 32 (1): 1-13.
- ROCHA, C. F. 1992. Reproductive and fat body cycles in the tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*) of Southeastern Brazil. *J. Herp.* 26: 17-23.
- SCHULTE II, J. A., J. R. MACEY, R. E. ESPINOZA & A. LARSON. 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.
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 1988. Años 1981-1988. *En*: Aspectos climáticos del Partido. Lluvia caída, humedad ambiente y temperatura según mes en el Partido de General Pueyrredón, Serie Clima N° 4, Departamento de Estadística. Dirección de Estudios Socioeconómicos, Municipalidad del Partido de General Pueyrredon. 5 pp.
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 1998. Años 1989-1998. *En*: Aspectos climáticos del Partido. Lluvia caída, humedad ambiente y temperatura según mes en el Partido de General Pueyrredón. Serie Clima N° 5. Departamento de Estadística, Secretaría de la Producción, Municipalidad del Partido de General Pueyrredon. 5 pp.
- VEGA, L. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropicuridae). *Herpetological Journal* 7: 49-53.
- VEGA, L. 1999. Ecología de saurios arenícolas de las dunas costeras bonaerenses. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Mar del Plata, Argentina. 102 pp.
- VEGA, L. & P. BELLAGAMBA. 1992. Nuevas localidades para *Liolaemus multimaculatus* (Duméril and Bibron, 1837), *Liolaemus gracilis* (Bell, 1843) y *Liolaemus wiegmanni* (Duméril and Bibron, 1837) (Sauria: Tropicuridae) en la Provincia de Buenos Aires. *Bol. Asoc. Herp. Arg.* 8 (1): 4.
- VEGA, L. & P. BELLAGAMBA. 1994. Reptiles de la Reserva de Usos Múltiples Caleta de los Loros, Río Negro, Argentina. *Cuad. herpetol.* 8 (1): 141-146.
- VEGA, L.; P. BELLAGAMBA & L. FITZGERALD. 2000. Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Can. J. Zool.* 78: 1653-1660.
- VIDELA, F. & S. PUIG. 1994. Estructura de una comunidad de lagartos del monte. Patrones de uso espacial y temporal. *Multequina* 3: 99-112.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA. 718 pp.
- ZUG, G. L.; J. VITT & J. P. CALDWELL. 2001. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, California, USA. 630 pp.