
EFFECTO DE LA AUTOTOMÍA CAUDAL EN LA LOCOMOCIÓN DE *LIOLAEMUS GRACILIS* Y *LIOLAEMUS WIEGMANNII* SOBRE SUPERFICIES INCLINADAS

CAROLINA BLOCK & LAURA VEGA

Laboratorio de Vertebrados, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250 (7600). Tel: (0223) 475-2624 int. 466.

cblock@mdp.edu.ar

lvega@mdp.edu.ar

RESUMEN. — Examinamos y comparamos el efecto de la autotomía caudal sobre el equilibrio y la velocidad máxima de carrera en superficie inclinada a 65°, en *Liolaemus gracilis* y *Liolaemus wiegmanni*. Los individuos corrieron bajo dos condiciones: a) con longitud completa de la cola, y b) con cortes en dos tramos diferentes (distal y proximal). Sólo el 9% de los individuos de *L. gracilis* se cayó cuando corrieron con cola completa, pero la frecuencia de individuos que cayeron durante el trepado aumentó significativamente con autotomía distal (87,5%) y se observó una fuerte tendencia al aumento de caídas con autotomía proximal (50%). En esta especie la velocidad disminuyó significativamente un 21% después de la autotomía proximal y un 24% después de la distal. El 45% de los individuos de *L. wiegmanni* sufrió más de una caída cuando corrió con cola original y no hubo cambios significativos en el número de individuos caídos luego de la autotomía proximal (64%) ni distal (33%). La velocidad disminuyó significativamente un 13% sólo después de la autotomía proximal. En *L. gracilis*, una mayor longitud de la cola sería funcionalmente activa en la locomoción de trepado contribuyendo significativamente a mantener el equilibrio y a aumentar la velocidad de carrera en una superficie altamente inclinada.

PALABRAS CLAVE: Autotomía, trepado, equilibrio, *Liolaemus*.

ABSTRACT. — We examined and compared the effects of caudal autotomy on balance and maximum sprint speed in a high surface inclined at 65° in *Liolaemus gracilis* and *Liolaemus wiegmanni*. The individuals were tested in two conditions: a) with a complete tail and b) with tails removed in two different places (distal and proximal). In *L. gracilis*, only 9% of the individuals with complete tails lost balance (fell), but the frequency of fallen individuals increased significantly when they ran with distal autotomy (87.5%), and there was also a high tendency to fall with proximal autotomy (50%). In this species climbing speed decreased by 21% after the proximal autotomy and 24% after distal autotomy. In *L. wiegmanni* 45% of the individuals fell more than once when they ran with complete tails and there was not a significant change in the number of fallen individuals after proximal autotomy (64%) or distal autotomy (33%). Climbing speed decreased by 13% only with proximal autotomy. In *L. gracilis* a longer tail would be functionally active in climbing locomotion, helping individuals to maintain balance and to increase their running speed on a highly inclined surface.

KEYWORDS: Autotomy, climbing, balance, *Liolaemus*.

INTRODUCCIÓN

La autotomía caudal de las lagartijas es un mecanismo antidepredatorio cuyo beneficio inmediato es la supervivencia al evitar la captura mediante el corte de una sección de la cola, la cual des-

vía la atención del depredador lejos de las partes más vulnerables del cuerpo (Pianka y Vitt, 2003). Esta estrategia morfofuncional ha coevolucionado con el comportamiento de forrajeo, la locomo-

ción y la morfología en lagartos (Huey y Pianka, 1981; Vitt *et al.*, 1983 en Brown *et al.*, 1995; Zani, 1996). Algunos estudios han evaluado los costos asociados a la autotomía sobre varios aspectos de su biología, demostrando que en algunas especies la disminución de la longitud de la cola puede reducir el tamaño del rango de hábitat y el acceso a las hembras (Salvador *et al.*, 1995), disminuir las reservas de lípidos (Vitt, 1981; Lin y Ji, 2005), modificar el uso de hábitat y el comportamiento de escape (Cooper, 2003), modificar los patrones de movimiento (Martín y Avery, 1998) y afectar el desempeño locomotor disminuyendo la velocidad de carrera (Punzo, 1982; Arnold, 1984; Formanowicz *et al.*, 1990; Zani, 1996; Martín y Avery, 1998; Chapple y Swain, 2002; Lin y Ji, 2005) o aumentándola (Brown *et al.*, 1995).

La cola cumple un rol funcional importante en diferentes formas de locomoción de lagartijas, como por ejemplo la natación, el trepado y el bipedalismo (Vitt *et al.*, 1977; Russell y Bels, 2001; Pianka y Vitt, 2003). En especies trepadoras se ha argumentado que una cola larga contribuye a mantener la estabilidad de la marcha al actuar como contrapeso (Ballinger, 1973; Hildebrand, 1992), facilitar la distribución del peso durante el desplazamiento sobre vegetación delgada (Arnold, 1988 en Brown *et al.*, 1995; Sinervo y Losos, 1991) y servir como un tercer punto de apoyo durante el trote (Kardong, 2001). Si la cola es un órgano coadyuvante significativo en la locomoción de trepado, la autotomía caudal supondría un costo importante en el desempeño locomotor de aquellas especies que se mueven sobre terrenos inclinados o de gran pendiente. En relación a esto último, existen evidencias de que la velocidad de trepado disminuye por causa de la autotomía caudal, en trepadoras no especializadas (Brown *et al.*, 1995; Chapple y Swain, 2002).

Liolaemus es un género de lagartos sudamericanos muy rico en número de

especies, con aproximadamente 185 especies (Cruz, 2004), que en los últimos años ha sido objeto de una gran variedad de estudios sobre sistemática (Laurent, 1983; 1985; Etheridge, 1995; 2000; Lobo, 2001; 2005; Morando *et al.*, 2004; Avila *et al.*, 2004), ecología (Martori *et al.*, 2002; Cruz *et al.*, 2005; Martori, 2005) y comportamiento (Halloy *et al.*, 1998; Martins *et al.*, 2004). Dos de sus especies, *Liolaemus gracilis* y *Liolaemus wiegmanni*, coexisten ocupando diferentes microhábitats en algunas localidades costeras de la Barrera Medanosa Austral de la provincia de Buenos Aires y exhiben frecuentemente un tipo de locomoción que refleja las exigencias estructurales de los biotopos que ocupan. Mientras que *L. gracilis* se desplaza habitualmente trepando, ascendiendo y descendiendo por las laderas escarpadas de dunas frontales y "blowouts", *L. wiegmanni* corre horizontalmente sobre superficies de dunas planas o de leve pendiente en dunas intermedias (Vega, 1999). Teniendo en cuenta el comportamiento locomotor a campo más frecuente de estas especies, podemos decir que *L. gracilis* se comporta como una trepadora no especializada y *L. wiegmanni* como una típica corredora horizontal. Ambas poseen un tamaño y peso similar (Block, 2005), pero *L. wiegmanni* posee un cuerpo y una cola redondeados (Etheridge, 2000) y *L. gracilis* es esbelta, tiene las extremidades más cortas y su cola es significativamente más larga que la de *L. wiegmanni* (Cei, 1993; Block, 2005). Según predicciones biomecánicas, una morfología como la de *L. gracilis*, favorecería la locomoción de trepado (Hildebrand, 1992; Miles, 1994; Herrel *et al.*, 2001; 2002; Biewener, 2003). La inclinación del ambiente suele imponer demandas mecánicas que repercuten en diferentes aspectos de la locomoción o del desempeño locomotor de lagartos. En la mayor parte de los casos la resultante del desplazamiento sobre un plano inclinado es la disminución de la velocidad de carrera, la dis-

minución de la longitud de la zancada y un aumento en la frecuencia de los pasos (Huey y Hertz, 1982; Irschick y Jayne, 1998; Jayne y Ellis, 1998), así como también el consiguiente aumento del costo energético de transporte (Farley y Emshwiller, 1996). Aunque algunas especies no experimenten un compromiso entre la velocidad de trepado y la velocidad de carrera en superficies horizontales (Van Damme *et al.*, 1997; Aerts *et al.*, 2000; Vanhooydonck y Van Damme, 2001), en algunas subespecies de hábitos trepadores se ha demostrado que, cuando corren en superficies fuertemente inclinadas, superan en su habilidad de agarre y de equilibrio a las corredoras de superficies planas (Van Damme *et al.*, 1997).

El objetivo de este trabajo es evaluar y comparar el efecto de la autotomía caudal sobre la máxima velocidad de carrera y sobre el equilibrio de las especies arenícolas *Liolaemus gracilis*, trepadora no especializada y *Liolaemus wiegmanni*, una corredora horizontal, en una superficie inclinada y discutir las implicancias de la reducción de la longitud de la cola sobre sus hábitos locomotores. Se pone a prueba para cada especie la hipótesis de que una mayor longitud de la cola contribuye a mantener el equilibrio y a maximizar la velocidad de carrera en plano inclinado.

METODOLOGÍA

Se capturaron 22 individuos de *Liolaemus gracilis* en Balneario Los Ángeles (38°40' S y 59° W) perteneciente al Partido de Necochea, y 11 individuos de *Liolaemus wiegmanni* en Faro Querandí (37°27'52" S y 57°06'51" W) perteneciente al partido de Villa Gesell, provincia de Buenos Aires, Argentina. Los animales fueron transportados en bolsas de tela y se mantuvieron en terrarios con sustrato arenoso, donde se les suministró luz, temperatura, agua y alimento (larvas de tenebrios) durante el período que duró

el experimento (10 días). Cada individuo fue sexado, pesado y marcado temporariamente con pintura de color no tóxica en el dorso. A todos los ejemplares se les midió la longitud hocico-cloaca (LHC), longitud total de la cola original, desde la cloaca hasta la punta de la cola (LC) y longitud remanente de la cola después de la autotomía, desde la cloaca hasta la línea de fractura (LCr). Todas las mediciones se realizaron con un calibre digital en mm (Mitutoyo, precisión 0,01 mm).

Los ejemplares de cada especie fueron inducidos a correr en laboratorio utilizando una pista-terrario de 100 cm de largo por 14 cm de ancho, inclinada a 65° y con sustrato arenoso pegado en capa delgada sobre un soporte de telgopor. Durante las corridas se mantuvo la temperatura corporal de las lagartijas en un rango de 35 °C a 39 °C, el cual incluye las temperaturas de actividad obtenidas a campo para estas especies (Vega, 1999). Cada individuo fue inducido a correr durante tres días consecutivos un mínimo de 4 veces tanto con la cola completa (sin autotomía, SA), como después de cada autotomía caudal. Esta última se indujo sujetándoles la cola con una pinza de disección, tratando que los individuos realizaran un corte dentro del segundo tercio de longitud total de la cola con respecto a la posición de la cloaca y registrándola como autotomía distal (AD), y otro corte dentro del primer tercio de longitud total de la cola el cual se registró como autotomía proximal (AP). Como en *L. gracilis* un grupo de individuos autotomizó la cola distalmente (N= 8) y otro proximalmente (N= 14), la muestra fue dividida en dos grupos. Luego de las pruebas, los individuos de ambas especies fueron liberados en los mismos sitios donde fueron capturados.

Las carreras fueron filmadas con una videocámara JVC mod. CR-SXM 320U fija sobre un trípode colocado por encima de la pista, de manera de poder registrar en un solo plano la longitud to-

tal de la misma. Los videos fueron analizados mediante su proyección en videocassetera con reproducción de 30 cuadros por segundo, a cámara lenta. Se determinó para cada individuo como máxima velocidad de carrera (cm/seg) a la marca más rápida de una "buena corrida" (aquella en la que el animal se movió en trote rápido continuo o intermitente), registrada en cualquier segmento de 10 cm de la pista.

El equilibrio se evaluó registrando el número de individuos de cada especie que se cayó al menos una vez durante cada corrida, calculando la frecuencia total de individuos caídos antes y después de cada tipo de autotomía.

Previo al análisis estadístico se indagó la distribución normal y la homocedasticidad de los datos (Zar, 1984). El tamaño (longitud hocico-cloaca, LHC), la masa corporal (Peso) y la longitud de la cola (LC) de las especies se comparó mediante un Análisis de Varianza (ANOVA). Previamente a la manipulación experimental se evaluó, además, el efecto de la LHC y del Peso sobre la velocidad media sin autotomía (V_m SA) para cada especie mediante un Análisis de Regresión y de Correlación de Pearson. La V_m SA se calculó para cada individuo como el promedio de las velocidades máximas de cada día de corrida. Para comparar intraespecíficamente las velocidades máximas de los individuos con diferentes condiciones de cola se realizaron ANOVAs de medidas repetidas y posteriores comparaciones *post hoc* uti-

lizando el Test de Tukey HSD, mientras que la comparación interespecífica de las velocidades máximas, se realizó mediante un Análisis de Varianza (ANOVA). Además, se estimó el coeficiente de Correlación de Pearson entre la velocidad máxima y la longitud de la cola. Para evaluar la frecuencia de caídas antes y después de las autotomías se utilizó el Test de McNemar, el cual permite estimar la significancia de los cambios a partir de datos de naturaleza dependiente (Siegel, 1991).

RESULTADOS

El tamaño y el peso de *Liolaemus gracilis* (largo hocico-cloaca, LHC: \bar{x} = 40,97 \pm 8,22 mm; Peso: \bar{x} = 2,13 \pm 1,32 g) no fueron significativamente diferentes de los de *Liolaemus wiegmannii* (LHC: \bar{x} = 41,33 \pm 5,04 mm; Peso: \bar{x} = 2,52 \pm 0,70 g) (ANOVA, LHC: $F_{(1,31)} = 0,02$, $p = 0,895$; Peso: $F_{(1,28)} = 0,08$, $p = 0,378$). La longitud de la cola de *L. gracilis* (\bar{x} = 71,39 \pm 12,28 mm) fue significativamente mayor a la de *L. wiegmannii* (\bar{x} = 52,48 \pm 6,56 mm) (ANOVA, $F_{(1,26)} = 18,58$, $p < 0,001$). El tamaño y el peso no tuvieron un efecto considerable sobre la V_m SA de las especies, ya que el coeficiente de determinación y el de correlación fueron bajos en *L. gracilis* (LHC: $R^2 = 0,274$, $r = 0,50$, $p = 0,015$, $N = 21$; Peso: $R^2 = 0,26$, $r = 0,50$, $p = 0,030$, $N = 18$) y no significativos en *L. wiegmannii* (LHC: $R^2 = 0,122$, $r = 0,35$, $p = 0,357$, $N =$

		SC	gl	CM	F	p
LW	Efecto	1145,02	2	572,51		
SA vs AD vs AP	Error	1823,48	16	113,97	5,02	0,020
LG	Efecto	3984,77	1	3984,77		
SA vs AD	Error	899,61	7	128,52	31,01	<0,001
LG	Efecto	4596,54	1	4596,54		
SA vs AP	Error	2794,95	11	254,09	18,09	0,001

Tabla 1. Resultados del ANOVA de medidas repetidas para la comparación intraespecífica de las velocidades con diferentes niveles de autotomía. LG: *Liolaemus gracilis*, LW: *Liolaemus wiegmannii*, SA: sin autotomía, AD: autotomía distal, AP: autotomía proximal.

9; Peso: $R^2= 0,096$, $r= 0,31$, $p= 0,416$, $N= 9$).

En *Liolaemus gracilis* la velocidad máxima de carrera en individuos con autotomía distal ($\bar{X}= 101,25 \pm 14,27$ cm/seg) fue significativamente menor en un 24% respecto de la que alcanzaron con cola original ($\bar{X}= 132,81 \pm 18,68$ cm/seg) (ANOVA de medidas repetidas, $F_{(1,7)}= 31,01$; $p < 0,001$; $N= 8$), como muestran la Tabla 1. Cuando los individuos de *L. gracilis* corrieron con autotomía proximal ($\bar{X}= 104 \pm 32,47$ cm/seg) la velocidad máxima también fue significativamente menor en un 21% a la que alcanzaron cuando corrieron con colas completas ($\bar{X}= 131,67 \pm 26,49$ cm/seg) (ANOVA de medidas repetidas, $F_{(1,11)}= 18,09$; $p= 0,001$; $N= 12$; Tabla 1). No se hallaron diferencias entre las velocidades de los individuos con diferentes niveles de autotomía (ANOVA, $F_{(1,19)}= 0,002$, $p= 0,967$; AD : $\bar{X} = 101,25 \pm 14,27$ cm/seg, $N= 8$; AP : $\bar{X}= 101,76 \pm 32,11$ cm/seg, $N=13$). Se halló una correlación positiva entre la longitud de la cola original y la velocidad ($r= 0,61$; $p= 0,008$; $N= 18$; Fig. 2a) y entre la longitud de la cola remanente con autotomía proximal y la velocidad ($r= 0,65$; $p= 0,016$; $N= 13$; Fig. 2b), mientras que no se encontró correlación significativa entre la velocidad y la longitud de la cola

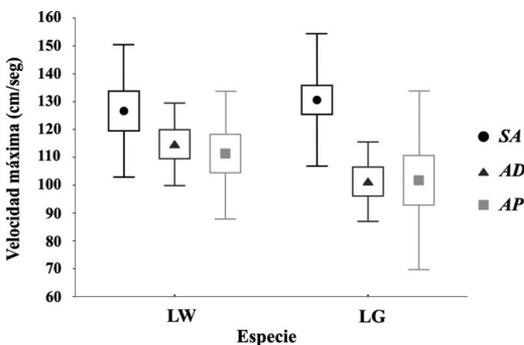


Figura 1. Velocidades máximas de *Liolaemus gracilis* (LG) y *Liolaemus wiegmannii* (LW) con diferentes niveles de autotomía. SA: sin autotomía, AD: autotomía distal, AP: autotomía proximal. Círculos, triángulos y cuadrados: media. Caja: error estándar. Barras verticales: desvío estándar.

con autotomía distal ($r= 0,13$; $p= 0,750$; $N= 8$).

En *Liolaemus wiegmannii* se observaron diferencias significativas entre las velocidades con y sin autotomía (ANO-

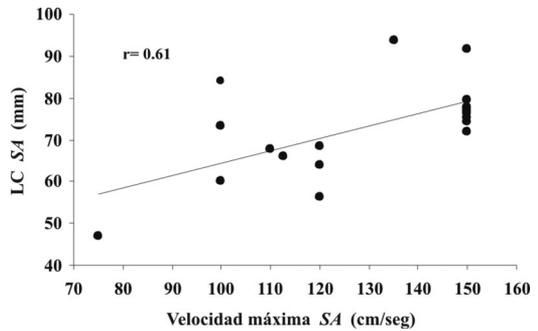


Figura 2a. Correlación entre la longitud de la cola completa (LC) y la velocidad de *Liolaemus gracilis* sin autotomía (SA).

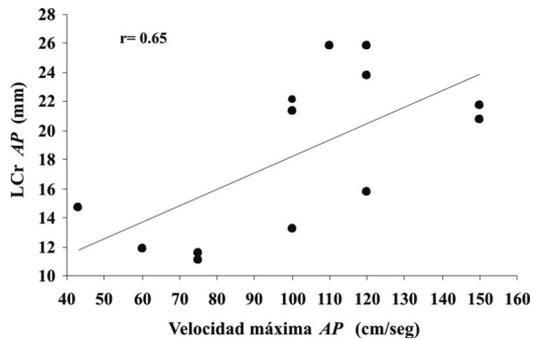


Figura 2b. Correlación entre la longitud de la cola remanente (LCr) y la velocidad de *Liolaemus gracilis* con autotomía proximal (AP).

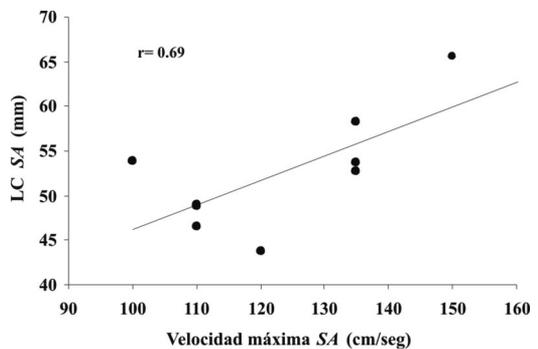


Figura 2c. Correlación entre la longitud de la cola (LC) y la velocidad de *Liolaemus wiegmannii* sin autotomía caudal (SA).

VA de medidas repetidas, $F_{(2,16)} = 5,02$; $p = 0,02$; $N = 9$; Tabla 1) y las comparaciones *post hoc* revelaron que la velocidad de los individuos con colas completas ($\bar{X} = 118,33 \pm 13,46$ cm/seg) disminuyó significativamente en un 13% luego de la autotomía proximal ($\bar{X} = 103,06 \pm 12,73$ cm/seg) (Tukey HSD, $p = 0,021$), mientras que la velocidad sin autotomía no fue significativamente diferente (Tukey HSD, $p = 0,751$) a la obtenida luego de la autotomía distal ($\bar{X} = 114,67 \pm 14,82$ cm/seg). No hubo diferencias entre las velocidades de los individuos con diferentes niveles de autotomía (Tukey HSD, $p = 0,084$). Se halló una correlación positiva entre la longitud de la cola completa y la velocidad ($r = 0,69$; $p = 0,039$; $N = 9$; Fig. 2c), pero no se hallaron correlaciones significativas ($p > 0,05$) entre la velocidad y la longitud de la cola remanente con los diferentes niveles de autotomía.

No se encontraron diferencias significativas entre las velocidades máximas alcanzadas con y sin autotomía al comparar ambas especies especies (*L. gracilis*, X_{SA} : $130,60 \pm 23,61$ cm/seg; X_{AD} : $101,25 \pm 14,27$ cm/seg; X_{AP} : $101,76 \pm 32,11$ cm/seg. *L. wiegmanni*, X_{SA} : $126,82 \pm 23,37$ cm/seg; X_{AD} : $114,66 \pm 14,82$ cm/seg; X_{AP} : $111,60 \pm 22,14$ cm/seg) (ANOVAs, $p > 0,05$ en todos los casos; Fig. 1).

El porcentaje de individuos de *L.*

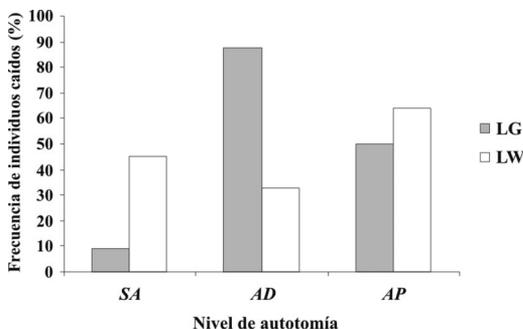


Figura 3. Frecuencia de los individuos caídos de *Liolaemus gracilis* (LG) y *Liolaemus wiegmanni* (LW) con diferentes niveles de autotomía. SA: sin autotomía, AD: autotomía distal, AP: autotomía proximal.

gracilis con colas completas caídos durante la carrera fue de 9% y aumentó significativamente luego de la autotomía distal a un valor de 87,5% (Test de McNemar, $\chi^2 = 4,17$; $p = 0,041$; $N = 8$). Aunque el número de individuos caídos luego de la autotomía proximal también fue alto (50%), estadísticamente no fue significativo (Test de McNemar, $\chi^2 = 3,13$; $p = 0,077$; $N = 14$; Fig. 3). En *L. wiegmanni* no se observaron cambios significativos entre el número de individuos que se cayeron cuando corrieron con colas completas (45%) y el número de individuos que se cayeron con autotomía caudal en ninguno de los dos niveles de corte (33% con autotomía distal y 64% con autotomía proximal) (Test de McNemar, $p > 0,05$ en ambos casos; $N_{AD} = 9$; $N_{AP} = 11$; Fig. 3).

DISCUSIÓN

Tanto en *Liolaemus gracilis* como en *Liolaemus wiegmanni* la velocidad máxima de carrera de los individuos con colas autotomizadas fue significativamente menor a la velocidad que alcanzaron con colas completas, pero las especies respondieron de manera diferente a los dos niveles de autotomía. El efecto fue mayor en individuos de *L. gracilis*, quienes disminuyeron significativa y drásticamente la velocidad máxima de trepado tanto con autotomía distal (24%) como con proximal (21%). Estos resultados coinciden con lo observado en especies trepadoras no especializadas como *Podarcis muralis*, donde también la autotomía caudal disminuyó significativamente la velocidad de trepado (Brown *et al.*, 1995) y, en parte, con *Niveoscincus metallicus*, en la cual si bien la velocidad no fue afectada significativamente por la autotomía caudal en los machos, sí se observó una tendencia a la disminución en las hembras (Chapple y Swain, 2002). En *L. wiegmanni* sólo la autotomía proximal disminuyó significativamente la velocidad de carre-

ra (13%), aunque en menor magnitud que en *L. gracilis*. Su desempeño locomotor tuvo semejanzas con la de *Takydromus septentrionalis* en plano horizontal, en la cual la autotomía parcial de la cola no tuvo efectos significativos sobre su velocidad de carrera pero la autotomía en el extremo de la base de la cola la afectó significativamente (Lin y Ji, 2005). Si bien no está claro cuál sería la causa de la disminución de la velocidad en lagartijas con colas autotomizadas, tanto en superficie horizontal como inclinada, se ha argumentado que la disminución de la longitud del paso por efecto de la autotomía caudal exigiría un aumento de la frecuencia de pasos para mantener una velocidad constante, y esto muchas veces sería energéticamente muy costoso y mecánicamente dificultoso (Martín y Avery, 1998). En un estudio realizado sobre los patrones de evolución de la autotomía caudal, Zani (1996) analizó 39 especies de diferentes familias de Iguania y Aurtarchoglossa y encontró que una mayor longitud de la cola, del músculo *caudifemoralis longus* y de la distancia de localización del punto de autotomía con respecto a la cloaca se hallan positivamente correlacionados con el máximo desempeño locomotor, de manera tal que las variaciones en estas longitudes se relacionan directamente con la variación en la velocidad de carrera. Esto último podría explicar en parte la correlación positiva hallada entre la longitud de la cola y las velocidades máximas sin autotomía y con autotomía proximal en *L. gracilis* y la correlación positiva entre la longitud de la cola completa y la velocidad máxima en *L. wiegmanni*. No obstante, no explica en una comparación interespecífica que las velocidades máximas alcanzadas por *L. gracilis*, la trepadora de cola más larga, no hayan sido significativamente superiores a las de *L. wiegmanni*, la corredora de cola más corta.

En relación al equilibrio, cuando *L. gracilis* corrió en plano inclinado con

cola original experimentó sólo un 9% de caídas, mientras que en *L. wiegmanni* el número de individuos que perdieron equilibrio y se cayeron cuando corrieron con la cola completa fue bastante superior (45%). Esto último indicaría que *L. gracilis*, la trepadora no especializada, sería naturalmente mucho más estable durante el trote en superficie inclinada que *L. wiegmanni*. Asimismo, en *L. gracilis* fue más evidente la tendencia a la pérdida del equilibrio por la disminución de la longitud de la cola que en *L. wiegmanni*, ya que el 87,5% de los individuos con autotomía distal y el 50% con autotomía proximal se cayó al menos una vez durante el trote en inclinado, mientras que la reducción de la longitud de la cola en *L. wiegmanni* no incidió significativamente en su equili-

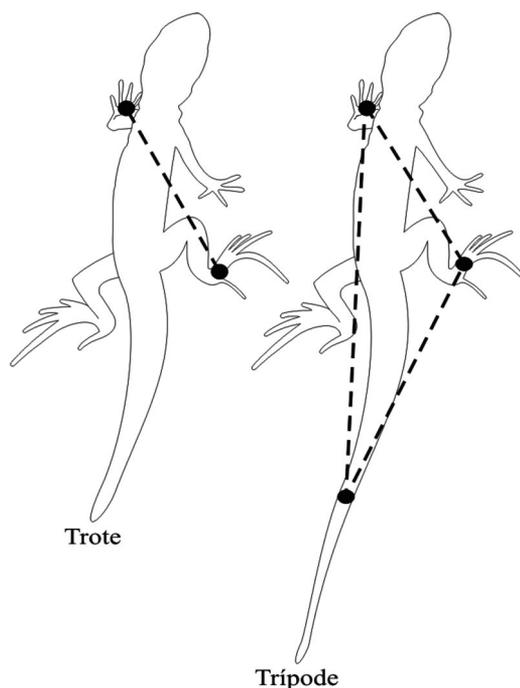


Figura 4. Figura tomada de Kardong (2001). Durante el trote, los pies opuestos diagonalmente están en el suelo a la vez y el centro de masa queda sobre una línea que conecta estos dos puntos de soporte. La misma postura se podría estabilizar más añadiendo un tercer punto de apoyo. Una cola larga en contacto con el suelo, junto con los dos pies, forma un triángulo de soporte (trípode) dentro del cual se encuentra el centro de masa.

brio, ya que el número de individuos que se cayeron cuando corrieron con la cola completa no difirió significativamente de aquellos que se cayeron con autotomía distal y proximal. El aumento significativo de las caídas de *L. gracilis* luego de la autotomía distal, como así también su tendencia a la pérdida del equilibrio durante la autotomía proximal, es consistente con lo propuesto acerca de la influencia de una mayor longitud de la cola en el aumento del equilibrio durante la marcha en especies trepadoras (Ballinger, 1973; Hildebrand, 1992). Durante la locomoción rápida o trote, la mayor parte del tiempo el cuerpo está soportado sólo por los dos pies opuestos diagonalmente (patrón diagonal de marcha) y el centro de gravedad del cuerpo se balancea sobre una línea estrecha entre estos dos puntos de apoyo, lo cual produce desequilibrio (Pough *et al.*, 1998; Kardong, 2001; Biewener, 2003). Según Kardong (2001), al añadir un tercer punto de apoyo, como por ejemplo una cola larga que presiona sobre el suelo, se logra la formación de un triángulo de soporte del cuerpo (Fig. 4). Si la cola es lo bastante larga como para permitir la formación de un mayor triángulo de soporte, la base de sustentación aumentaría con el consiguiente aumento del equilibrio y estabilidad, condición fundamental para un desplazamiento veloz en superficies altamente inclinadas en donde los efectos de la fuerza de gravedad son apremiantes. La formación de un mayor triángulo o base de sustentación explicaría el mejor desempeño en inclinado sin autotomía de *L. gracilis* con respecto al de *L. wiegmanni*, ya que su cola es significativamente más larga. Por otra parte, si bien *L. gracilis* posee los miembros más cortos que *L. wiegmanni* (Block, 2005), lo cual muchos autores han comprobado que favorece el equilibrio al mantener el cuerpo más cercano al sustrato (Van Damme *et al.*, 1997; Vanhooydonck *et al.*, 2000; Aerts *et al.*, 2000; Herrel *et al.*, 2002; Biewener,

2003), el aumento de las caídas de *L. gracilis* luego de las autotomías señala que esta condición por sí sola no sería suficientemente estabilizadora.

En resumen, la presente experiencia demuestra que *L. gracilis* es una buena trepadora mientras que *L. wiegmanni* no lo es tanto, y que la autotomía de la cola en *L. gracilis*, incluso en su porción distal, complica drásticamente su equilibrio durante el trote a diferencia de lo que ocurre con *L. wiegmanni*. Según Vitt *et al.* (1977), el hecho de que la autotomía caudal afecte de manera diferente el desempeño locomotor en cada especie podría relacionarse con que la cola sea funcionalmente activa o pasiva durante la locomoción. Dentro de las funcionalmente activas, se encontrarían aquellas especializadas para nadar, trepar y balancearse, mientras que las funcionalmente pasivas serían aquellas sin una función específica más que la de autotomizarse para huir de los depredadores. De acuerdo a nuestros resultados, podría considerarse que la cola es "funcionalmente activa" para la locomoción de trepado en *L. gracilis*, ya que contribuyó a mantener su equilibrio y a aumentar significativamente su velocidad de carrera en una superficie altamente inclinada. Existen evidencias de que la disminución del desempeño locomotor por efecto de la autotomía aumenta la vulnerabilidad frente a los depredadores (Congdon *et al.*, 1974; Dial y Fitzpatrick, 1984; Daniels *et al.*, 1986), por lo tanto, la autotomía caudal, al menos inmediatamente después del corte, sería un mecanismo costoso para *L. gracilis* en términos de una locomoción equilibrada y rápida para la supervivencia en los ambientes en pendiente donde se desplaza habitualmente, mientras que los efectos negativos de la autotomía sobre la locomoción de trepado en *L. wiegmanni* no serían tan importantes, restando evaluar si la autotomía afecta su desempeño locomotor en superficies horizontales, donde esta especie se desplaza con mayor frecuencia.

AGRADECIMIENTOS

A Patricio Bellagamba por su ayuda durante los muestreos, a Federico Galván por la ayuda en la edición de los gráficos y a los revisores, quienes con sus aportes y sugerencias contribuyeron a mejorar la calidad del análisis de los datos. Este trabajo forma parte del subproyecto "Reptiles" dentro de proyecto "Ecología y Conservación de Vertebrados" y fue subsidiado por la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Mar del Plata (15/E 238).

LITERATURA CITADA

- AERTS P.; R. VAN DAMME; B. VANHOYDONCK; A. ZAAF & A. HERREL. 2000. Lizard locomotion: how morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology* 50 (2): 261-277.
- ARNOLD E. N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History* 18: 127-169.
- AVILA L. J.; M. MORANDO; C. H. F. PEREZ & J. K. W. SITES, JR. 2004. Phylogenetic relationships of lizards of the *Liolaemus petrophilus* group (Squamata: Liolaemidae), with description of two new species from western Argentina. *Herpetologica* 60 (2): 187-203.
- BALLINGER R. E. 1973. Experimental evidence of the tail as a balancing organ in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 29: 65-66.
- BIEWENER A. A. 2003. Animal Locomotion. Oxford University Press. 281 pp.
- BLOCK C. 2005. Morfología y habilidades locomotoras: el caso de *Liolaemus gracilis* (Iguanidae: Tropidurinae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. 43 pp.
- BROWN R. M.; D. H. TAYLOR & D. H. GIST. 1995. Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Herpetology* 29 (1): 98-105.
- CEI J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 949 pp.
- CHAPPLE D. G. & R. SWAIN. 2002. Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. *Functional Ecology* 16 (6): 817-825.
- CONGDON J. D.; L. J. VITT & W. W. KING. 1974. Geckos: adaptive significance and energetics of tail autotomy. *Science* 184: 1379-1380.
- COOPER JR. W. E. 2003. Shifted balance of risk and cost after autotomy affect use of cover, escape, activity, and foraging in the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 179-187.
- CRUZ F. B. 2004. Comentarios ecológicos sobre los géneros de saurios argentinos: 163-168. En: Montero R. & A. Autino (ed.), Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina. 317 pp.
- CRUZ F. B.; L. A. FITZGERALD; R. E. ESPINOZA & J. A. SCHULTE II. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizard. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- DANIELS C. B.; S. P. FLAHERTY & M. P. SIMBOTWE. 1986. Tail size and effectiveness of autotomy in a lizard. *Journal of Herpetology* 20 (1): 93-96.
- DIAL B. E. & L. C. FITZPATRICK. 1984. Predator escape success in tailed versus tailless *Scincella lateralis* (Sauria: Scincidae). *Animal Behaviour* 32 (1): 301-302.

- ETHERIDGE R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicoduridae). *American Museum of Natural History, Novitates* 3142: 1-34.
- ETHERIDGE R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropicoduridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs* 14: 293-352.
- FARLEY C. T. & M. EMSHWILLER. 1996. Efficiency of uphill locomotion in nocturnal and diurnal lizards. *The Journal of Experimental Biology* 199: 587-592.
- FORMANOWICZ JR., D. R.; E. D. BRODIE, JR. & P. T. BRADLEY. 1990. Behavioural compensation for tail loss in the ground skink, *Scincella lateralis*. *Animal Behaviour* 40 (4): 782-784.
- HALLOY M.; R. ETHERIDGE & G. M. BURGHARDT. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicoduridae), based on behavioural characters. *Herpetological Monographs* 12: 1-37.
- HERREL A.; J. J. MEYERS & B. VANHOYDONCK. 2001. Correlations between habitat use and body shape in phrynosomatid lizards (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 305-314.
- HERREL A.; J. J. MEYERS & B. VANHOYDONCK. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 149-163.
- HILDEBRAND M. 1992. Anatomía y embriología de los vertebrados. Ed. Limusa, Grupo Noriega Editores, D. F., México. 849 pp.
- HUEY R. B. & P. E. HERTZ. 1982. Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard [*Stellio (Agama) Stellio*]. *Journal of Experimental Biology* 97: 401-409.
- HUEY R. B. & E. R. PIANKA. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62 (4): 991-999.
- IRSCHICK D. J. & B. C. JAYNE. 1998. Effects of incline on speed, acceleration, body posture and hindlimb kinematics in two species of lizard *Callisaurus draconoides* and *Uma scoparia*. *Journal of Experimental Biology* 201: 273-287.
- JAYNE B. C. & R. V. ELLIS. 1998. How inclines affect the escape behaviour of a dune-dwelling lizard, *Uma scoparia*. *Animal Behaviour* 55: 1115-1130.
- KARDONG K. V., PH. D. 2001. Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. Segunda edición. Mc Graw-Hill/Interamericana de España, Madrid, España. 732 pp.
- LAURENT R. F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1: 15-18.
- LAURENT R. F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 1 (6): 1-38.
- LIN Z. H. & X. JI. 2005. Partial tail loss has no severe effects on energy stores and locomotor performance in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Comparative Physiology B*.
- LOBO F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropicoduridae). *Herpetological Journal* 11: 137-150.
- LOBO F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo *chiliensis* (Iguania: Liolaemidae: *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoológica Lilloana* 49 (1-2): 67-89.
- MARTIN J. & R. A. AVERY. 1998. Effects

- of tail loss on the movements patterns of the lizard, *Psammotromus algirus*. *Functional Ecology* 12 (5): 794- 802.
- MARTINS E. P.; A. LABRA; M. HALLOY & J. TOLMAN THOMPSON. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- MARTORI R. 2005. Reproducción y reclutamiento en una población de *Liolaemus koslowskyi*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas Físico Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Río Cuarto. 126 pp.
- MARTORI R.; L. AUN & S. ORLANDINI. 2002. Relaciones térmicas temporales en una población de *Liolaemus koslowskyi*. *Cuadernos de Herpetología* 16 (1): 33-45.
- MILES D. B. 1994. Covariation between morphology and locomotory performance in sceloporine lizard: 207-235. *En*: Vitt L. J. & E. R. Pianka (ed.), *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. Princeton University press, New Jersey, USA. 403 pp.
- MORANDO M.; L. J. AVILA; J. BAKER & J. K. W. SITES, JR. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): evidence for introgression and incomplete lineage sorting. *Evolution* 58 (4): 842-861.
- PIANKA E. R. & VITT L. J. 2003. Lizards: windows to the evolution of diversity. University of California Press, California, USA. 333 pp.
- POUGH H. F.; R. M. ANDREWS; J. E. CADLE; M. L. CRUMP; A. H. SAVITZKY & K. D. WELLS. 1998. *Herpetology*. Prentice-Hall, Inc. 577 pp.
- PUNZO F. 1982. Tail autotomy and running speed in the lizards *Cophosaurus texanus* and *Uma notata*. *Journal of Herpetology* 16 (3): 329-331.
- RUSSELL A. P. & V. BELS. 2001. Biomechanics and kinematics of limb-based locomotion in lizards: review, synthesis and prospectus. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 131: 89-112.
- SALVADOR A.; J. MARTIN; P. LOPEZ & J. P. VEIGA. 1995. Long-term effect of tail loss on home-range size and access to females in male lizards (*Psammotromus algirus*). *Copeia* 1996 (1): 208-209.
- SIEGEL S. 1991. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. 345 pp.
- SINERVO B. & J. B. LOSOS. 1991. Walking the tight rope: arboreal sprint performance among *Sceloporus occidentalis* lizard populations. *Ecology* 724 (4): 1225-1253.
- VAN DAMME R.; P. AERTS & B. VANHOYDONK. 1997. No trade-off between sprinting and climbing in two populations of the *Podarcis hispanica* (Reptilia: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 493-503.
- VANHOYDONCK B. & R. VAN DAMME. 2001. Evolutionary trade-offs in locomotor capacities in lacertid lizard: are splendid sprinters clumsy climbers? *Journal of Evolutionary Biology* 14: 46-54.
- VANHOYDONCK B.; R. VAN DAMME & P. AERTS. 2000. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. *Functional Ecology* 14: 358-368.
- VEGA L. 1999. Ecología de saurios arenícolas de las dunas costeras bonaerenses. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata. 102 pp.
- VITT L. J. 1981. Tail autotomy and regeneration in the tropical skink, *Mabuya heathi*. *Journal of Herpetology* 15 (4): 454-457.
- VITT L. J.; J. D. CONGDON & N. A. DICKSON. 1977. Adaptative strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* 58: 326-337.

- ZANI P. A. 1996. Patterns of caudal-autotomy evolution in lizards. *Journal of Zoology, London* 240: 201-220.
- ZAR J. H. 1984. Biostatistical analysis. Second edition. Prentice-Hall, Eglewood Cliffs, New Jersey, USA. 718 pp.