
REPRODUCCIÓN Y VARIACIÓN DE GRUPOS DE TAMAÑO EN UNA POBLACIÓN DE *LIOLAEMUS KOSLOWSKYI* (SQUAMATA: LIOLAEMINI)

RICARDO MARTORI & LILIANA AUN

Universidad Nacional de Río Cuarto Agencia postal 3, (5800) Río Cuarto, Córdoba. Argentina.
rmartori@exa.unrc.edu.ar, laun@exa.unrc.edu.ar

R E S U M E N. — El patrón reproductivo, la tasa de crecimiento y la supervivencia son las principales características de la historia de vida de los organismos, el tamaño o edad en que un individuo adquiere su madurez sexual, el tamaño de la puesta y la fenología reproductiva inciden sobre el reclutamiento y por lo tanto sobre la estabilidad poblacional.

Se seleccionaron diferentes ambientes representativos del área de estudio, unas para realizar la extracción de las muestras reproductivas y otras para la observación de la dinámica poblacional. Se obtuvieron 12 muestras reproductivas desde el mes de octubre de 1998 al mes de febrero de 2000, durante ese período se estudiaron 413 hembras, $\bar{x} = 55,48$; (35-65), $ds = 4,08$ y 472 machos, $\bar{x} = 57,75$; (42-69), $ds = 4,66$.

La proporción de sexos fue similar, el macho reproductivo más pequeño midió 46 mm, la hembra con folículos yemados más pequeña midió 47 mm, se pudo registrar la presencia de los folículos yemados desde octubre a enero, los huevos en oviducto desde noviembre a febrero, no hay evidencia de más de una postura por temporada.

La fecundación se produce durante noviembre, coincidiendo con los valores máximos de los volúmenes testiculares, se observó una correlación negativa entre la actividad reproductiva y el ciclo de cuerpos grasos en ambos sexos, los huevos fueron puestos a partir de diciembre y los primeros neonatos se observaron a partir de enero.

Se apreció una leve correlación negativa entre la tasa de crecimiento individual y el tamaño del lagarto,

Durante el período de estudio se realizaron 2199 avistajes y se estimó la proporción de cada grupo de tamaño para cada mes, se destacó el mes de enero por la presencia de 15% de individuos recién nacidos, la mayor tasa de actividad en la parcela correspondió a enero, febrero y marzo de 1999, disminuyendo en el otoño y registrando una suspensión de actividad en junio y julio, se observó una menor tasa de actividad en el segundo verano.

A B S T R A C T. — The reproductive pattern, the rate of growth and the survival are the main characteristics of the life history of organisms, the size or age in that an individual acquires his sexual maturity, the size of the maturity and the reproductive fenology affect the recruitment and therefore the stability of the populational size.

Different representative sites of the study area were selected, to carry out the extraction of the reproductive samples and for the observation of the populational dynamics, 12 samples were obtained from October 1998 to February 2000, during that period 413 females were studied, $\bar{x} = 55.48$; (35-65) $ds = 4.08$ and 472 males, $\bar{x} = 57.75$; (42-69) $ds = 4.66$.

The proportion of sexes was similar, the smallest reproductive male measured 46 mm, the smallest female with vitelogenic follicles measured 47 mm.

The presence of vitelogenic follicles was observed from October to January, eggs in oviduct from November to February, there were no evidence of more than one clutch per season, and fecundation takes place during the month of November, coinciding the maximum values of the testicular volumes.

Negative correlation between the reproductive activity and the cycle of fat bodies was observed in both sexes, the eggs are laid from December and the first hatchlings are observed in January.

There was a negative correlation between the rate of individual growth and the size of the lizard.

During the period of study 2199 lizards were observed and the proportion of each size group was calculated for every month, in January 15% of recently born individuals were observed in the site, the highest activity rate in the site corresponded to January, February and March of 1999, diminishing in autumn and no activity was registered in June and July. The second season presented less activity than the first one.

INTRODUCCIÓN

El patrón reproductivo, la tasa de crecimiento y la supervivencia son las principales características de la historia de vida de los organismos (Stearns, 1992). El tamaño o edad en que un individuo adquiere su madurez sexual, el tamaño de la puesta y la fenología reproductiva inciden sobre el reclutamiento y por tanto sobre la estabilidad del tamaño poblacional (Dunham *et al.*, 1988).

El reclutamiento de nuevos individuos es un evento clave para el mantenimiento de las poblaciones y su dispersión, también es un indicador fundamental para evaluar el estado de conservación de las mismas, principalmente en especies de vida relativamente corta que requieren una alta tasa de renovación poblacional.

Tradicionalmente, se ha utilizado el potencial reproductivo (Tinkle, 1969), como indicador de la capacidad de renovación poblacional. Aunque esta información provee ciertas evidencias y es relativamente sencilla de obtener, no está necesariamente correlacionada con el éxito de la reposición de individuos en la población.

El reclutamiento, definido como la proporción de nuevos individuos que ingresan a la población y alcanzan la madurez sexual, puede ser analizado desde tres perspectivas que están fuertemente interrelacionadas entre sí: a) las estrategias y eventos reproductivos, b) la tasa de crecimiento y c) la variación de las frecuencias de grupos etarios. Al integrar todos estos aspectos se obtiene

un estimativo confiable del potencial de reposición de la población.

Por medio de la comprensión de estos aspectos se puede tener una visión global del funcionamiento de una población y es complementaria a la interpretación de las estrategias de uso de recursos.

La tasa de crecimiento y su consecuencia inmediata, la variación de la frecuencia de tamaño de los individuos de una población (grupos etarios), además de la proporción de nuevos individuos que ingresan a la misma y la tasa de mortalidad estimada para cada grupo tamaño, dan una idea de cómo el esfuerzo reproductivo se refleja en el crecimiento poblacional.

Los objetivos del presente trabajo fueron: 1) Describir los patrones reproductivos, determinando la secuencia cronológica de eventos (ovulación, fecundación, oviposición, nacimientos) durante la temporada de actividad.

2) Evaluar la frecuencia de posturas, tamaño de la camada y el ciclo gonadal cuantitativo para cada sexo.

3) Registrar la frecuencia de sexos y grupos de tamaño durante el transcurso del año y determinar el tamaño y edad reproductiva mínima de cada sexo.

4) Analizar el ciclo de cuerpos grasos, volumen gástrico e hígados en ambos sexos como estimador de la economía energética.

5) Evaluar la variación estacional del crecimiento individual, expresado como tasa de crecimiento diario.

6) Ponderar la actividad mensual relativa de la población de *L. koslowskyi* en la parcela estudiada.

MATERIALES Y MÉTODOS

El clado *Liolaemini* se distribuye principalmente en Argentina y Chile con tres géneros, *Liolaemus*, con más de 200 especies, *Ctenoblepharys* y *Phymaturus*.

Liolaemus koslowskyi fue descrito en 1993 al dividir *Liolaemus darwinii* en varias especies estrechamente relacionadas, que se distribuyen en un gradiente norte-sur en los valles de las Sierras Pampeanas desde Salta hasta el norte de la Patagonia (Etheridge, 1993, 1995). Más tarde, Morando *et al.* (2004) definen un “*Liolaemus darwinii* complex” que incluye a poblaciones de la especie nominal *L. darwinii*, y varias especies estrechamente relacionadas que incluye a *L. koslowskyi*, *L. chacoensis*, *L. quilmes*, *L. olongasta* entre otros. Otro clado cercanamente relacionado con éstos está constituido por *L. wiegmanni*, *L. scapularis*, *L. multimaculatus* y *L. lutzae*, entre otros, de las especies mencionadas se dispone de información reproductiva.

Liolaemus koslowskyi se distribuye en el noroeste de Argentina, desde el centro sur de Catamarca hasta el centro norte de La Rioja (Etheridge, 1993), presenta poblaciones muy densas que permiten realizar estudios demográficos.

Lugar de estudio.— En la Argentina hay tres biomas de desierto, Patagonia, la Puna y el Monte, este último se diferencia de los otros dos desiertos, por ser cálido y que las precipitaciones son escasas y se concentran en la estación cálida del año. Latitudinalmente es muy extenso y altitudinalmente se extiende de los 2800 m de altura hasta el nivel del mar. El sitio de estudio, es un ambiente característico del Monte, se presenta como una planicie suavemente ondulada interrumpida frecuentemente por cauces temporarios y se encuentra a 5 km de la localidad de Anillaco, La Rioja (28°49' S, 66°57' W).

La vegetación dominante está com-

puesta por *Larrea cuneifolia*, *Bulnesia retama* y *Cassia aphylla* y en las depresiones del terreno se observan bosques de *Prosopis flexuosa*. La altura media del lugar es de 1200 m s.n.m. y las precipitaciones de 200 mm anuales.

Métodos.— El protocolo de campaña se desarrolló en algunas parcelas seleccionadas en diferentes ambientes representativos del área de estudio, se seleccionaron parcelas de estructura y tamaño apropiada para ser recorridos eficientemente en un período de trabajo, y de características similares para realizar la extracción de las muestras reproductivas y para la observación de la dinámica poblacional, tratando de que fueran suficientemente cercanas pero independientes.

Metodología para la obtención de datos poblacionales.— Para la obtención de datos de crecimiento, grupos de tamaño y actividad se seleccionó una parcela que medía 700 m de largo por 50 m de ancho que se recorrió todos los meses durante tres días sucesivos cuando el clima lo permitía, siguiendo un itinerario establecido de 1400 m de largo, desde diciembre de 1998 hasta febrero de 2000. En una planilla diaria se registró la hora de captura de cada lagarto, se determinó el sexo y se midió el tamaño corporal desde el canto de la escama rostral al borde de la cloaca (LCC) de cada individuo con una regla milimetrada con precisión de 1 mm, luego se le pintaba en la cabeza, un punto con pintura blanca para su reconocimiento posterior y se lo marcaba permanentemente por amputación de dígitos y luego se lo liberaba.

Cuando los tamaños de las muestras lo permitieron se hicieron estimaciones de densidad para la parcela mediante el índice de Lincoln Peterson.

Los sexos se distinguen por caracteres exomorfológicos como las manchas femorales, diseño dorsal y poros poscloacales presentes solamente en los machos.

Se analizaron los datos de la parcela en forma independiente:

A) Para obtener información de crecimiento individual entre capturas, se calculó el incremento de tamaño corporal entre capturas y se dividió el resultado por los días transcurridos entre las dos capturas para cada individuo previamente identificado por un código numérico. No se consideraron las capturas mayores de 60 días, porque a periodos extensos la variación de las medidas invalida las medias. Para analizar la tasa de crecimiento individual en relación con los tamaños corporales y los meses se dividió la muestra en dos categorías, pos reproductivo, adultos mayores a 47 mm y pre reproductivos, estos últimos en dos sub grupos, los infantiles de 22 a 35 mm y los juveniles de 36 a 46 mm. Por no ser normales los datos se aplicó un test no paramétrico.

B) Para obtener un estimativo de actividad mensual se registraron la cantidad de lagartos avistados, independientemente de que hubieran sido capturados o no, luego se planteó como hipótesis nula el valor de la media de todas las muestras agrupadas y se calcularon las desviaciones de la media de cada mes de la misma.

C) Para determinar las frecuencias de cada grupo de tamaño se consideraron los siguientes grupos para los individuos capturados y medidos: se definió para cada sexo dos categorías de adultos, los de > 60 mm, y entre 51 y 60 mm; dos categorías de juveniles (entre 50 y 41 mm y entre 40 y 31 mm) y los infantiles (< 30 mm).

Para los avistados, independientemente que hayan sido capturados o no se les asignó una categoría de tamaño, para cada sexo se estimaron dos categorías de adultos, que pueden ser fácilmente diferenciados a campo (A1 y A2), dos categorías de juveniles (J1 y J2) y una de infantiles (I).

Luego se compararon las frecuencias de grupos de tamaño obtenidas por ambos métodos para evaluar la exactitud

del método de avistaje, mediante una prueba de X^2 , considerando los medidos como frecuencia esperada y los avistados como frecuencia observada. También se analizó la similitud entre los resultados obtenidos por ambos métodos utilizando el índice de Morisita.

Es importante diferenciar los subgrupos de juveniles y adultos porque cada uno de ellos se comporta de forma particular en la secuencia temporal de los eventos reproductivos y su identificación es fundamental para interpretar la actividad de cada cohorte.

D) Para calcular la proporción de individuos según sexo, se planteó la hipótesis nula que esta debería ser 50:50. Se registró la proporción de machos para cada mes, se calculó la diferencia entre el valor esperado y el observado, y luego se ponderaron dichas diferencias mediante la prueba de X^2 .

Metodología para muestras reproductivas.— Para obtener las muestras reproductivas se escogió un segmento de 8 km de largo atravesado por la ruta que une Anillaco con Aimogasta. Esta parcela se subdividió en sectores de 300 m, que fueron elegidos al azar, antes de realizar la muestra reproductiva; nunca se colectó dos veces en el mismo sector.

Se extrajeron no menos de 25 individuos de cada sexo durante el período, en los meses de marzo a octubre casi no hay actividad de adultos, solo los juveniles están activos, por esa razón durante estos meses las muestras fueron pequeñas, solo colectando algunos ejemplares sub adultos con el propósito de detectar el comienzo de la vitelogénesis o el incremento del volumen testicular.

La colecta se realizó a mano utilizando una horqueta y se eligieron individuos de tamaño reproductivo, en los meses que abundaban los individuos juveniles se colectaron algunos ejemplares con la finalidad de evaluar el tamaño reproductivo mínimo.

Todos los lagartos para las muestras reproductivas fueron sacrificados inme-

diatamente, inyectados con formol al 15%, luego de 24 horas lavados cuidadosamente, etiquetados individualmente y conservados en alcohol etílico al 70%.

Luego de medir y disecar los lagartos se extrajeron las gónadas, cuerpos grasos, hígados y estómagos. En los machos se extrajeron los testículos, se midió el largo y ancho de cada testículo izquierdo con un calibre con la precisión de 0,01 mm. En las hembras los folículos vitelogénicos y huevos en oviducto fueron medidos con un calibre con precisión de 0,01 mm y se registró la condición del oviducto.

Para el cálculo de volúmenes de huevos y testículos a partir de los valores lineales se utilizó la fórmula del esferoide: $V = 4/3 \pi (1/2L) * (1/2A)^2$ donde L es el largo y A el ancho. Los cuerpos grasos, contenido estomacal e hígados fueron pesados en una balanza analítica con una precisión de 0,001 g. Para determinar el producto reproductivo de las hembras se consideraron simultáneamente los volúmenes de huevos y folículos.

El tamaño de la postura se determinó contando folículos vitelogénicos y huevos en oviducto, la existencia de más de una postura se determinó por la presencia simultánea de huevos en oviducto y folículos vitelogénicos y/o oviductos ensanchados.

En general se siguieron procedimientos ampliamente utilizados en este tipo de trabajos (Dunham, 1981, 1982; Vitt, 1982, 1983; Duarte Rocha, 1992; Vitt y Breitenbach, 1993) y los lineamientos básicos adaptados para *Liolaemus* (Martori y Aun, 1997; Martori *et al.*, 1998 a y b). Esta metodología es recomendable porque permite comparar estos resultados con otros trabajos similares.

Se usaron los estadísticos de dispersión (media, moda, desvío, rango). Para realizar comparaciones entre muestras y entre sexos, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) cuando las muestras cumplieran con los supuestos de normalidad y homogeneidad, en caso contrario se aplicaron pruebas no paramétricas.

Se utilizó análisis de regresión para evaluar las variables reproductivas en función del tamaño individual (Sokal y Rolf, 1979; Siegel, 1980; Steel y Torrie, 1985).

Cuando se demostró la influencia del tamaño corporal sobre los volúmenes de testículos o huevos y el peso de cuerpos grasos, estómagos o hígados se usó análisis de residuales (Ramírez Bautista y Vitt, 1997; Ramírez Bautista *et al.*, 1998), para independizar el volumen de órganos de los tamaños corporales de los ejemplares estudiados.

Cuando se describen los ciclos de órganos, Ramírez Bautista y Vitt (1997) recomiendan usar los residuales de la regresión de los volúmenes de los órganos transformados logarítmicamente, contra los logaritmos de los tamaños corporales de los lagartos (King, 2000). Esto es recomendable si existe una correlación entre el peso corporal y el peso de los órganos que es independiente de la variación cíclica del peso o volumen de los órganos.

Posteriormente se realizó análisis de la varianza de los residuales utilizando los meses como factor.

RESULTADOS

Tamaño corporal de machos y hembras.— Se calculó la variación mensual del tamaño corporal de la muestra reproductiva, esta no refleja la distribución de tamaño de la población porque los ejemplares juveniles no fueron colectados.

Durante ese período se colectaron 419 ♀, $\bar{X} = 55,48$; (35-65), $ds = 4,08$ y 472 ♂, $\bar{X} = 57,75$; (42-69), $ds = 4,66$.

Las medias mensuales del tamaño corporal de los machos adultos fueron significativamente superiores a las hembras adultas: $F_{(1,885)} = 53,48$; $p < 0,001$.

Proporción de sexos.— Sobre un total de 1282 individuos capturados y liberados en la transecta, la cantidad de hem-

bras examinadas fue levemente superior a los machos, desviándose levemente de una proporción 50/50, 664 ♀ y 618 ♂, la razón posible de éstos es que los machos son más conspicuos que las hembras, y por ello más fáciles de coleccionar. La proporción entre los sexos considerando todo el periodo estudiado no fue significativamente diferente ($X^2 = 18,24$; $p < 0,1$).

En diciembre, enero, febrero y octubre los machos superaron a las hembras, en mayo y septiembre las hembras fueron más abundantes, el resto de los meses las proporciones fueron similares (50/50).

Tamaño reproductivo mínimo.— De la totalidad de individuos analizados, el macho reproductivo más pequeño medía 46 mm de (LCC) la hembra con folículos vitelogénicos más pequeña midió 47 mm.

Análisis cualitativo de la actividad reproductiva de las hembras.— Se observó la presencia de los folículos vitelogénicos desde octubre a enero, huevos en oviducto desde noviembre a febrero, duran-

te la temporada 1998-1999 y una situación similar para la temporada 1999-2000 (Tabla 1).

En diciembre 1998 el 47% de la muestra presentaba folículos yemados y en enero de 1999 el 59,5% de la muestra presentaban huevos oviductales, en febrero de 1999 la mayoría de la población, el 63,9% ya estaba reproductivamente inactiva.

La fecundación se produjo durante el mes de noviembre cuando pasan los óvulos vitelogénicos al oviducto, coincidiendo los valores máximos de los volúmenes testiculares y la aparición de los primeros huevos en oviducto. La oviposición comienza a principios de diciembre (oviductos distendidos) y las eclosiones a partir de los primeros días de enero (aparición de infantiles).

Relación entre el tamaño corporal y el esfuerzo reproductivo en hembras.— La regresión entre el tamaño corporal de las hembras adultas ($n = 195$) y la cantidad de folículos maduros o huevos en oviducto presentes ($r^2 = 0,10$; $b = 0,32$; $p < 0,01$). La pendiente fue positiva y significativa indicando una tendencia en

Fecha	n	No reproductivos		Folículos yem.		Huevos en ovi.		Ovi. ensanchado	
		Num.	%	Num.	%	Num.	%	Num.	%
Oct 98	20	14	70	6	30	0	0	0	0
Nov 98	46	19	41,3	15	32,6	12	26	0	0
Dic 98	51	9	17,6	24	47	14	27,4	1	2
Ene 99	42	6	14,3	11	26,1	25	59,5	0	0
Feb 99	83	53	63,9	1	1,2	8	9,6	21	25
Mar 99	36	36	100	0	0	0	0	0	0
Abr 99	8	8	100	0	0	0	0	0	0
May 99	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Jun 99	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Jul 99	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ago 99	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sep 99	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oct 99	8	1	12,5	7	87,5	0	0	0	0
Nov 99	30	8	26,7	17	56,7	5	16,7	0	0
Dic 99	28	3	10,7	13	49,4	10	35,7	2	7,1
Ene 00	42	10	23,8	15	35,7	17	40,5	6	14,3
Feb 00	15	15	100	0	0	0	0	0	0

Tabla 1. Eventos reproductivos cualitativos de *Liolaemus koslowskyi*, para cada categoría: (no reproductivos, folículos yemados, huevos en oviducto y oviducto ensanchado) la primera columna indica en número de individuos de cada categoría y la segunda el porcentaje.

individuos de mayor tamaño tengan posturas más grandes.

La dispersión de los valores obtenidos es amplia, las puestas variaron de uno a diez huevos, $\bar{x} = 5,57$; $sd = 1,35$; moda = 5 y los folículos vitelogénicos variaron de dos a diez, $\bar{x} = 5,87$; $ds = 1,65$; moda = 6.

Análisis cuantitativo del producto reproductivo y cuerpos grasos en hembras.— El análisis cuantitativo de los productos reproductivos considerando los volúmenes de los folículos vitelogénicos y los huevos oviductales en forma conjunta como estimativo de la inversión energética puntual de cada hembra, aunque la inversión real que hizo cada hembra al momento de oviponer fue mayor.

Además, antes de analizar la distribución mensual de estos productos se realizó un análisis de regresión entre la variable independiente Ln del tamaño corporal (LCC) y las variables dependientes producto reproductivo ($F_{\text{olículos}} + H_{\text{uevos}}$) y peso de cuerpos grasos (CG_{rasos}) para determinar si los volúmenes de los

productos reproductivos y el peso de los cuerpos grasos estaban influidos por el tamaño corporal.

Los resultados obtenidos fueron: Ln LCC / Ln CG_{rasos} , $b = 0,18$ $r^2 = 0,03$; $p < 0,001$ y Ln LCC / Ln $F_{\text{olículos}} + H_{\text{uevos}}$, $b = 0,15$; $r^2 = 0,022$; $p < 0,001$.

Como los b de la regresión fueron positivos fue necesario calcular los residuales de la regresión para eliminar el efecto de los tamaños corporales sobre el volumen de los productos reproductivos y el peso de los cuerpos grasos.

El mayor valor de volumen folicular se observó en el mes de enero durante la temporada 98-99 (Figura 1). El incremento folicular comenzó en octubre y se extendió hasta febrero con actividad muy reducida, en marzo y abril no se observaron folículos vitelogénicos. De mayo a agosto no se registró actividad en el sitio de estudio, y en septiembre solo estaban presentes los juveniles que no habían alcanzado la madurez sexual y unos pocos machos adultos.

Las estimaciones del peso de los cuerpos grasos fue inverso a la actividad

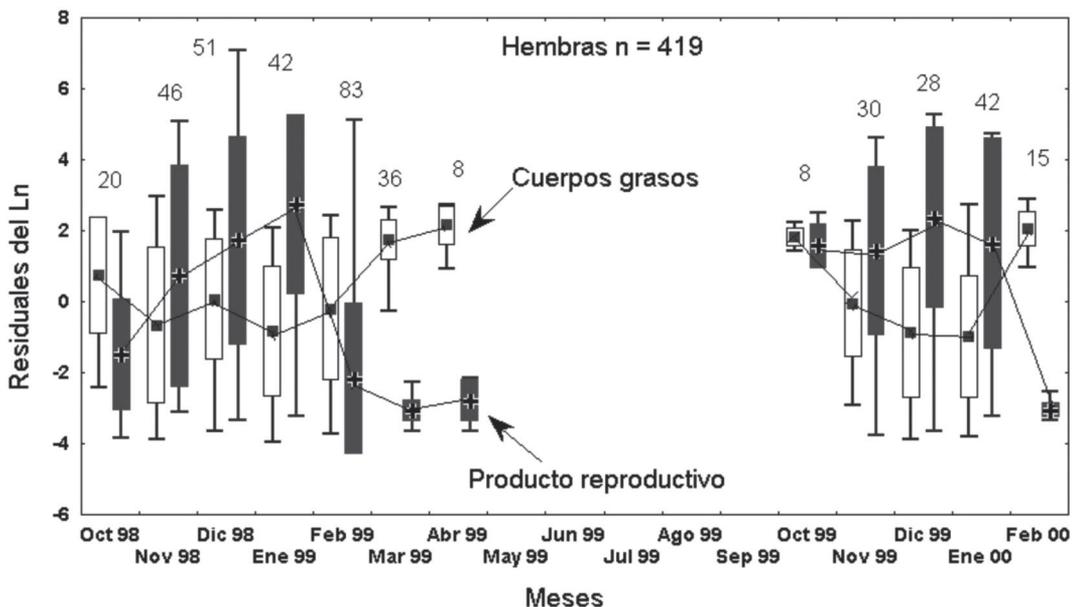


Figura 1. Actividad reproductiva de hembras de *Liolaemus koslowskyi*, los rectángulos blancos representan las desviaciones típicas de los cuerpos grasos, los rectángulos negros la suma de los volúmenes de los huevos en oviducto mas folículos maduros, los puntos representan los valores medios, las líneas verticales los rangos.

reproductiva, presentando máximo valor al comienzo de cada periodo de actividad reproductiva y mínimos cuando la reproducción está en su apogeo (Figura 1 y 2).

Se realizó una ANOVA tomando los meses como factor y los residuales de los productos reproductivos y el peso de cuerpos grasos como variables obteniendo el siguiente resultado: ($F_{\text{olículos}} + H_{\text{uevos}}$) $F_{(11;401)} = 28,97$; $p < 0,001$; (CG_{rasos}) $F_{(11;401)} = 11,09$; $p < 0,001$; indicando diferencias significativas entre meses. Un test *a posteriori* (Scheffe) indicó que para la actividad reproductiva los meses de octubre y febrero 98, marzo y abril 99 y febrero de 2000 fueron significativamente menores en comparación con el resto de los meses analizados. En el caso del peso de los cuerpos grasos, octubre y diciembre de 1998, marzo y abril y octubre de 1999 y febrero de 2000 fueron significativamente mayores al resto de los meses.

7) *Análisis cuantitativo del volumen testicular y cuerpos grasos.*— Se estudió una muestra de 472 σ (Figura 2), para este análisis se aplicó la misma metodología

que fuera utilizada para las hembras.

Se calculó la regresión considerando el Ln del tamaño corporal como la variable independiente y los volúmenes testiculares (VT) y el peso de cuerpos grasos como las variables dependientes, los resultados fueron los siguientes: $\text{Ln LCC} / \text{LnVT}_{\text{testicular}}$, $b = 0,23$; $r^2 = 0,05$; $p < 0,001$ y $\text{LnLCC} / \text{LnCG}_{\text{rasos}}$, $b = 0,26$; $r^2 = 0,06$; $p < 0,001$; como se comprobó la influencia del tamaño corporal sobre el volumen y peso de los órganos considerados se procedió a calcular los residuales.

De octubre a diciembre en ambos períodos se hallaron los valores máximos de volumen testicular, indicando que durante este período se realiza la fecundación. Luego estos valores decrecen hasta presentar su expresión mínima en febrero de ambos años, comenzando la recrudescencia testicular a partir de marzo.

En octubre de ambos períodos estudiados los machos presentan una moderada reducción de cuerpos grasos, en las hembras se notó esto un mes más tarde. Los cuerpos grasos alcanzaron su mínima expresión en noviembre des-

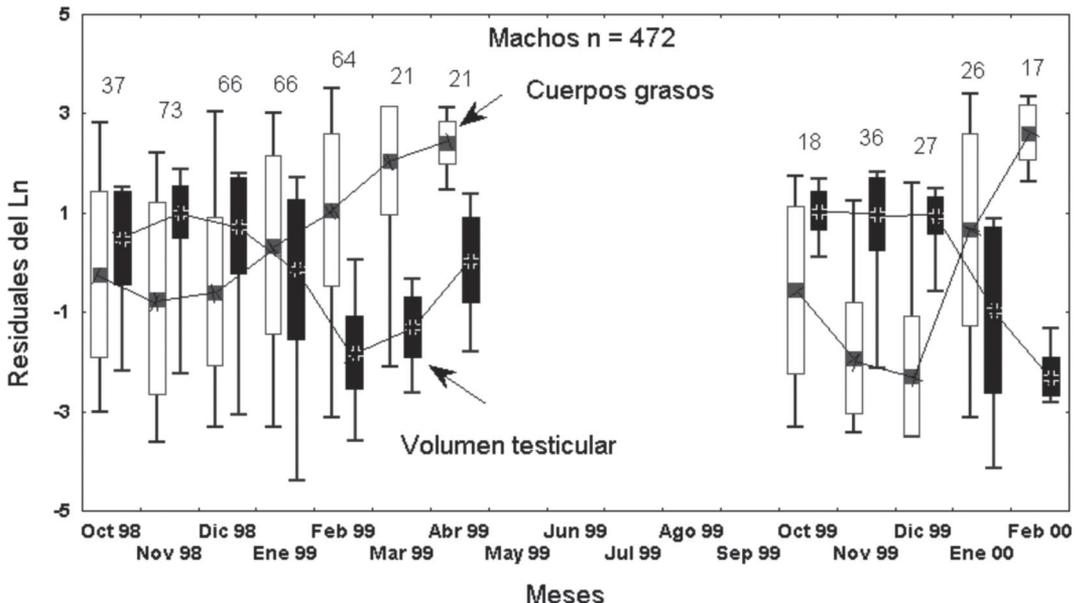


Figura 2. Actividad reproductiva de machos de *Liolaemus koslowskyi*, las mismas convenciones del gráfico anterior.

pués de la fecundación y comenzaron el incremento de su peso para alcanzar los valores máximos en el otoño.

Se realizó una ANOVA considerando a los meses como factor y los residuales del volumen testicular y del peso de cuerpos grasos como variables dependientes, el resultado obtenido fue el siguiente: $VT_{\text{testicular}} F_{(11;472)} = 55,75; p < 0,001$ y $CG_{\text{rasos}} F_{(11;472)} = 26,74; p < 0,001$.

Se realizó un análisis *a posteriori* y este indicó que para el peso de los cuerpos grasos los meses de febrero, marzo y abril de 1999 y febrero del 2000 fueron significativamente mayores al resto de los meses. El volumen testicular en octubre y noviembre y diciembre de ambos años, fue significativamente mayor comparado con el resto de los meses.

Variación temporal del peso de cuerpos grasos, contenido gástrico e hígados entre sexos.— Las medias de cuerpos grasos para los individuos adultos de los dos períodos estudiados fue: $\sigma: \bar{X} = 68,18 \text{ mm}^3 ds = 104,18$ y $\varphi: \bar{X} = 87,06 \text{ mm}^3 ds = 108,78$. El análisis de la varianza tomando sexo como factor dio el siguiente resultado: $F_{(1;856)} = 17,73; p < 0,001$; indicando diferencias significativas entre las medias de los pesos de los cuerpos grasos para ambos sexos.

Se compararon los cuerpos grasos de ambos sexos con la finalidad de relacionar la variación del ciclo con las estrategias de inversión de estas reservas y aunque el tamaño de los machos era significativamente mayor que el tamaño de las hembras ($F_{(1;859)} = 53,48; p < 0,001$), los cuerpos grasos de los machos eran significativamente menores.

Cuando se elimina el efecto del tamaño corporal mediante el análisis de residuales, las diferencias entre sexos sigue siendo significativa, $F_{(1;856)} = 17,63; p < 0,001$.

Las medias de peso del hígado para las hembras fue: $\bar{X} = 143 \text{ mg}, ds = 65$ y para los machos $\bar{X} = 131 \text{ mg}, ds = 58$. No hubo diferencias significativas del

peso del hígado entre los meses ($F_{(11;401)} = 0,53; p = 0,88$), ni entre los sexos ($F_{(1;401)} = 0,97; p = 0,32$).

Las grasas que se utilizan en el desarrollo de los folículos se transportan desde los cuerpos grasos al hígado como glucógeno para ser transformado en vitelo (Tsiora y Kyriakopoulou, 2002).

Se analizó la relación entre la masa del contenido estomacal y el tamaño corporal a través de una regresión por sexo. La regresión resultó ser positiva y significativa tanto para machos como para hembras, en donde $r^2 = 0,026$ y $\beta = 0,16$ con un $p < 0,025$ para machos y $r^2 = 0,16$ y $\beta = 0,395$ con un $p < 0,001$ para las hembras, determinando que los individuos mayores consumen más alimento.

La media de los contenidos estomacales para los dos sexos fue: machos: $\bar{X} = 0,14\text{g}$ y hembras: $\bar{X} = 0,15 \text{ g}$.

Se compararon mensualmente los residuales de los contenidos estomacales para ambos sexos.

Se realizó un ANOVA para evaluar la diferencia de peso de contenido gástrico mensual entre sexos, obteniendo diferencias significativas: $\varphi: F_{(11; 198)} = 7,88; p < 0,001$; $\sigma: F_{(11; 182)} = 4,99; p < 0,001$.

Un test *a posteriori* indicó que en octubre, noviembre y enero el contenido de los machos fue superior al de las hembras y en diciembre los valores gástricos de las hembras fueron superiores a los de los machos, en los restantes meses de actividad, el peso del contenido gástrico fue similar en ambos sexos.

Crecimiento individual diario.— Entre la tasa de crecimiento individual y el tamaño del lagarto, se encontró una leve correlación negativa (Figura 3) pero la regresión entre estas variables no fue significativa a causa de la dispersión de los valores observados. $F_{(1,125)} = 0,042; p < 0,19$ b = -0,207.

Se determinó la dependencia entre

la tasa de crecimiento y el tamaño corporal. Para ello se calcularon los residuales de la regresión y se analizó esta variable mediante un test no paramétrico (Kruskal Wallis) utilizando como factor a los meses, y a tres categorías de tamaño.

Como se supone que la tasa de crecimiento está relacionada con la actividad reproductiva, se espera que los individuos de tamaño pre reproductivo (menores de 47 mm) tuvieran tasas de incremento mayores. El resultado del análisis de grupo con respecto a la tasa fue: $H_{(2;127)} = 8,14$; $p < 0,02$; siendo el grupo de tamaño de 36 a 47 mm el que tuvo la mayor tasa de crecimiento.

En el análisis temporal, considerando a los meses como factor y la tasa de crecimiento como variable dio por resultado $H_{(9;127)} = 16,48$; $p < 0,04$ siendo los meses de noviembre, diciembre y enero los que presentaron mayor tasa de incremento de tamaño.

Esta tendencia se puede observar (Figura 3) en la curva de ajuste a cuadrados mínimos de forma acampanada

donde se pueden identificar los tres grupos de talla.

Estimación de actividad.— Se estimó la actividad media mensual de *L. koslowskyi* (Figura 4), la mayor actividad correspondió a enero, febrero y marzo de 1999, disminuyendo en el otoño y registrando una suspensión de actividad en junio y julio. El segundo verano presenta menor actividad que el primero. Las diferencias significativas que se aprecian entre ambos años se pueden deber en parte al disturbio hecho por los investigadores durante los recorridos y las capturas para medir y marcar los lagartos.

En cuatro meses se pudieron hacer estimaciones de densidad para la parcela mediante el índice de Lincoln Peterson. Los resultados fueron: 208 individuos para noviembre 1999, 341 para diciembre del mismo año, 242 para enero de 2000 y 160 para febrero del mismo año.

Grupos de tamaño.— Durante el período de estudio se evaluó la proporción de

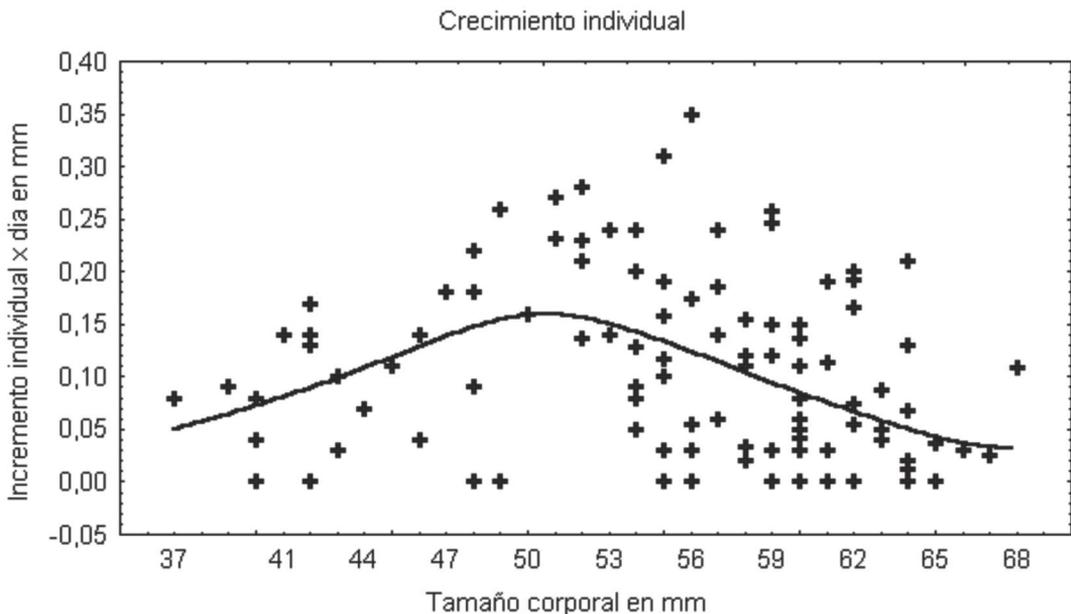


Figura 3. Tasa de crecimiento diario de *Liolaemus koslowskyi*, en el eje y el incremento diario en mm, en el eje x el tamaño corporal en mm. Un ajuste de cuadrados mínimos resume la tendencia de crecimiento según el tamaño corporal.

cada grupo de tamaño (individuos medidos) en cada mes (Tabla 2). Se destacó el mes de enero por la aparición de individuos recién nacidos, la proporción de estos alcanzó casi al 15% de la población activa y se pudieron distinguir en la población dos cohortes durante enero, febrero y marzo, los nacidos durante esa temporada y los de la temporada anterior, confundiendo en tamaño las cohortes a partir de abril.

Se apreció el incremento de talla gradual de juveniles y la disminución de la actividad de los adultos en el otoño. Cuando comenzó la actividad en agosto los grupos de talla de 30 a 50 mm fueron los dominantes (48,19%), continuando esta situación durante el principio de la primavera (55,36%) (Tabla 2).

A fines de primavera los adultos reanudaron su actividad y los juveniles que completaron su desarrollo alcanzaron la talla de adultos, esta situación se dedujo a partir de individuos marcados

durante la temporada anterior y recapturados a principio del verano.

La comparación de los resultados obtenidos para la distribución de grupos de talla, uno por captura y medida y otro por avistamiento y estimación (Tabla 2), es de interés especial, porque si los datos obtenidos por avistamiento son confiables brindarán información de obtención sencilla y bajo impacto ambiental para evaluar el estado de la estructura etaria de la población.

Los resultados obtenidos indicaron que por avistamiento hubo errores de asignación a grupos de talla en más del 10% en cuatro de los trece meses analizados, diciembre 1998 (10%) enero 1999 (20,3%) febrero 1999 (15%) mayo 1999 (45,3%). Además, el test de independencia (χ^2) detectó diferencias significativas mayores al 5% para los meses de marzo y septiembre de 1999, este resultado fue similar al obtenido mediante el índice de similitud (solapamiento) (Tabla 2).

Para obtener mayor eficiencia en la

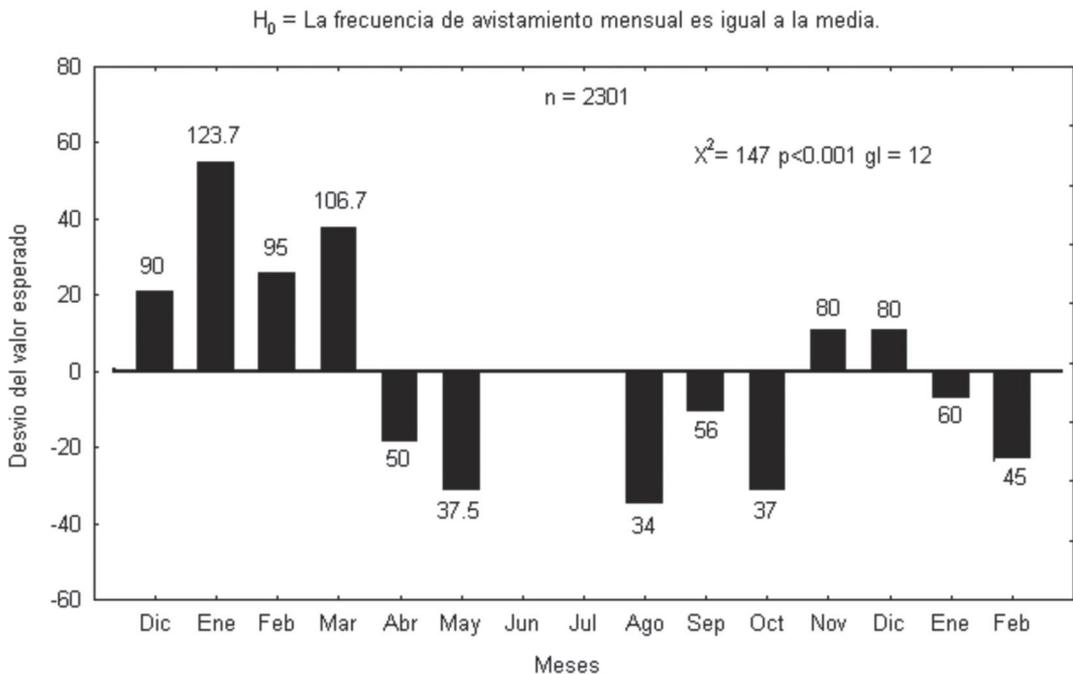


Figura 4. Valores medios de actividad de *Liolaemus koslowskyi* durante los dos periodos estudiados, el valor 0 representa la hipótesis nula, (todas las frecuencias mensuales son iguales a la media general). Cada columna representa la desviación del valor esperado, el número sobre cada columna la media mensual de avistamientos.

	AVISTADOS						Solapamiento	CAPTURADOS						p<0,05
Dic 98	0,00	0,00	1,58	30,00	67,37	188	0,9	0,00	0,00	4,29	51,43	44,29	70	<u>13,5</u>
Ene 99	12,95	5,28	0,00	23,50	58,03	416	0,797	15,22	4,35	0,00	51,09	29,35	276	<u>66,9</u>
Feb	1,69	25,42	0,00	19,21	53,11	176	0,85	2,46	23,77	0,82	42,62	30,33	122	<u>55,6</u>
Mar	4,83	22,41	24,14	2,76	45,86	290	0,906	8,43	21,91	20,79	18,54	30,34	178	<u>40,9</u>
Abr	11,97	21,83	45,07	2,82	18,31	142	0,974	8,79	20,88	37,36	9,89	23,08	91	6,93
May	3,75	51,25	41,25	0,00	2,50	79	0,547	0,00	3,51	52,63	38,60	3,51	56	<u>56,9</u>
Ago	0,00	57,58	18,18	12,12	9,09	32	0,903	0,00	38,89	33,33	5,56	16,67	17	3,5
Sep	0,00	38,07	38,07	2,84	20,45	175	0,946	0,00	24,10	48,19	9,64	16,87	82	<u>10,54</u>
Oct	0,00	23,75	56,25	8,75	10,00	79	0,973	0,00	12,50	55,36	12,50	17,86	55	4,24
Nov	0,00	0,68	38,51	30,41	29,73	147	0,996	0,00	1,08	34,41	33,33	30,11	92	0,64
Dic	0,00	0,00	14,47	53,19	31,49	233	0,993	0,00	0,00	8,04	56,25	33,93	110	3,38
Ene 00	15,04	0,00	0,00	45,13	38,05	111	0,998	13,25	0,00	0,00	44,58	40,96	82	0,3
Feb	15,79	20,00	15,79	25,26	23,16	95	0,965	19,40	28,36	8,96	20,90	22,39	67	3,21
Estimado	1%	J1%	J2%	A1%	A2%	n		%	%	%	%	%	n	X ²
Medido							mm	22-29	30-39	40-49	50-59	<60	n	

Tabla 2. Resumen de las frecuencias relativas de avistamiento y capturas para los cinco grupos de talla considerados de *Liolaemus koslowskyi*. La columna central en negrita registra los valores de solapamiento para cada método del índice de Morisita, la última columna registra los valores (X^2), obtenidos por la prueba de independencia, los valores subrayados son significativos a $p < 0,05$, indicando errores de estimación. La última fila indica la denominación de cohorte de cada grupo etario según si ha sido estimado (avistado) o medido (capturado).

estimación por avistamientos se agrupan las observaciones realizadas en tres categorías: infantiles, juveniles y adultos. De esa manera se pudo disminuir la tasa de error de asignación a los grupos de talla.

Al agrupar las categorías se disminuye significativamente el error, obteniendo solapamientos altos: 98,7% entre ambos grupos de infantiles, 98,9% para los juveniles y 97,9% para los adultos. Por lo tanto se puede recomendar el método de avistamiento si se utilizan categorías de talla apropiadas.

DISCUSIÓN

Los principales parámetros reproductivos que condicionan el reclutamiento de la población de Anillaco de *Liolaemus koslowskyi* pueden ser resumidos de la siguiente forma.

La recrudescencia testicular comienza en el otoño, inmediatamente después de concluido el ciclo reproductivo. *Liolaemus olongasta*, en San Juan, especie filogenéticamente cercana presenta un

comportamiento similar (Martori y Acosta 2001; Canovas *et al.*, 2006). En cambio *Liolaemus darwini*, también en San Juan, especie muy cercana a las mencionadas, no presenta incremento del volumen testicular en forma tan prematura (Blanco *et al.*, 2001).

La actividad reproductiva de las hembras comenzó en septiembre porque en octubre encontramos un 25% de las hembras con folículos vitelogénicos, algunos folículos tenían buen desarrollo indicando que la vitelogénesis había comenzado unas semanas antes pero la actividad de hembras adultas durante la muestra del mes de septiembre había sido muy escasa, de 37 hembras activas durante ese período solo el 8% tenían tamaño reproductivo. En cambio los machos adultos estaban algo más activos, de los 45 machos capturados en diciembre el 45% tenían el tamaño reproductivo mínimo.

El tamaño reproductivo mínimo para las hembras de *Liolaemus koslowskyi* fue de 47 mm, el de *L. darwini* de 44 mm y el tamaño mínimo de *L. olongasta* fue de 43 mm.

La postura media de *L. koslowskyi* fue de 5,57; la de *L. olongasta* de fue mucho menor, 3,20 y la de *L. darwinii* fue de 4,93 (Canovas *et al.*, 2006; Blanco *et al.*, 2001).

En *L. koslowskyi* los folículos vitelogénicos estuvieron presentes de octubre a enero, en el caso de *L. darwinii* estos estuvieron presentes de agosto a febrero (Blanco *et al.*, 2001). En el caso de *L. olongasta* el período de vitelogénesis fue mucho más corto, comenzando en octubre y concluyendo en diciembre (Martori y Acosta, 2001; Canovas *et al.*, 2006).

El período de huevos oviductales se extendió de noviembre a febrero; en *L. olongasta* la presencia de huevos se restringe a octubre y noviembre y hay evidencia de más de una postura (Canovas *et al.*, 2006). *Liolaemus koslowskyi*, en la localidad de Pomán, Catamarca en una altitud de 700 m s.n.m. se encontraron hembras con huevos y folículos en forma simultánea y el tamaño reproductivo mínimo para las hembras fue de 45 mm, poniendo el evidencia la plasticidad de esta especie (Aun y Martori, 1998).

En *L. darwinii*, en Caucete, a 700 m s.n.m. se encuentran huevos en oviducto desde octubre a febrero y es frecuente la segunda postura (Blanco *et al.*, 2001).

Liolaemus quilmes, otra especie filogenéticamente cercana fue estudiada por Ramírez Pinilla (1992) en dos localidades de distinta altitud, 1600 y 2700 m s.n.m. se detectaron diferencias reproductivas entre ellas, en la población más baja se encontraron hembras con huevos en oviducto a partir de enero y folículos maduros desde principio de la primavera, en la población más alta encontró huevos oviductales desde noviembre, del mismo modo que la actividad testicular de los machos comienza primero en la población de mayor altura, mostrando una tendencia de acortar el período reproductivo con el incremento de la altura.

En un ambiente más bajo (700 m s.n.m.) Cruz y Ramírez Pinilla (1996) trabajaron con *L. chacoensis*, especie también relacionada con las especies antes mencionadas y describieron un ciclo reproductivo bastante extenso, los machos tienen actividad testicular de septiembre a febrero y las hembras presentan huevos en oviducto a partir de octubre y folículos maduros hasta enero.

L. koslowskyi que habita un ambiente de altura intermedia (1200 m s.n.m.) presenta también un ciclo extendido, pero solo una postura.

Cuando se compara la secuencia reproductiva temporal de *L. koslowskyi*, con la de *L. wiegmanni* (Martori y Aun, 1997), aunque *L. wiegmanni* no pertenece al grupo “darwinii” pero pertenece al clado más cercano, y la altura y clima del sitio estudiado son diferentes, se pueden señalar algunas diferencias interesantes que definen a sendos modos reproductivos: *Liolaemus wiegmanni* comienza la actividad en septiembre, el 72% de las hembras activas tenían folículos vitelogénicos, en cambio en *L. koslowskyi* no había hembras adultas activas. En octubre todas las hembras de *L. wiegmanni* habían comenzado su ciclo reproductivo, el 53% de las hembras tenían huevos en oviducto y el 47% folículos yemados, en cambio entre las hembras adultas de *L. koslowskyi* el 70% no habían comenzado el ciclo y 30% poseían folículos yemados.

En noviembre el 43% de *L. wiegmanni* con solo folículos yemados y los restantes presentaban simultáneamente huevos y folículos o huevos, en *L. koslowskyi* todavía el 38,6% no había comenzado a reproducirse, el 28% tenían huevos en oviducto, y el 27,3% con folículos yemados, ningún individuo tuvo huevos y folículos simultáneamente.

Liolaemus wiegmanni, en diciembre presentó una situación similar al mes anterior, en *L. koslowskyi* todavía un 16% de las hembras no presentaban actividad reproductiva, el 50% tenían folículos yemados y el 25% huevos y el

25% ambos. En enero *L. wiegmanni* presenta un 27% de la población con huevos y un 36% con folículos y huevos y un 36% posreproductivos, en *L. koslowskyi*, casi el 30% tenían folículos yemas y el 56% huevos en oviducto.

En febrero la actividad reproductiva de ambas especies había cesado, un 22% de hembras de *L. koslowskyi* tenían oviductos distendidos.

Durante el segundo año *L. wiegmanni* comenzó el ciclo reproductivo más temprano, en agosto la totalidad de las hembras poseían folículos vitelogénicos, en cambio *L. koslowskyi* el ciclo reproductivo recién comenzó en octubre, el resto de la actividad reproductiva siguió la misma tendencia que el primer año, solo que *L. wiegmanni* no produjo segunda postura y durante ese período hubo hembras adultas que no se reprodujeron.

Los tamaños de las puestas de ambas especies fueron muy similares, 5,6 para *L. koslowskyi* y 5,4 para *L. wiegmanni*, el tamaño de los huevos fue mayor en *L. koslowskyi*, con un volumen medio por huevo de 252 mm³ contra un volumen de 120,9 mm³ para *L. wiegmanni*. La media del tamaño corporal de las hembras de *L. wiegmanni* fue: $\bar{X} = 48,44$ mm (42-58) y el tamaño corporal de *L. koslowskyi* fue: $\bar{X} = 55,48$ mm (50-68).

Liolaemus wiegmanni también fue estudiado por Vega (1999), en los médanos costeros de Buenos Aires registrando tamaños similares: ♀ $\bar{X} 48,8$ mm y ♂ $\bar{X} 49,9$ mm, y actividad reproductiva en primavera y verano (Ramírez Pinilla, 1991) en el norte de Tucumán, obtuvo valores similares, e indicó evidencia de más de una postura, indicando que esta especie es conservadora en su respuesta reproductiva a pesar de habitar ambientes y latitudes diferentes.

Para los médanos de Cafayate en Salta se describió la biología reproductiva de *L. scapularis*, un lagarto arenícola cercanamente relacionado con *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus*, y encuentra sus patrones reproductivos si-

milares a los antes mencionados aunque son más grandes ♀ 45,3-75,5 mm y ♂ 45,2-71 mm, y su hábitat se encuentra a 1450 m s.n.m (Ramírez Pinilla, 1994).

Vega (1997) estudia la biología reproductiva de *L. multimaculatus*, en médanos costeros, no encontrando diferencias con los otros integrantes del grupo (H X 54,6; M X 29,1) y tamaños reproductivos mínimos de ♂ 47,5 mm y ♀ 48,2 mm.

Liolaemus lutzae, de las playas de Río de Janeiro (Duarte Rocha, 1992), se comporta como un reproductor tropical, con numerosas puestas pequeñas de tres huevos, aunque su tamaño corporal es mayor (♀ $\bar{X} 69$ mm, ♂ $\bar{X} 80$ mm) y presenta un período reproductivo extendido, condición característica de las especies tropicales.

Una excepción a los ciclos de primavera-verano se da en ambientes costeros de la provincia de Buenos Aires (Vega y Bellagamba, 2005), reportan que *Liolaemus gracilis*, un integrante del grupo "*chilensis*" que se encuentra en simpatria con *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus*, presentó un ciclo diferente al resto de las especies consideradas, con actividad reproductiva en hembras durante todos los meses del año exceptuando enero y febrero, los machos exhibieron sus mayores valores de volumen testicular en otoño e invierno, tendencia más frecuente en especies vivíparas o de alta montaña. Se conocen dos tenencias de patrones reproductivos, una donde los eventos se concentran en el verano, y nacimientos a finales del verano y otra de otoño-invierno, con nacimientos a principios de verano (Fitch, 1970).

En líneas generales para todas las especies mencionadas se verifican las predicciones de Tinkle *et al.* (1970), donde postula que las respuestas reproductivas dependen de que las especies sean de ambientes tropicales o estacionales, del tamaño corporal y del tiempo requerido para alcanzar la madurez reproductiva.

Al relacionar los resultados reproductivos con los de la estructura poblacional de *L. koslowskyi* se observa que los primeros nacimientos se producen en enero con individuos de 22 mm, los primeros huevos fueron puestos en diciembre transcurriendo de 30 a 40 días entre la puesta y eclosión.

Aunque durante el período de trabajo de campo nunca fue vista una nidada, probablemente porque ésta se oculta en lugares profundos para evitar la desecación, durante el mes de diciembre se observaron hembras con barro en las manos y vientre y con profundos pliegues ventrales que evidenciaban la oviposición reciente.

El período de nacimientos es coincidente con el de *L. olongasta*, pero el de *L. darwinii* es más prolongado, para las tres especies se observan los primeros neonatos en enero (Canovas *et al.*, 2006; Blanco *et al.*, 2001).

La relación entre la variación de grupos de tamaño y la tasa de crecimiento es un aspecto interesante de la dinámica de la población estudiada, el ciclo reproductivo es prolongado pero con una sola postura por individuo, indicando que no existe sincronía de la actividad reproductiva. Hay algunas evidencias que los primeros individuos en reproducirse son los adultos de mayor tamaño, la nueva cohorte nacida el año anterior presenta a comienzo de temporada reproductiva (mediados de octubre) distintos tamaños con un rango de 40 mm a 55 mm. Muchos individuos a pesar de haber superado los 47 mm, no comienzan la reproducción sino que siguen creciendo durante las primeras semanas del período de actividad.

Los individuos mayores de la nueva camada, que han alcanzado el tamaño reproductivo mínimo, comenzarán la actividad reproductiva y los más pequeños crecerán rápidamente hasta alcanzar la talla reproductiva, y se reproducirán más tarde prolongando el período reproductivo. La presencia a nivel poblacional de cuatro meses con folículos maduros

y la falta de evidencias de más de una postura, nos permiten formular la hipótesis de que la asincronía de la actividad reproductiva es causa del tamaño corporal.

La prolongación de la época de postura y por consiguiente el período de nacimientos generaran para el próximo año nuevamente un gradiente de tamaños de hembras que se reproducirán en distintos segmentos del período reproductivo.

Se puede ver que en el mes de diciembre no hay individuos recién nacidos ni juveniles, en enero en ambos años se encuentran los primeros recién nacidos menores de 24 mm pero también algunos de 28 mm que habían nacido después de la última muestra de diciembre y que habían incrementado su talla en varios milímetros. En febrero este grupo había superado los 36 mm incrementando su tamaño en un 50% en algo más de un mes, mientras los rezagados seguían creciendo, pero sólo los individuos que nacieron en el primer segmento del período reproductivo pueden alcanzar durante esa temporada el tamaño reproductivo mínimo, el resto comenzará su actividad reproductiva algo más tarde.

REFERENCIAS

- AUN, L. & R. MARTORI. 1998. Reproducción y dieta de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993. *Cuadernos de Herpetología* 12 (1): 1-9.
- BLANCO, G.; J. C. ACOSTA & R. MARTORI. 2001. Biología reproductiva de *Liolaemus darwinii* en Caucete, San Juan, Argentina. Resúmenes del IV Congreso de Herpetología. Salta.
- CANOVAS, M. G.; H. J. VILLAVICENCIO, J. C. ACOSTA & J. A. MARINERO. 2006. *Liolaemus olongasta*, reproduction. *Herpetological Review* 37 (4): 476-477.
- CRUZ, F. B. & M. RAMÍREZ PINILLA. 1996. Actividad reproductiva en el

- lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae), del Chaco occidental, Salta, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 10: 33-39.
- DUARTE ROCHA, C. F. 1992. Reproductive and fat body cycles of the Tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*). *Journal of Herpetology* 26: 17-23.
- DUNHAM, A. E. 1981. Populations in a fluctuating environment: The comparative population ecology of the Iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 158: 1-61.
- DUNHAM A. E. 1982. Demography and life history variations among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: Implications for the study of life histories phenomena in lizards. *Herpetologica* 38: 208-221.
- DUNHAM, A. E.; D. B. MILES & D. N. REZNICK. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. En Carl Gans (Ed.) *Biology of the reptilia*, volume 16.
- ETHERIDGE, R. 1993. Lizards of the *Liolaemus darwinii* complex (Squamata: Iguania: Tropiduridae) in Northern Argentina. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*. Vol 2: 137-199 .
- ETHERIDGE, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa*, Tschudi (1945) and the taxonomy of *Liolaeminae* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142, 34 pp., 6 figures.
- FITCH, H. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publications*, 52: 1-247.
- KING, R. B. 2000. Analyzing the relationship between clutch size and female body size in reptiles. *Journal of Herpetology* 34: 148-150.
- MARTORI, R. A. & L. AUN. 1997. Reproduction and fat body cycle of *Liolaemus wiegmanni* in central Argentina. *Journal of Herpetology* 31 (4): 578-581.
- MARTORI, R. A.; L. CARDINALE & P. VIGNOLO. 1998a. Growth in a population of *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropiduridae) in central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 19: 293-301.
- MARTORI, R. A.; P. VIGNOLO & L. CARDINALE. 1998b. Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus wiegmanni* (Iguania Tropiduridae). *Revista Española de Herpetología* 12: 1926.
- MARTORI, R. & J. C. ACOSTA. 2001. Relevamiento reproductivo en un ensamble herpetológico de Albardón, San Juan, Argentina. Resúmenes del IV Congreso de Herpetología. Salta
- MORANDO, M.; L. J. AVILA; J. BAKER & J. W. SITES. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwinii* complex (Squamata: Liolaemidae): evidence from introgression and incomplete lineage sorting. *Evolution* 58 (4): 842-861.
- RAMÍREZ BAUTISTA, A. & L. J. VITT. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 432-431.
- RAMÍREZ BAUTISTA, A.; J. BARBA TORRES & L. J. VITT. 1998. Reproductive cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Querétaro, Mexico. *Journal of Herpetology* 32: 18-24.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1991. Reproductive and fat body cycle of the lizard *Liolaemus wiegmanni*. *Amphibia-Reptilia* 12: 195-202.
- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1992. Ciclos reproductivos y de cuerpos grasos en dos poblaciones de *Liolaemus darwinii* (Reptilia: Sauria: Tropiduridae) *Acta Zoologica Lilloana* 17: 41-49.

- RAMÍREZ PINILLA, M. P. 1994. Reproductive and fat body cycle of the lizard *Liolaemus scapularis*. *Journal of Herpetology* 28 (4): 521-526.
- SIEGEL, S. 1980. Estadística no paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas Mexico: 343 pp.
- SOKAL, R. R. & R. R. ROLF. 1979. Biometría Principios y métodos en la investigación biológica. Ed. Blume. Madrid: 831 pp.
- STEARNS S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University press: 249 pp.
- STEEL R. G. D. & J. H. TORRIE. 1985. Bioestadística: Principios y procedimientos. Ed Mc Grow Hill Latinoamericana. Bogotá: 622 pp.
- TINKLE, D. W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories in lizards. *American Naturalist* 108: 501-516.
- TINKLE, D. W.; H. M. WILBUR & S. G. TILLEY. 1970. Evolutionary strategies in lizards reproduction. *Evolution*. 24: 55-74.
- TSIORA, A. & P. KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU. 2002. Female reproductive cycle of the water frog *Rana epeirotica* in northwestern Greece. *Amphibia-Reptilia* 23: 269-280.
- VEGA, L. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae) *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. pp: 102.
- VEGA, L. & P. J. BELLAGAMBA. 2005. Ciclo reproductivo de *Liolaemus gracilis*, Bell, 1843 (Iguanidae: Tropiduridae) en las dunas costeras de Buenos Aires, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 18 (2): 3-13.
- VITT, L. J. 1982. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Canadian Journal of Zoology* 60 (12): 3113-3120.
- VITT, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* (2): 359-366.
- VITT, L. J. & G. L. BREITENBACH. 1993. Life history and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). Capítulo 8: 211-243. En J. W. WRIGHT & L. J. VITT (Eds.) *Biology of Whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma. Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, USA.

