



Universidad Nacional del Nordeste
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

Biología reproductiva de cuatro especies simpátricas de lagartos en el Chaco Oriental de Argentina



Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad Nacional del Nordeste en
Biología

Autor: Martín Alejandro Ortiz

Directora de Tesis: Dra. Nora R. Ibarguengoytía

Co-directora de Tesis: Dra. Jorgelina M. Boretto

2016

“Es difícil imaginar algo más interesante para los biólogos y naturalistas experimentados que comprender los orígenes de la diversidad de los patrones reproductivos entre los lagartos.”

(Laurie J. Vitt, 2015, p. 1)

ÍNDICE

RESUMEN	iii
INTRODUCCIÓN	
Aspectos generales de la reproducción en Squamata.....	2
Antecedentes en Squamata y especies estudiadas.....	8
El género <i>Tropidurus</i>	8
El género <i>Kentropyx</i>	10
El género <i>Ophiodes</i>	11
El género <i>Mabuya</i>	13
Objetivos	17
Hipótesis de trabajo.....	18
MATERIALES Y MÉTODOS	
1. Área de estudio.....	21
2. Datos climatológicos.....	22
3. Captura de ejemplares, sitios de captura y ejemplares de colección.....	24
4. Trabajo de laboratorio	26
4.1. Estudio del ciclo reproductivo masculino	28
4.2. Estudio del ciclo reproductivo femenino	31
4.3. Cálculo de la inversión reproductiva.....	32
4.4. Proporción operativa de sexos	33
4.5. Estudio del ciclo de los cuerpos grasos.....	33
5. Tratamiento estadístico de los datos	34
RESULTADOS	
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Tropidurus torquatus</i>	37
(SQUAMATA: TROPIDURIDAE).....	37
1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual	38
2. Ciclo reproductivo masculino	41
3. Tamaño folicular y ciclo reproductivo femenino.....	45
4. Desarrollo embrionario, incubación y nacimientos	46
5. Tamaño de la puesta e inversión reproductiva de la hembra	48
6. Proporción operativa de sexos	50
7. Actividad anual	50
8. Ciclo de los cuerpos grasos	51
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Kentropyx viridistriga</i>	53
(SQUAMATA: TEIIDAE).....	53
1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual	54

2. Ciclo reproductivo masculino	56
3. Tamaño folicular y ciclo reproductivo femenino.....	57
4. Tamaño de la puesta, inversión reproductiva y nacimientos	60
5. Proporción operativa de sexos	61
6. Actividad estacional	61
7. Ciclo de los cuerpos grasos	62
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Ophiodes intermedius</i>	64
(SQUAMATA: ANGUIDAE)	64
1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual	65
2. Ciclo reproductivo masculino	67
3. Tamaño folicular, tamaño de la camada y ciclo reproductivo femenino ..	69
4. Proporción operativa de sexos	71
5. Actividad anual	72
6. Ciclo de los cuerpos grasos	73
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Mabuya dorsivittata</i>	75
(SQUAMATA: SCINCIDAE)	75
1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual	76
2. Ciclo reproductivo masculino	78
3. Ciclo reproductivo femenino, desarrollo embrionario y tamaño de la camada.....	80
4. Proporción operativa de sexos	83
5. Actividad anual	83
6. Ciclo de los cuerpos grasos	84
DISCUSIÓN	
Ciclos reproductivos.....	87
Efectos del clima en los ciclos reproductivos	102
Tamaño de la camada e inversión reproductiva.....	107
Ciclos de los cuerpos grasos	112
Dimorfismo sexual y proporción operativa de sexos.....	115
CONCLUSIÓN	133
BIBLIOGRAFÍA	135
AGRADECIMIENTOS	170
ANEXO PUBLICACIONES	173

Resumen

La región del Distrito Oriental Chaqueño (Chaco húmedo) ocupa una gran extensión al norte de Argentina, caracterizado por un clima cálido subtropical y abundantes precipitaciones durante casi todo el año, ofreciendo a los escamados condiciones apropiadas para el crecimiento y la reproducción durante la mayor parte del año. En la presente tesis se estudian distintos aspectos relacionadas con la reproducción e historia de vida de cuatro lagartos que comparten parte de su distribución en esta región. Para este estudio se seleccionaron dos especies ovíparas, *Tropidurus torquatus* y *Kentropyx viridistriga*, y dos especies vivíparas, *Ophiodes intermedius* y *Mabuya dorsivittata*, con diferente grado de placentación (lecitotrófica y placentotrófica, respectivamente). Se describen los ciclos reproductivos y de los cuerpos grasos, la talla mínima a la madurez sexual, los tiempos de la espermatogénesis, la vitelogénesis y la oviposición/gestación, la época de eclosiones/nacimientos, el tamaño de la camada, la proporción operativa de sexos y el dimorfismo sexual de las cuatro especies. Los resultados se comparan con otras poblaciones y/o especies relacionadas de otras regiones fitogeográficas. Aunque los machos de *T. torquatus* del Chaco húmedo mostraron una espermatogénesis continua, exhibieron la máxima actividad gonadal en primavera. Poblaciones de los biomas del Cerrado, la Pampa y la Floresta Atlántica del Brasil muestran un patrón espermatogénico similar, aunque con variaciones en los tiempos de la espermatogénesis. Las hembras mostraron un ciclo reproductivo estacional, fundamentalmente de primavera-verano, con múltiples oviposturas por estación reproductiva. El tamaño de la camada promedio en *T. torquatus* del Chaco húmedo fue de 6,3 huevos, similar al del Cerrado y la Pampa, aunque marcadamente mayor que en poblaciones de la

Floresta Atlántica. Los nacimientos se produjeron durante el verano y el otoño al igual que en otros tropidúridos. *Kentropyx viridistriga* fue la única de las cuatro especies estudiadas que exhibió brumación durante el invierno y la primavera. Esta especie mostró un ciclo reproductivo de otoño. Los machos exhibieron espermatogénesis continua durante su temporada de actividad. Las hembras adultas, que emergen de la brumación luego de los machos adultos, revelaron un ciclo sexual estacional y anual, con múltiples oviposiciones durante su temporada reproductiva. El tamaño de la camada promedio fue de 3,2, el más bajo registrado para las especies aquí estudiadas, y que la reportada para la población del Pantanal del Brasil. *Ophiodes intermedius* mostró un ciclo parcial de otoño, con una marcada asincronía entre los ciclos masculino y femenino. Los machos mostraron una actividad espermatogénica máxima en otoño, con almacenamiento de esperma durante todo el año. Aunque los machos de este género mostraron variabilidad interespecífica en sus ciclos espermatogénicos, todos presentaron reserva de esperma en el conducto deferente. Las hembras ovulan en primavera ovocitos macrolecitos, y los nacimientos se producen a finales de la primavera y principios del verano, tras 3-4 meses de gestación. El tamaño de camada promedio fue grande, de 6,4 embriones, igual que en otros congéneres. *Mabuya dorsivittata* mostró un ciclo estacional, anual y asociado entre machos y hembras. Las hembras ovulan en febrero ovocitos microlecitos, y tras 10-11 meses de gestación se producen los partos entre diciembre y enero. En los machos, la máxima actividad espermatogénica ocurre en diciembre, coincidiendo con el momento del parto. El tamaño de la camada fue relativamente grande de 5,3 embriones, similar al del Espinal de Córdoba, y mayor al reportado en los “Campos de altitud” en Brasil. A excepción de *K. viridistriga*, en las demás especies estudiadas el ciclo de

los cuerpos grasos de ambos sexos estuvo inversamente relacionado con los ciclos reproductivos. En relación con el dimorfismo sexual, las hembras de *T. torquatus*, *K. viridistriga* y *M. dorsivittata* mostraron un mayor largo axila-ingle, y en *O. intermedius* y *M. dorsivittata*, además, una mayor longitud hocico-cloaca que los machos, lo que sugiere una mayor presión de selección en las hembras con el objeto de aumentar el espacio corporal para albergar un mayor número y/o tamaño de crías. Los machos de las cuatro especies estudiadas presentaron un tamaño de la cabeza mayor, y además en *T. torquatus* y *K. viridistriga*, un mayor largo de la cola que las hembras. Un mayor tamaño de cabeza podría ser ventajoso durante encuentros agonísticos con otros machos por el acceso a las hembras, mientras que una cola más larga podría favorecer al comportamiento de azotamiento de la cola, un comportamiento de advertencia observado en los machos. La autotomía caudal no mostró diferencias entre los sexos en ninguna de las cuatro especies. No obstante, se hallaron más individuos con autotomía caudal entre las especies vivíparas, *M. dorsivittata* y *O. intermedius*, una característica que comparten con otros miembros de sus respectivos géneros. Aunque en la presente tesis los ciclos reproductivos de los machos y las hembras muestran cierto ajuste a la variabilidad estacional de la temperatura, el fotoperíodo y las precipitaciones de la región, los patrones reproductivos que exhiben las especies son más similares entre sus congéneres de otras regiones que entre sí, lo que indica la existencia de un fuerte componente filogenético.

INTRODUCCIÓN



INTRODUCCIÓN

Aspectos generales de la reproducción en Squamata

El orden Squamata, por ser el clado más diverso dentro de Reptilia (Uetz & Hošek, 2014), ofrece modelos únicos para estudiar la diversidad de las respuestas fisiológicas y comportamentales en diferentes condiciones ambientales e historias evolutivas. La viviparidad es un ejemplo de la versatilidad que muestran los escamados en relación con la reproducción (Ibargüengoytía, 2008), con al menos 115 orígenes diferentes en este orden (Blackburn, 2015) y diversos modos de nutrición embrionaria, desde lecitotrófica en la que el embrión depende exclusivamente del vitelo, hasta placentotrófica en la que el embrión depende del aporte materno extra-vitelino (Ramírez-Pinilla, 2010; Blackburn, 2015). En los escamados vivíparos placentotróficos, las placentas se desarrollan a partir de los mismos componentes básicos que los demás amniotas, mostrando convergencias con los mamíferos Eutheria (Stewart & Blackburn, 2015) que nos permiten inferir acerca de las trayectorias evolutivas seguidas por los mamíferos para alcanzar la viviparidad placentotrófica (Stewart & Blackburn, 2015).

Asimismo, los escamados muestran diversas adaptaciones ecofisiológicas en respuesta a diferentes condiciones ambientales propias de su amplia distribución geográfica (Ibargüengoytía, 2008) que permiten poner a prueba numerosas hipótesis tales como, que los patrones reproductivos se encuentran más ajustados a condiciones climáticas locales que a factores históricos o filogenéticos (Gillis & Ballinger, 1992). El estudio de la biología reproductiva requiere de un enfoque interdisciplinario que combine los diferentes niveles de organización biológica, incluyendo el molecular, celular, fisiológico, morfológico, orgánico, ecológico

y filogenético (Crews & Gans, 1992) para comprender de manera integral la historia natural del diverso grupo de escamados.

Dentro del orden Squamata se incluyen especies con diferente modo reproductivo (ovíparas o vivíparas), con diferentes tallas y/o edades de madurez sexual, diferentes frecuencias reproductivas y tamaño de camadas, así como diferencias en las proporciones de machos y hembras, y en el dimorfismo sexual (Fitch, 1980). Existen patrones naturales que emergen como resultado de la variación y covariación entre estos caracteres, y que han derivado en lo que se conoce actualmente como modelos de historias de vida (Tinkle, 1969; Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988). Así, Tinkle *et al.* (1970) propusieron dos patrones principales de historia de vida para lagartos. Un patrón incluye especies ovíparas y vivíparas que habitan zonas templadas en el cual las hembras presentan madurez sexual tardía y producen una única postura o camada por estación reproductiva. El otro patrón, incluye especies sólo ovíparas que se caracterizan por presentar madurez sexual temprana, tamaño corporal pequeño, y producir múltiples nidadas por temporada con un número reducido de crías (Tinkle *et al.*, 1970). Durante el período reproductivo los lagartos presentan una variedad de procesos conductuales y fisiológicos, así como cambios en su morfología y coloración, que propician que los machos y las hembras se encuentren en condiciones fisiológicas y comportamentales óptimas para aparearse. Estos procesos fisiológicos, a su vez, se encuentran estrechamente ligados a factores ambientales como las precipitaciones (Rocha, 1992; Wiederhecker *et al.*, 2002; Watling *et al.*, 2005; Ferreira *et al.*, 2011), el fotoperíodo y la temperatura (Licht, 1971, 1973; Marion, 1982; Ramírez-Bautista *et al.*, 2000), que influyen en los tiempos relativos de los eventos reproductivos, como la gametogénesis, la cópula, la postura, la eclosión o

los nacimientos (Ibargüengoytía, 2008). Vitt (1992) señala que por muchos años se consideró al ambiente local como el factor determinante más importante en las estrategias reproductivas de los escamados. Diferentes estudios realizados en regiones tropicales revelan que las especies muestran un repertorio de fenotipos reproductivos muy variado (Duellman, 1978; Dixon & Soini, 1986; Fitch, 1982), incluso bajo las mismas condiciones ambientales (Barbault, 1976; Vitt & Goldberg, 1983; Vitt, 1992). Actualmente, se considera que numerosos factores influyen en la biología reproductiva, como la inercia filogenética (Stearns, 1984; Dunham & Miles, 1985; Dunham *et al.*, 1988; Vitt, 1992; Mesquita & Colli, 2010), el modo reproductivo (Siegel & Fitch, 1984), el modo de forrajeo y la táctica de escape de depredadores (Vitt & Congdon, 1978; Vitt & Price, 1982), el tamaño y la forma del cuerpo (Vitt, 1981; Vitt & Goldberg, 1983; Vitt *et al.*, 1997), y el riesgo de depredación (Shine, 1980; Tinkle & Dunham, 1986; Niewiarowski & Dunham, 1998; Miles *et al.*, 2000; Lind & Cresswell, 2005).

En los escamados, según estudios morfológicos e histológicos de las gónadas, se identificaron dos patrones principales en los ciclos reproductivos de machos y hembras: 1) reproducción continua (Inger & Greenberg, 1966; Fitch, 1972; Vitt, 1983; Hernández-Gallegos *et al.*, 2002) y 2) reproducción discontinua o estacional (Fleming & Hooker, 1975; Rocha, 1992; Romero & Ortega, 2000). En las especies con ciclos reproductivos continuos los apareamientos se producen durante todo el año, ya que la actividad de las gónadas se mantiene a un nivel máximo constante, o bien la actividad gametogénica puede reducirse sin alcanzar una quiescencia completa. Este patrón es típico de especies que habitan en ambientes tropicales no estacionales (Fitch, 1982), o incluso en ambientes

impredecibles, como respuesta a señales ambientales erráticas (Vitt & Goldberg, 1983; Crews, 1999; Mesquita & Colli, 2010).

En los ciclos reproductivos estacionales, en tanto, es posible establecer dos períodos bien definidos, uno de actividad gonadal y otro de reposo o quiescencia (Leyton *et al.*, 1982). A su vez, la actividad gonadal entre machos y hembras puede ser sincrónica o asincrónica (Saint Girons, 1985; Crews & Gans, 1992; Whittier & Tokarz, 1992; Moore & Lindzey, 1992). Cuando la actividad gonadal es sincrónica, la gametogénesis está estrechamente sincronizada con los niveles de hormonas esteroideas y con el apareamiento. Estos ciclos reproductivos también han sido denominados asociados o prenupciales y normalmente corresponde a un patrón observado en especies que habitan zonas templadas y ambientes tropicales estacionales (Saint Girons, 1985; Crews & Gans, 1992; Whittier & Tokarz, 1992; Moore & Lindzey, 1992; Pough *et al.*, 2004; Vitt & Caldwell, 2009). Cuando los ciclos gonadales entre machos y hembras son asincrónicos, la actividad gametogénica y el comportamiento de apareamiento y cópula no ocurren en el mismo momento, lo que resulta en ciclos reproductivos disociados o postnupciales (Saint Girons, 1985; Crews & Gans, 1992; Whittier & Tokarz, 1992; Moore & Lindzey, 1992). Estos patrones disociados suelen observarse en especies que habitan ambientes con climas templado-fríos (Crews & Garstka, 1982), y se considera que han evolucionado independientemente en diferentes familias de reptiles (Whittier & Tokarz, 1992). En estos casos, es común el almacenamiento de esperma en las hembras (Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1992; Schuett, 1992) y/o en los tractos reproductivos de los machos (Gist & Jones, 1989; Ibargiengoytía & Casalins, 2007). Incluso en estos climas templado-fríos, la estación de crecimiento y reproducción suele ser breve, y el tiempo de actividad

no es suficiente para completar la vitelogénesis, la gestación y los partos en una sola temporada de actividad, produciéndose ciclos reproductivos prolongados, como los ciclos reproductivos femeninos bianuales o trianuales (ovipostura o nacimientos cada dos o tres años; Van Wyk, 1991; Ibarzüengoytía & Cussac, 1996; Edwards *et al.*, 2002; Boretto *et al.*, 2007; Ibarzüengoytía & Casalins, 2007).

Además, en las especies con ciclos reproductivos estacionales es frecuente que los principales eventos reproductivos (ovulación, fecundación y eclosión o nacimiento) se produzcan durante los meses más cálidos del año (primavera-verano) o durante la estación de las lluvias (ver revisión en Vitt & Caldwell, 2009). No obstante, existen excepciones a este patrón. Por ejemplo, otras especies de lagartos muestran un ciclo reproductivo estacional de otoño, frecuente en especies de gran altitud en latitudes tropicales y subtropicales donde la ovulación, la fecundación y el desarrollo se producen durante el otoño y el invierno, y la eclosión o los nacimientos en primavera (Guillette & Casas-Andreu, 1980, 1987; Guillette & Méndez-de la Cruz, 1993; Ramírez-Pinilla, 1991, 1995; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014). En este tipo de ciclo, los nacimientos en primavera garantizan que las crías encuentren las condiciones óptimas para su crecimiento y supervivencia antes de que comience el siguiente invierno (Brown & Shine, 2006; Warner & Shine, 2007).

Otro aspecto importante que afecta tanto la reproducción como la sobrevivencia de adultos y juveniles es la posibilidad de almacenar lípidos en forma de cuerpos grasos que les permitan sobrevivir durante el invierno y responder a las demandas energéticas de la gametogénesis (Derickson, 1976; Benabib, 1994). Por esta razón, es frecuente encontrar una relación inversa entre

los cuerpos grasos y la actividad reproductiva en lagartos (Derickson, 1976; Ramírez-Pinilla, 1991, 1995; Rocha, 1992). Los lípidos almacenados en los cuerpos grasos en los machos podrían utilizarse para diferentes procesos fisiológicos o comportamentales como el recrudescimiento testicular durante la gametogénesis, así como para las actividades sociales relacionadas con el cortejo, la cópula, la defensa del territorio (Avery, 1970; Guillette & Casas-Andreu, 1981; Wiederhecker *et al.*, 2002; Ramírez-Bautista *et al.*, 2006). En las hembras, en cambio se considera que los lípidos de los cuerpos grasos son principalmente un recurso energético destinado a sustentar la vitelogénesis y el desarrollo embrionario (Hahn & Tinkle, 1965; Avery, 1970; Goldberg, 1972; Guillette & Casas-Andreu, 1981; Guillette & Bearce, 1986; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009). Por otra parte, para ambos sexos, los cuerpos grasos actúan como una reserva energética para mantener las actividades metabólicas mínimas durante la brumación incrementando la sobrevivencia durante el invierno (Avery, 1970; Derickson, 1976).

En el presente estudio se seleccionaron cuatro especies que comparten parte de su distribución en el Distrito Chaqueño Oriental (Chaco húmedo). Se eligieron especies representativas del modo reproductivo ovíparo con distribución amplia como *Tropidurus torquatus* y con una distribución más restringida como *K. viridistriga*, y especies vivíparas placentotrófica como *Mabuya dorsivittata* y lecitotrófica como *O. intermedius*. Estas especies tienen en común su hábito diurno y una dieta típicamente basada en insectos y arañas, y aunque, en general, suelen encontrarse en ambientes de pastizales húmedos, *T. torquatus*, es quizás la más generalista de las especies, dado que es posible hallarlos en roquedales, troncos o en zonas urbanas. De las especies estudiadas, *T. torquatus*, *K.*

viridistriga y *M. dorsivittata* presentan un modo de vida terrestre, mientras que *O. intermedius* es semifosorial, y es posible encontrarlo dentro de las galerías producidas por las raíces de los pastos. Pero, más allá de estas similitudes, estas especies pertenecen a familias diferentes (ver más abajo) con historias evolutivas completamente distintas. Consideramos que el estudio de los parámetros de su historia de vida como el ciclo reproductivo, la frecuencia reproductiva, tamaño de camada, tamaño mínimo a la madurez sexual (Dunham *et al.*, 1988) son fundamentales no sólo a los fines de desarrollar estrategias para su conservación, sino que, además, son útiles para identificar las diferentes adaptaciones ecofisiológicas que presentan cada una de estas especies en un ambiente con similares características.

Antecedentes en Squamata y especies estudiadas

El género *Tropidurus*

Tropidurus Wied-Neuwied, 1824 se encuentra ampliamente distribuido en Sudamérica al este de los Andes, desde el sur de Venezuela al centro de Argentina (Rodrigues, 1987, 1988; Cei, 1993). El género pertenece a la familia Tropiduridae y comprende 26 especies ovíparas (Uetz & Hošek, 2014) de hábitos diurnos que presentan, en general, múltiples puestas y habitan una diversidad de ambientes, como selvas tropicales, bosques xerófilos y sabanas (Vitt, 1993; Vitt & Zani, 1996; Cruz *et al.*, 1998; Wiederhecker *et al.*, 2003). Para el género *Tropidurus* se ha registrado una variedad de patrones reproductivos, desde ciclos continuos en *T. hispidus* que habita en la Caatinga de Brasil (Vitt & Goldberg, 1983) y *T. torquatus* de la Floresta Atlántica de Brasil (Teixeira & Giovanelli, 1999), hasta

ciclos estacionales con variación en la extensión de la actividad reproductiva. Por ejemplo, en las especies estacionales *T. spinulosus* y *T. etheridgei* que habitan en el “Chaco seco” en Salta, Argentina, la actividad reproductiva dura desde tres (noviembre-enero) hasta seis meses (septiembre-febrero), respectivamente (Cruz, 1997; Cruz *et al.*, 1997). En los biomas de Brasil, en *T. itambere* de la Floresta Atlántica, la estación reproductiva tiene una duración de siete meses (septiembre-marzo; Van Sluys, 1993), al igual que en una población de *T. torquatus* en el Cerrado (agosto-febrero; Wiederhecker *et al.*, 2002), y en *T. semitaeniatus* en la Caatinga (julio-enero; Vitt & Goldberg, 1983), aunque para ésta última recientemente Ribeiro *et al.* (2012) documentaron un ciclo reproductivo de cinco a seis meses (noviembre-marzo, abril). Asimismo, Arruda (2009) describe que la reproducción de *T. torquatus* en la Pampa de Brasil se extiende por cinco meses (septiembre-enero). Dada la plasticidad que se observa en la extensión de la temporada reproductiva en los lagartos tropidúridos, se podría esperar que en distintas poblaciones de una especie, la influencia de los factores ambientales locales, contribuya en la variación de los ciclos y parámetros reproductivos (Van Sluys *et al.*, 2010).

La especie estudiada en esta tesis, *Tropidurus torquatus* (Wied-Neuwied, 1820) se distribuye ampliamente en América del Sur, ocupando ambientes abiertos, rocosos y de escasa vegetación, en el centro y este de Brasil, norte de Argentina y Uruguay, y Paraguay (Rodrigues, 1987; Cei, 1993; Carreira *et al.*, 2005). Es una especie de mediano tamaño, territorial, poligínico, y predador “al acecho”, que se alimenta fundamentalmente de insectos (Álvarez *et al.*, 1985; Bergallo & Rocha, 1994; Kohlsdorf *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.*, 2008). Se han realizado estudios de la biología reproductiva de poblaciones de *T. torquatus* que

habitan en biomas de Brasil (Wiederhecker *et al.*, 2002; Kiefer *et al.*, 2008; Arruda, 2009; Van Sluys *et al.*, 2010) y estudios anatómicos en cráneo y sistema digestivo, y sobre comportamiento alimenticio en poblaciones de Corrientes, Argentina (Álvarez & Tedesco, 1984a, 1984b; Álvarez *et al.*, 1985). Sin embargo, pese a que *T. torquatus* es un lagarto relativamente común, no existen datos sobre la biología reproductiva de las poblaciones que habitan en los biomas de Argentina.

El género *Kentropyx*

Kentropyx Spix, 1825, es un género miembro de la familia Teiidae, que se distribuye en Sudamérica, Barbados y Trinidad (Gallagher & Dixon, 1992; Harvey *et al.*, 2012), y cuenta con nueve especies descritas (Harvey *et al.*, 2012) que habitan ambientes tropicales y subtropicales (Gallagher & Dixon, 1992; Cei, 1993). Gallagher & Dixon (1980, 1992), Harvey *et al.* (2012) reconocen tres grupos de especies en base a caracteres morfológicos: (1) *K. calcarata*, *K. pelviceps* y *K. altamazonica* pertenecen al grupo *calcarata*; (2) *K. pulensis*, *K. viridistriga*, *K. lagartija* y *K. vanzoi* constituyen el grupo *pulensis*; y (3) *K. striata* y *K. borckiana* forman parte del grupo *striata*. Las especies del grupo *calcarata* habitan principalmente en ambientes forestados del Amazonas, las Guayanas, y la Floresta Atlántica de Brasil, mientras que las especies de los grupos *pulensis* y *striata* ocupan ecosistemas abiertos con suelos arenosos (Werneck *et al.*, 2009; Harvey *et al.*, 2012).

En relación con la biología reproductiva, el género *Kentropyx* muestra diferentes patrones reproductivos. Las especies del grupo *calcarata* (*K. calcarata*, *K. pelviceps*, *K. altamazonica*) presentan un patrón reproductivo continuo

(Hoogmoed, 1973; Dixon & Soini, 1986), mientras que las especies del grupo *paulensis* muestran un ciclo estacional (e.g. *K. paulensis*, Anjos *et al.*, 2002).

La especie estudiada en esta tesis, *Kentropyx viridistriga* (Boulenger, 1894) se encuentra en Brasil, Bolivia, Paraguay, y el noreste de Argentina (Embert, 2010; Abdala *et al.*, 2012). Habita ambientes abiertos, preferentemente pastizales con suelos arenosos (Cei, 1993; Abdala *et al.*, 2012), y es un lagarto diurno, ovíparo que bruma durante los meses más fríos del año. *Kentropyx viridistriga* ha sido categorizada como una especie vulnerable (Abdala *et al.*, 2012) debido al impacto que sus poblaciones han sufrido por la degradación de sus hábitats. En estas circunstancias es difícil, pero también importante, coleccionar datos que provean información acerca de su historia natural, dado que sólo se ha estudiado una población de *K. viridistriga* de la región del Pantanal de Brasil, para la cual sólo se describió el tamaño de la nidada y el volumen de los huevos (Werneck *et al.*, 2009).

El género *Ophiodes*

Ophiodes Wagler, 1828 es un género neotropical de la familia Anguillidae (Pyron *et al.*, 2013) con cinco especies reconocidas (Cacciali & Scott, 2015), que se distribuyen al este de los Andes, al centro, este y sudeste de Sudamérica (Pizzatto, 2005). Esta especie se caracteriza por presentar el cuerpo alargado y cilíndrico, con las extremidades anteriores ausentes y las posteriores reducidas a estiletes (Cei, 1993), y por presentar reproducción vivípara (Pough, 2004).

La especie estudiada en esta tesis, *O. intermedius* (Boulenger, 1894), conocida como “viborita de cristal”, es una especie que se distribuye en Bolivia, Paraguay, y en el centro y norte de Argentina (Cei, 1993; Herrera *et al.*, 2001).

Habita preferentemente ambientes cercanos a cuerpos de agua, y es frecuente encontrar individuos en pastizales y pajonales (Cei, 1993), aunque también es posible hallarlos en zonas urbanas, bajo escombros y en los bordes de caminos rurales (Herrera *et al.*, 2001). Se conoce poco de su biología, probablemente por su hábito semifosorial, lo que dificulta llevar a cabo estudios ecológicos. Es una especie que se alimenta de insectos y arañas, y presenta un modo reproductivo vivíparo (Cabrera, 2009).

Para el género *Ophiodes* se conoce la biología reproductiva de *O. fragilis* (Pizzatto, 2005) y de *O. cf. striatus* (Montechiaro *et al.*, 2011) del sudeste de Brasil, y la fecundidad de *O. striatus* de la Floresta Atlántica de Brasil (Barros & Teixeira, 2007). En *O. fragilis*, la vitelogénesis comienza a desarrollarse a mediados de la estación húmeda (febrero). Los embriones en desarrollo temprano se observan en junio durante la estación seca, y los nacimientos ocurren entre agosto y diciembre, cuando en el ambiente se produce una transición entre la estación seca y la lluviosa (Pizzatto, 2005). En los machos, el volumen testicular no varía a lo largo del año sugiriendo un ciclo continuo. Sin embargo, el apareamiento podría ser estacional, durante febrero y marzo, dado que en estos meses el diámetro del conducto deferente aumenta significativamente (Pizzatto, 2005).

En las hembras de *O. cf. striatus* la vitelogénesis también se inicia en febrero. El desarrollo embrionario ocurre desde julio hasta diciembre, y los nacimientos fueron registrados en diciembre (Montechiaro *et al.*, 2011). Si bien el volumen testicular no muestra una marcada variación a lo largo del año, los valores más altos se registraron entre enero y marzo, tiempo en el cual se estima ocurre el apareamiento (Montechiaro *et al.*, 2011).

El género *Mabuya*

Mabuya Fitzinger, 1826 es un género que pertenece a la familia Scincidae, con unas 26 especies (Jerez, 2012) distribuidas en ambientes tropicales y subtropicales de América (Mausfeld *et al.*, 2002). *Mabuya* se caracteriza por presentar especies vivíparas que exhiben placentas altamente desarrolladas (Rocha *et al.*, 1999; Blackburn & Vitt, 2002; Jerez *et al.*, 2001, 2003). En este sentido, dada la condición vivípara del género y su distribución confinada a hábitats de latitudes tropicales y subtropicales, es un grupo especialmente interesante para estudiar porque contrasta con la hipótesis de "clima frío" propuesta para explicar el origen de la viviparidad en Squamata (Shine, 1985). Otra particularidad del género es su carácter placentotrófico, convirtiéndolo en un modelo interesante para el estudio del patrón nutricional embrionario, dado que todas las especies sudamericanas del género *Mabuya* han mostrado placentas muy complejas, de similar estructura y función a la descrita en mamíferos placentarios (Blackburn & Vitt, 1992; Rocha & Vrcibradic, 1999; Blackburn & Vitt, 2002; Jerez & Ramírez-Pinilla, 2001, 2003). Hasta el momento las placentas descritas en *Mabuya* han sido clasificadas como una alantoplacenta de tipo IV (Vitt & Blackburn, 1992; Jerez & Ramírez-Pinilla, 2001, 2003; Blackburn & Vitt, 2002; Leal & Ramírez-Pinilla, 2008), con arreglos en la estructura placentaria similares en todas las especies, y con estructuras relacionadas con la nutrición histotrófica (Leal & Ramírez-Pinilla, 2008).

Otros aspectos extensamente estudiados dentro del grupo *Mabuya* son de índole biogeográfico y sistemático (Mausfeld *et al.*, 2002; Whiting *et al.*, 2006; Miralles & Carranza, 2010). Respecto a esto último, recientemente la familia Scincidae ha sido foco de numerosas revisiones taxonómicas, sufriendo diversas

modificaciones. Así, Hedges & Conn (2012) propusieron elevar las subfamilias Acontiinae, Egerniinae, Eugongylinae, Lygosominae, Mabuyinae, Scincinae y Sphenomorphinae a nivel de familia. No obstante, Pyron *et al.* (2013) argumentaron que esta división no es una necesidad filogenética, dado que la familia Scincidae es claramente monofilética. Del mismo modo, el género *Mabuya* ha experimentado una serie de cambios, por ejemplo, las dos especies distribuidas en Argentina, *M. frenata* y *M. dosivittata*, han sido reasignadas con los nombres *Notomabuya frenata* y *Aspronema dorsivittatum*, respectivamente (Hedges & Conn, 2012). Sin embargo, en el presente trabajo se sigue a Pyron *et al.* (2013), quienes proponen conservar al género *Mabuya* como un clado monofilético asignado a los scíncidos neotropicales, con la excepción de la especie *M. atlantica* de la isla de Fernando de Noronha de Brasil, sustentado por diferentes análisis filogenéticos y varias sinapomorfías morfológicas (Mausfeld *et al.*, 2002; Whiting *et al.*, 2006; Miralles & Carranza, 2010).

En relación con los ciclos reproductivos, las poblaciones de especies de *Mabuya* han sido estudiadas fundamentalmente en diferentes biomas brasileiros. Se conoce el ciclo reproductivo de *Mabuya frenata*, estudiada en la “restinga” de la Foresta Atlántica (Brasil), caracterizado por una actividad reproductiva marcadamente estacional en ambos sexos (Vrcibradic & Rocha, 1998). Las hembras exhiben un prolongado período de gestación de 9 a 12 meses, y los mayores volúmenes testiculares coinciden con el período de parición de las hembras (Vrcibradic & Rocha, 1998). Asimismo, las especies simpátricas como *Mabuya macrorhyncha* y *M. agilis* de la “restinga” de Barra de Maricá (Brasil), exhiben ciclos reproductivos similares, aunque difieren entre sí en el tamaño de la camada, siendo relativamente mayor en *M. agilis* (Rocha *et al.*, 1999). En *M.*

macrorhyncha la ovulación ocurre de diciembre a marzo, y los nacimientos se observan entre octubre y noviembre (Rocha *et al.*, 1999). Los machos de *M. macrorhyncha* muestran un ciclo gonadal que varía a lo largo del año, con los valores más altos de volumen testicular de noviembre a enero (Rocha *et al.*, 1999). En *M. agilis* la ovulación ocurriría en noviembre, y los nacimientos entre octubre y noviembre del año siguiente. En los machos, el ciclo testicular revela que las gónadas comienzan a aumentar de tamaño en agosto y se mantienen con valores altos de septiembre a marzo (Rocha *et al.*, 1999).

Las poblaciones de *M. agilis* (= *M. heathi*) y *M. arajara* que habitan en las Caatingas, al norte de Brasil, muestran ciclos reproductivos estacionales y sincrónicos, con extensos períodos de gestación entre 9 a 12 meses (Vitt & Blackburn, 1983; Ribeiro *et al.*, 2014), al igual que en *M. nigropunctata* (= *M. bistriata*) y *M. mabouya* que habitan en el Amazonas de Brasil, Perú y Ecuador. En estas especies los nacimientos ocurren entre agosto y noviembre, también luego de una gestación de 9 a 12 meses (Duellman, 1978; Dixon & Soini, 1986; Vitt & Blackburn, 1991). En cambio, en *M. mabuoya* de Cundinamarca, Colombia, se describió un ciclo reproductivo continuo para los machos, mientras que para las hembras es estacional, con una gestación extendida de 10 meses (Ramírez-Pinilla, 2002).

Otra especie estudiada en esta tesis es *M. dorsivittata* (Cope, 1862), distribuída en Bolivia, Paraguay, Brasil, Uruguay y gran parte de Argentina, y ocupa una variedad de hábitats, como pastizales, bosques e incluso afloramientos rocosos (Cei, 1993; Vrcibradic *et al.*, 2004; Aun *et al.*, 2011; Williams & Kacoliris, 2011; Núñez, 2012). La biología reproductiva de *M. dorsivittata* fue estudiada para dos poblaciones, una del Espinal de Córdoba, Argentina, y otra

localizada al sur de Brasil, a 2460 msnm. En el Espinal de Córdoba, *M. dorsivittata* exhibe un ciclo anual, estacional, y sincrónico entre machos y hembras. La ovulación ocurre entre abril y junio, y los nacimientos entre enero y febrero, tras 10 meses de gestación (Aun *et al.*, 2011). En la población de Brasil, sólo se determinó el tamaño de la camada ($\bar{x} = 3,2 \pm 0,45$), y se estimó que los partos ocurrirían aproximadamente en febrero (Vrcibradic *et al.*, 2004).

Objetivos

Objetivo general:

Contribuir al conocimiento sobre distintos aspectos relacionados con la reproducción e historia de vida de lagartos ovíparos y vivíparos (lecitotróficos y placentotróficos) que comparten parte de su distribución en el Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña, Argentina.

Objetivos particulares:

Para las especies *Tropidurus torquatus*, *Kentropyx viristriga*, *Ophiodes intermedius* y *Mabuya dorsivittata* se proponen los siguientes objetivos particulares:

- Describir los ciclos reproductivos gonadales de las hembras y machos a través del estudio histológico, del análisis de la morfometría de las gónadas y de los tractos reproductivos.
- Estimar parámetros fundamentales de la historia de vida como el tamaño del cuerpo a la madurez sexual en machos y hembras, la frecuencia reproductiva, el tamaño de la camada y época de ovulación y cópula, tiempos de gestación, de postura, nacimientos, y/o eclosión.
- Estimar la inversión parental mediante el análisis de la puesta o número de embriones en oviductos en relación con la longitud hocico cloaca de las hembras y el ciclo de los cuerpos grasos.
- Conocer la relación existente entre las condiciones ambientales (temperatura, precipitaciones y fotoperíodo) y los diferentes eventos reproductivos (gametogénesis, ovulación, vitelogénesis, gestación, postura, eclosión o nacimiento) de cada una de las especies.

- Determinar las diferencias inter e intra-específicas en los ciclos reproductivos entre poblaciones de *T. torquatus*, *K. viridistriga*, *O. intermedius* y *M. dorsivittata* del Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña en relación con poblaciones de otras regiones fitogeográficas.
- Evaluar cómo influye el modo reproductivo y el grado de placentación (lecitotrófica o placentotrófica) en los tiempos relativos de los eventos reproductivos (tiempos de gestación, fechas de nacimiento), en la inversión reproductiva de las hembras, en el tamaño de la camada y en los ciclos masculinos.

Hipótesis de trabajo

H1: La biología reproductiva de *T. torquatus*, *K. viridistriga*, *O. intermedius* y *M. dorsivittata* se encuentra relacionada principalmente con las características ambientales propias del Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña de Argentina.

Predicción 1: Se espera encontrar diferencias intraespecíficas en los tiempos de la gametogénesis, ovulación, gestación, eclosión o nacimiento, tamaño de puesta e inversión reproductiva, entre poblaciones ubicadas en diferentes regiones fitogeográficas en las especies de *T. torquatus* y *M. dorsivittata*, en particular con los estudios previos realizados por Wiederhecker *et al.* (2002), Kiefer *et al.* (2008), Arruda (2009), y Aun *et al.* (2011).

Predicción 2: Las especies *T. torquatus*, *K. viridistriga*, *O. intermedius* y *M. dorsivittata* en el Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña presentan similitud en los tiempos relativos de los eventos reproductivos mencionados en la predicción 1, a pesar de sus diferencias filogenéticas.

H2: El modo reproductivo (ovíparo o vivíparo) y el tipo de placentación (lecitotrófica o placentotrófica) influyen sobre los tiempos de cada evento reproductivo, así como sobre la inversión reproductiva y el tamaño de la camada.

Predicción 1: Las especies ovíparas *T. torquatus* y *K. viridistriga* presentan tiempos de vitelogénesis y gestación (dentro del oviducto y en el nido) menores que las especies vivíparas *O. intermedius* y *M. dorsivittata*.

Predicción 2: La vitelogénesis en *M. dorsivittata* se encuentra reducida pero se extiende el tiempo de gestación debido a su carácter placentotrófico, en comparación con *O. intermedius*.

H3: El modo reproductivo de las hembras y el grado de placentación influyen en los ciclos masculinos y en el dimorfismo sexual.

Predicción 1: Las hembras de las 4 especies presentan ciclos estacionales mientras que los machos presentan ciclos continuos en las especies vivíparas, y ciclos estacionales en las especies ovíparas, relacionado con una menor disponibilidad de hembras reproductivas en el caso de las especies vivíparas. Esto se debería a que las hembras, debido a la preñez, se hallan receptivas durante un período de tiempo menor que las hembras ovíparas.

Predicción 2: Los machos de las especies vivíparas presentarán dimorfismo sexual (mayor tamaño de cabeza, del cuerpo y de las patas) relacionado con la competencia intrasexual debido a una menor disponibilidad de hembras reproductivas, en comparación con las especies ovíparas.

MATERIALES Y MÉTODOS



MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El Gran Chaco sudamericano ocupa un área de aproximadamente 1.141.000 km² desde los paralelos 17°55' a 33°52' latitud sur, ocupando el centro-norte de Argentina, oeste de Paraguay, sureste de Bolivia y una pequeña parte del centro-sur de Brasil (Cabrera & Willink, 1973; Maldonado & Höhne, 2006). Particularmente en la Argentina, se distinguen cuatro distritos o regiones: un *Distrito Oriental* húmedo (Fig. 1), un *Distrito Occidental* seco, un *Distrito Serrano* y un *Distrito Austral* o *de las Sabanas* (Cabrera, 1976). El Distrito Oriental ocupa aproximadamente la mitad oriental de Formosa y Chaco, norte de Santa Fe, y noroeste de Corrientes (Cabrera, 1976). Presenta una variedad de formaciones vegetales, como bosques, selvas, sabanas, praderas, pastizales, pajonales y palmares, incluso vegetación palustre y acuática (Cabrera, 1976; Carnevali, 1994). En los bosques, la comunidad climax de este Distrito, las especies arbóreas más características son *Schinopsis balansae* (quebracho colorado) y *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco). Otras especies arbóreas de importancia son *Caesalpinia paraguariensis* (guayacán), *Gleditsia amorphoides* (espinas corona), *Astronium balansae* (urunday), *Ruprechtia laxiflora* (ibirá-pitá), *Patagonula americana* (guayaibí), entre otras. Entre las especies herbáceas se destacan bromeliáceas como *Bromelia serra*, *Dyckia ferox* y *Aechmea distanchantha*, y gramíneas como *Leptochloa virgata*, *Paspalum aequivale*, *Paspalum unispicatum*, entre otras (Cabrera, 1976). El clima de esta región es cálido subtropical sin estación seca, aunque con precipitaciones significativamente menores durante los meses de invierno. El promedio anual de

lluvias en esta región se incrementa de oeste a este de 1000 a 1500 mm, la temperatura media anual oscila entre 20 y 23 °C, en tanto que la temperatura media mínima se registra en julio y varía de 13 a 16 °C, y la media máxima se registra en enero y se encuentra entre 26 y 28 °C (Cabrera, 1976; Bruniard, 1981, 1997; Carnevali, 1994). Pueden registrarse heladas durante el invierno, aunque son poco frecuentes (Carnevali, 1994).

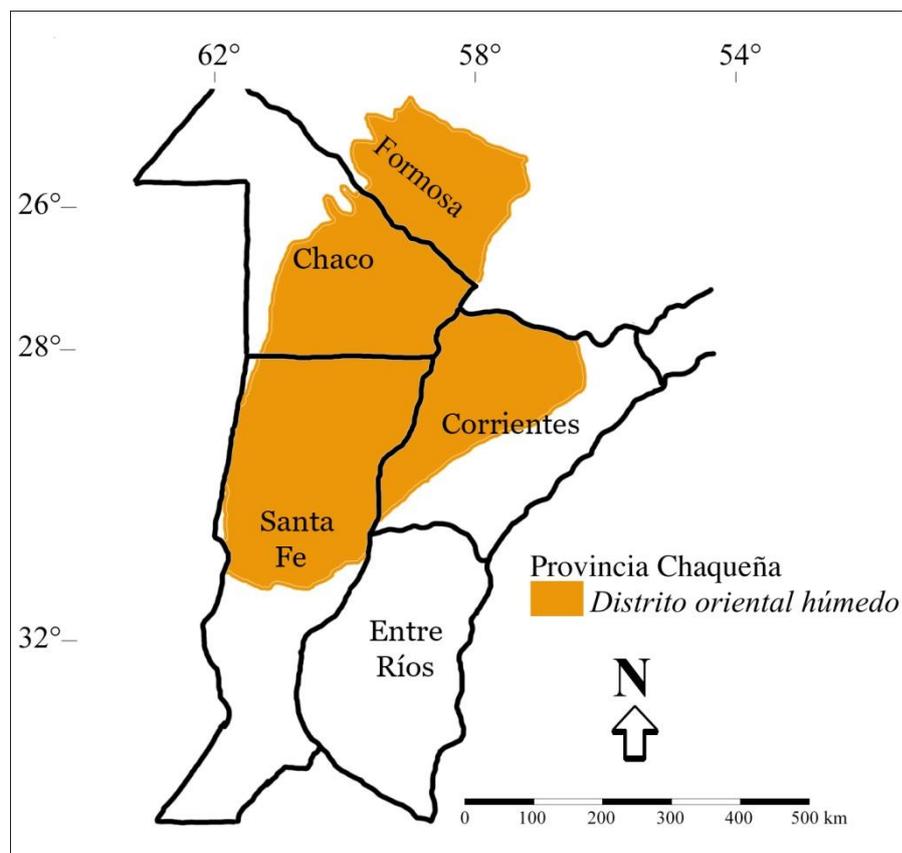


Figura 1. Región fitogeográfica Distrito Oriental chaqueño (extraído y modificado de Fontana, 2014).

2. Datos climatológicos

Con el objeto de examinar la relación entre la biología reproductiva y las variables macroclimáticas del área en el que habitan las especies de este estudio,

se emplearon datos meteorológicos registrados desde enero de 1990 a marzo de 2014, proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional Argentino y el Servicio de Hidrografía Naval Argentino. Se utilizaron los valores medios mensuales de la temperatura media (°C), precipitaciones (mm), humedad relativa (%) y el fotoperíodo (h) de la localidad de Corrientes Capital (Fig. 2A y 2B).

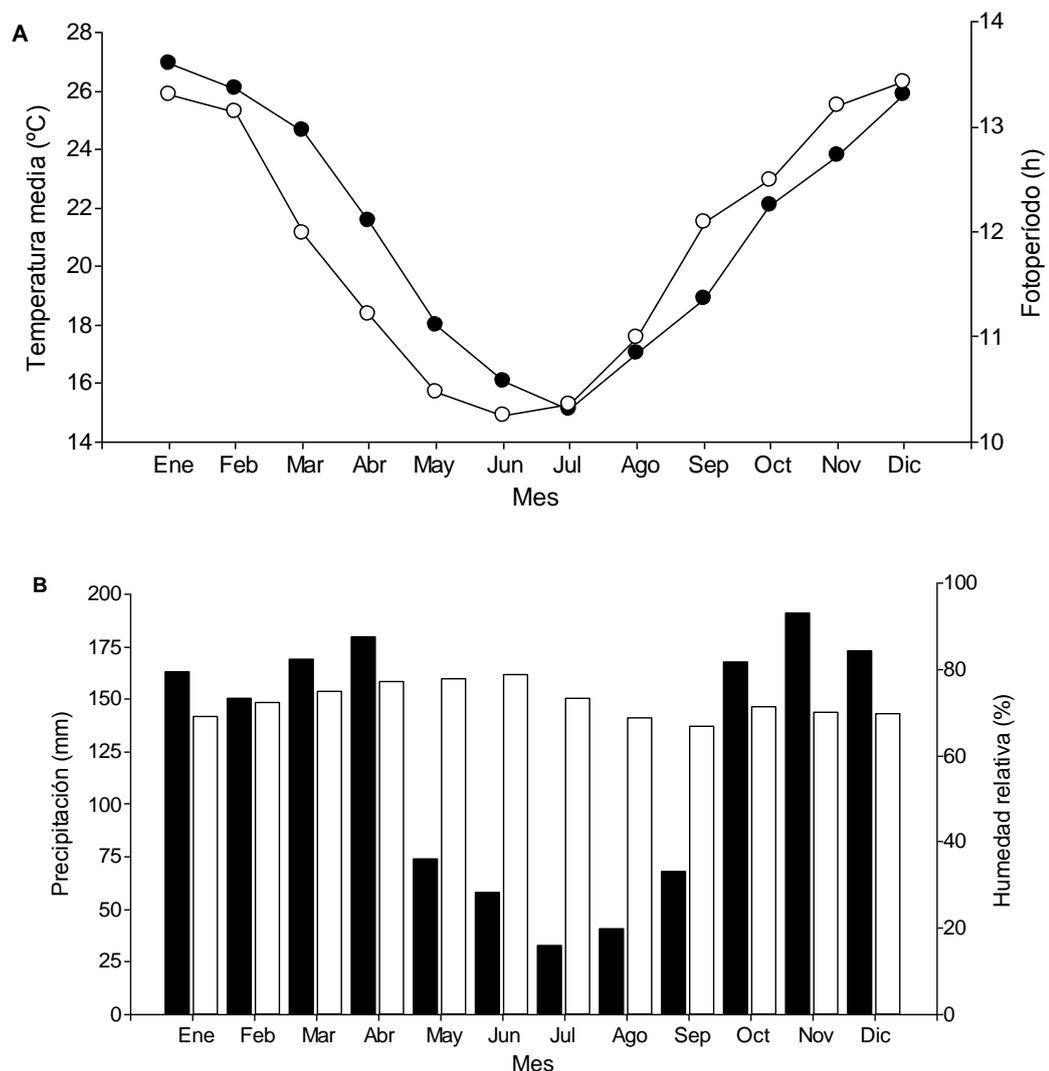


Figura 2. Medias mensuales de las variables climáticas de Corrientes Capital. (A) Temperatura (círculos negros) y fotoperíodo (círculos blancos); (B) precipitaciones (barras negras) y humedad relativa (barras blancas) de enero de 1990 a marzo de 2014.

3. Captura de ejemplares, sitios de captura y ejemplares de colección

Para el presente estudio se instalaron un total de 77 trampas cerco-pozo de caída viva, con formato en “cruz” (con un ángulo entre cerco de 90°), en “Y” (con tres cercos separados en un ángulo de 120°) y en “línea” (un cerco entre dos recipientes), de las cuales 30 se agruparon en dos lotes de 15 trampas cada uno en la localidad de San Cayetano (27°33'22''S, 58°40'33''W), y otras 47 trampas se instalaron en las proximidades de la laguna Pampín (27°28'50''S, 58°44'24''W), situadas en el Departamento Capital de la provincia de Corrientes. Las trampas fueron distribuidas en diferentes ambientes (interior y borde del monte y pastizal), con 5 metros de distancia entre cada una aproximadamente o ubicadas aleatoriamente. Las mismas se acondicionaron con tierra y hojarasca, y fueron revisadas de 1 a 2 veces por semana, permaneciendo activas desde octubre de 2010 a septiembre de 2013. Además, se instalaron 33 refugios artificiales de chapa cartón o fibrocemento en los pastizales de dichos sitios. Finalmente, se efectuaron capturas manuales de especímenes a partir de la búsqueda activa de los mismos. Para esta tesis también se utilizaron ejemplares provenientes de las localidades de Concepción, Colonia Caimán, Paso de la Patria e Isla Apipé de la provincia de Corrientes, y de la localidad de Campo Largo de la provincia del Chaco, proporcionados por diferentes colectores. Asimismo, para completar la muestra se utilizaron 19 ejemplares de la colección herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina (UNNEC), cuyos números de colección y lugares de colecta se detallan, por especie, más adelante. Todos los especímenes capturados en el período 2007-2014 fueron incorporados a dicha colección.

Tropidurus torquatus

Se utilizaron machos ($n = 65$) y hembras ($n = 74$) colectados mensualmente desde diciembre de 2007 a diciembre de 2009. Además se emplearon cinco individuos (un juvenil y cuatro hembras adultas) de la colección herpetológica de la UNNE (UNNEC: 1650, 6269, 6819, 6831, 6878). Todos los ejemplares, incluyendo los de colección, fueron capturados dentro de la ciudad Capital y alrededores, Departamento Capital (27°28'50"S, 58°44'24"W) de la provincia de Corrientes.

Kentropyx viridistriga

Se colectaron machos ($n = 25$) y hembras ($n = 28$) desde marzo de 2011 a julio 2013. También se incorporaron a este estudio una hembra adulta capturada en junio de 2009, y dos ejemplares juveniles de la colección herpetológica de la UNNE (UNNEC: 1058, 9791). Los ejemplares utilizados para el presente estudio pertenecen a las siguientes localidades: ciudad Capital, Departamento Capital (27°28'50''S, 58°44'24''W), Isla Apipé, Departamento Ituzaingó (27°29'13"S, 56°54'33"W) y Colonia Caimán, Departamento San Miguel (28°02'25"S, 57°41'22"W) de la provincia de Corrientes.

Ophiodes intermedius

Se colectaron machos ($n = 16$) y hembras ($n = 25$) desde octubre de 2009 hasta marzo de 2014. Además, se utilizaron cuatro machos adultos (UNNEC: 0849, 6426, 6835, 7237), cinco hembras adultas (UNNEC: 5031, 5714, 6794, 1185, 10056) y un juvenil (UNNEC: 5163) de la colección herpetológica de la UNNE. La totalidad de los ejemplares fueron colectados en las siguientes

localidades: Rincón Ombú Chico, Departamento Ituzaingó (27°16'S, 56°25'W), Paso de la Patria y Santa Ana de los Guácaras, Departamento San Cosme, (27°19'20''S, 58°34'47''W; 27°21'S, 58°39'W), Mburucuyá, Departamento Mburucuyá (28°03'S, 58°14'W), Concepción, Departamento Concepción (28°24'S, 57°53'W), San Cayetano (27°33'22''S, 58°40'33''W) y ciudad Capital (27°28'50''S, 58°44'24''W), Departamento Capital de la provincia de Corrientes, y Campo Largo, Departamento Independencia (27°26'49''S, 58°38'43''W) de la provincia del Chaco.

Mabuya dorsivittata

Se colectaron machos ($n = 15$) y hembras ($n = 21$) desde septiembre de 2011 a mayo de 2013 en el Departamento Capital, Corrientes. Se agregaron dos hembras adultas de la colección herpetológica de la UNNE, provenientes de las localidades de Paraje Loma Alta, Departamento Concepción (UNNEC: 10574; 28°25'21''S, 57°56'57''W) y Paraje Maloyas, Departamento San Luis del Palmar (UNNEC: 10586; 27°42'37''S, 58°09'40''W) de la provincia de Corrientes.

4. Trabajo de laboratorio

Los ejemplares capturados fueron llevados al laboratorio, donde fueron pesados (PC, excepto los ejemplares de colección) con balanza digital (0.01 g) y medidos con calibre electrónico digital (0.1 mm). Luego se los sacrificó por sobreenestesia (carticaina L-adrenalina) en cavidad abdominal, se diseccionaron, se fijaron en solución Bouin o formalina al 10% durante 24 hs y finalmente se preservaron en alcohol 70% en la Colección Herpetológica de la UNNE.

Los datos registrados para cada individuo fueron: sexo, tamaño y/o peso de las gónadas (Fig. 3), longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AnC), altura de la cabeza (AIC), ancho del cuello (ACu), largo axila-ingle (LAI; excepto en *O. intermedius*), ancho máximo del cuerpo (AMC; excepto en *T. torquatus*), ancho de la cadera medido como el ancho del cuerpo a la altura de la inserción de los miembros posteriores (ACP; excepto en *T. torquatus*), ancho del miembro anterior (AMA; excepto en *O. intermedius*) y miembro posterior (AMP, excepto en *O. intermedius*) a la altura de la cintura pectoral y pélvica respectivamente, ancho de la base de la cola a la altura de la cloaca (Aco, excepto en *O. intermedius*), longitud de la cola (Lco, excepto en *O. intermedius*; Fig. 4), y estado de la cola (intacta y cortada o regenerada). Para el análisis de dimorfismo sexual se consideraron solamente los individuos adultos de cada especie.

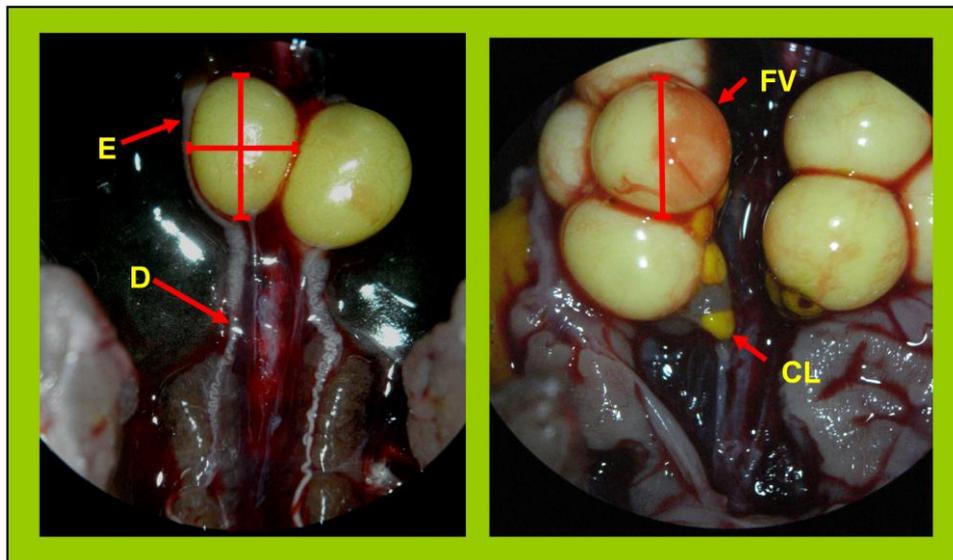


Figura 3. Fotografías de la anatomía interna mostrando testículos (izquierda) y ovarios (derecha) y método de medición. Epidídimo (E), deferente (D), folículo vitelogénico (FV) y cuerpo lúteo (CL).

4.1. Estudio del ciclo reproductivo masculino

El ciclo gonadal de los machos se determinó en base a estudios macroscópicos y microscópicos. Para describir la actividad reproductiva se utilizaron las siguientes variables: peso testicular (PT), medido en balanza digital (0.01 g); largo (LT) y ancho (AT) de los testículos, medidos con calibre digital electrónico (0.1 mm); y volumen testicular (VT), estimado a partir de la fórmula del esferoide: $VT = 4/3\pi(LT/2) (AT/2)^2$.

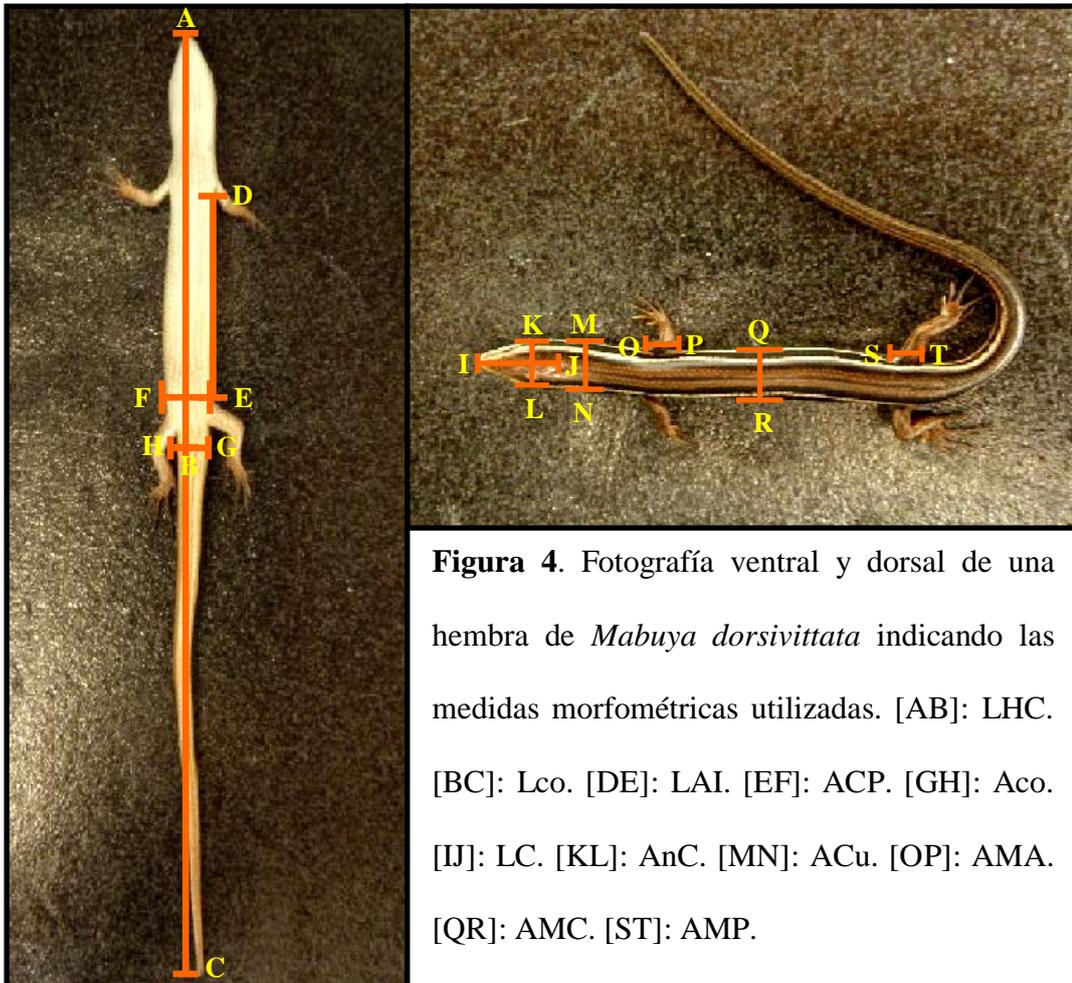


Figura 4. Fotografía ventral y dorsal de una hembra de *Mabuya dorsivittata* indicando las medidas morfométricas utilizadas. [AB]: LHC. [BC]: Lco. [DE]: LAI. [EF]: ACP. [GH]: Aco. [IJ]: LC. [KL]: AnC. [MN]: ACu. [OP]: AMA. [QR]: AMC. [ST]: AMP.

Para describir microscópicamente la actividad gonadal masculina se utilizaron técnicas histológicas convencionales. Arbitrariamente, los testículos izquierdos, junto con sus respectivos epidídimos, fueron removidos, fijados en solución Bouin o formalina al 10%, durante 24 horas y luego preservados en alcohol 70%. Luego las gónadas fueron deshidratadas en una serie de concentración creciente de etanol, clarificadas en alcohol butílico, e incluidas en parafina durante 24 horas en estufa a 52 °C. Posteriormente, el material fue cortado en secciones de 5 µm, y teñido con hematoxilina y eosina. Se determinaron los estadios espermatogénicos conforme al criterio de Mayhew & Wright (1970), tomando en cuenta el tipo de célula germinal más avanzado presente en el margen luminal de los túbulos seminíferos. Los tipos celulares se identificaron en base a los trabajos de Gribbins et al. (2006) y Uribe (2002). Los estadios espermatogénicos se clasificaron como: (I) sólo espermatogonias; (II) espermatoцитos primarios y/o secundarios; (III) espermátidas en diferentes fases de diferenciación; (IV) espermatozoides; (V) regresión inicial, caracterizado por un epitelio germinal de espesor bajo, con amplio lumen tubular, escasos espermatozoides y restos celulares en su interior; (VI) regresión completa o reposo gonadal, caracterizado por un lumen tubular reducido o ausente, abundantes espermatogonias, sin espermatozoides y escasas o ninguna célula en división (modificado de Mayhew & Wright, 1970; Fig. 5).

El tamaño mínimo de madurez sexual en los machos se estimó a partir de la LHC del ejemplar de menor talla que mostró actividad espermatogénica (estadio II a VI) o espermatozoides en el epidídimo.

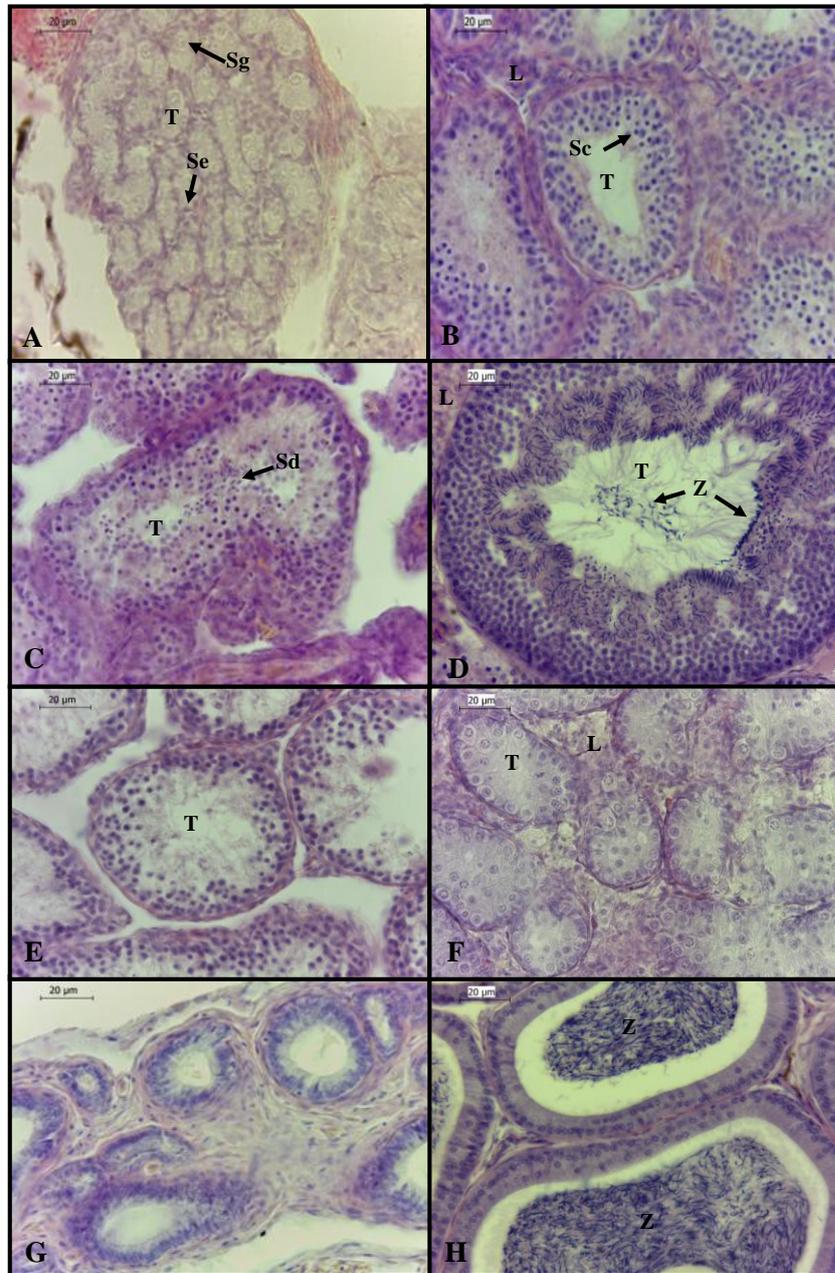


Figura 5. Cortes transversales de túbulos seminíferos testiculares y de epidídimo mostrando los estadios espermatogénicos. (A) Estadio I: espermatogonias y células de Sertoli. (B) Estadio II: espermatocitos. (C) Estadio III: espermátidas. (D) Estadio IV: espermatozoides. (E) Estadio V: regresión inicial. (F) Estadio VI: regresión completa. Epidídimo sin espermatozoides (G) y con espermatozoides (H). Células de Sertoli (Se) y de Leydig (L), espermatogonias (Sg), espermatocitos (Sc), espermátidas (Sd), espermatozoides (Z) y lumen de los túbulos seminíferos (T).

4.2. Estudio del ciclo reproductivo femenino

Para describir el ciclo reproductivo de las hembras se registró la presencia y número de folículos vitelogénicos, huevos oviductales o embriones y cuerpos lúteos. El tamaño folicular, estimado como el diámetro del folículo de mayor tamaño en cada hembra (independientemente si se trata del ovario izquierdo o derecho; Ibarzüengoytía & Cussac, 1998), fue medido con un ocular micrométrico con una precisión de 0.1 mm. En las especies vivíparas, además, se midió el diámetro antero-posterior de los embriones en útero, considerando sólo el de mayor tamaño para describir el ciclo reproductivo femenino.

En las especies ovíparas, también se registró el diámetro mayor y menor de los huevos oviductales utilizando calibre digital electrónico (0.1 mm), a fin de calcular el volumen a partir de la fórmula del esferoide según se describió más arriba.

El tamaño de la puesta se estimó a partir del número de huevos o de embriones en el oviducto. El tamaño mínimo de madurez sexual en las hembras se estableció a partir de la LHC del ejemplar de menor talla con folículos vitelogénicos o huevos oviductales o embriones o cuerpos lúteos. La presencia simultánea de folículos vitelogénicos y huevos o embriones en oviducto, o folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos, se utilizó para indicar la producción de al menos dos puestas por estación reproductiva por hembra (múltiples puestas). Las hembras con folículos no vitelogénicos y oviductos sin pliegues, o con pliegues muy pequeños fueron clasificadas como juveniles. Este método sigue la definición de Ibarzüengoytía & Cussac (1998): “Úteros tipo 1: los pliegues, si están presentes, son pequeños, y nunca se extienden sobre todo el oviducto”.

En las especies vivíparas (*Ophiodes intermedius* y *Mabuya dorsivittata*), las hembras preñadas fueron clasificadas siguiendo el criterio de Leyton *et al.* (1980) que considera tres estadios de desarrollo embrionario: 1) *temprano* (desde segmentación hasta néurula –embriones con somitos–), 2) *medio* (embriones con tronco curvado, miembros elongados con cinco dedos fusionados) y 3) *avanzado* (embriones con gónadas diferenciadas, dedos completamente separados, con escamas y pigmentación; Fig. 6).

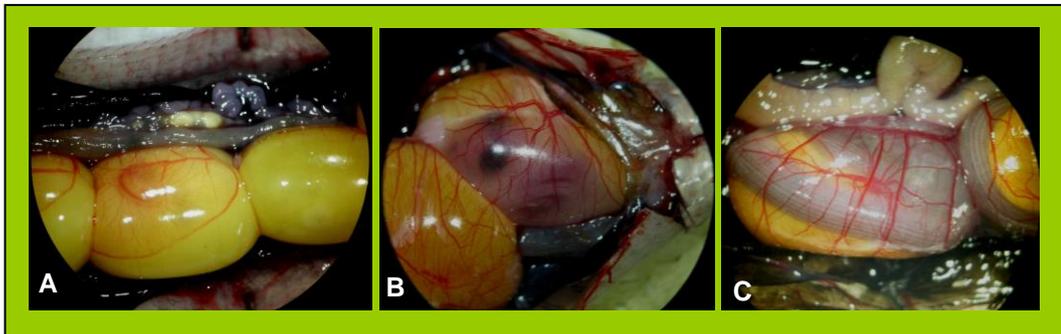


Figura 6. Fotografías que ilustran los diferentes estadios embrionarios del desarrollo: (A) temprano, (B) medio, y (C) avanzado. 10X.

4.3. Cálculo de la inversión reproductiva

La inversión reproductiva en *Tropidurus torquatus* y *Kentropyx viridistriga* se calculó utilizando el peso relativo de la puesta (PRP). El índice del PRP se estimó utilizando dos métodos: 1) $PRP_{inc} = PP / PTH$, donde PP es el peso fresco de la puesta, y PTH es el peso total de la hembra (incluyendo el peso de la puesta); y 2) $PRP_{exc} = PP / PTH - PP$ (al peso total de la hembra se excluye el

peso fresco de la puesta; Shine, 1980; Rodríguez-Romero *et al.*, 2005; Kiefer *et al.*, 2008).

4.4. Proporción operativa de sexos

En sentido estricto, la proporción operativa de sexos (machos:hembras; POS) incluye solamente machos y hembras receptivos (disponibles para la cópula) en la temporada de actividad (Elmen & Oring, 1977; Kvarnemo & Ahnesjo, 1996). Este criterio es difícil de aplicar cuando se cuenta con un tamaño de muestra reducido por mes y/o las especies presentan un breve período de cópula. Por ello, para el análisis del POS se utilizaron todos los machos con actividad espermatogénica (estadio II al IV) y/o con espermatozoides en el epidídimo o en el conducto deferente, y todas las hembras que presentaron folículos vitelogénicos, o folículos vitelogénicos y huevos oviductales o cuerpos lúteos simultáneamente, incluyendo hembras gestantes.

4.5. Estudio del ciclo de los cuerpos grasos

Los cuerpos grasos fueron removidos antes de la fijación del ejemplar y posteriormente pesados en balanza analítica (0.001 g) o digital (0.01 g). Cuando los cuerpos grasos estuvieron significativamente relacionados con la LHC, se utilizaron los residuales de la regresión lineal entre el peso de los cuerpos grasos y la LHC para controlar el efecto de la talla.

5. Tratamiento estadístico de los datos

Los datos fueron transformados a sus logaritmos naturales (\ln) o raíz cuadrada cuando fue necesario alcanzar los supuestos de los tests paramétricos (Zuur *et al.*, 2009), pero cuando los mismos no alcanzaron dichos supuestos se utilizaron sus equivalentes tests no paramétricos, tal como la prueba de Mann-Whitney para la comparación de medias de dos muestras independientes, y el test Binomial para evaluar si existe diferencia en la proporción operativa de los sexos. Para el análisis de comparaciones múltiples se utilizó el método de DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002), que constituye una técnica particionante sin solapamiento de letras entre las medias. La dependencia entre variables fue analizada por regresión lineal simple y múltiple (stepwise) o correlación. En los casos en que las variables independientes se encontraron correlacionadas con la LHC se efectuó un análisis de covarianza (ANCOVA) utilizando la LHC como covariable (Guisande *et al.*, 2006), o se emplearon los residuales de las regresiones lineales para controlar el efecto del tamaño corporal (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997).

Para el análisis de existencia de dimorfismo sexual, la diferencia en la LHC entre los sexos fue estudiada mediante una prueba T para muestras independientes o mediante el test de la U de Mann-Whitney. Para remover el efecto de la LHC, se utilizaron los residuales obtenidos a partir de las regresiones entre los logaritmos naturales de cada variable morfométrica (LC, AnC, AIC, ACu, LAI, AMC, ACP, AMA, AMP, ACo y LCo) y la LHC. Los residuales obtenidos fueron utilizados en un análisis discriminante stepwise (cuyos niveles de significación para las pruebas de entrada y salida de las variables fueron $\alpha = 0.05$ y $\alpha = 0.10$, respectivamente) a fin de determinar las variables que mejor explican las diferencias entre machos y hembras adultos. En el caso de la variable longitud de la cola se llevó a cabo un

análisis de covarianza (ANCOVA), tomándose en cuenta únicamente las colas intactas, utilizando la LHC como covariable.

Además, se efectuó una prueba de Chi cuadrado (χ^2) entre las colas intactas y las colas cortadas o regeneradas entre machos y hembras, a fin de establecer si existe diferencia en la frecuencia de autotomía caudal entre los mismos.

Dado que el número de individuos mensualmente colectado fue pequeño, se agruparon los datos de los diferentes años, de manera de describir un ciclo reproductivo anual general. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de las varianzas fueron testeados por medio de las pruebas de Shapiro-Wilks y de Levene, respectivamente. Los programas utilizados fueron INFOSTAT (versión 2011), SPSS (versión 17.0) y SIGMAPLOT (versión 10.0), con un nivel de significancia del 5% para todos los tests. Se presentan los valores medios ± 1 desvío estándar.

RESULTADOS



BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Tropidurus torquatus*
(SQUAMATA: TROPIDURIDAE)

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Tropidurus torquatus* (SQUAMATA: TROPIDURIDAE)**1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual**

La mínima talla adulta hallada en los machos fue de 63,2 mm de longitud hocico-cloaca (LHC), y correspondió a un individuo con espermátidas redondas o en proceso de elongación (estadio III). En el caso de las hembras, la mínima talla adulta fue de 64,6 mm LHC, y correspondió a una hembra con folículos vitelogénicos. La LHC de los machos adultos varió de 63,2 a 127,5 mm ($\bar{X} = 101,2 \pm 18,9$ mm, $n = 55$) y el peso corporal varió de 7,69 a 75,09 g ($\bar{X} = 40,89 \pm 20,45$ g, $n = 55$), mientras que la LHC de las hembras adultas varió de 64,6 a 122,2 mm ($\bar{X} = 89,7 \pm 11,9$ mm, $n = 61$) y el peso corporal varió de 7,96 a 55,97 g ($\bar{X} = 24,11 \pm 9,22$ g, $n = 61$). La LHC de los machos juveniles varió de 31,1 a 60,0 mm ($\bar{X} = 44,6 \pm 9,2$ mm, $n = 10$) y el peso corporal de 0,77 a 7,70 g ($\bar{X} = 3,05 \pm 2,04$ g, $n = 10$), mientras que la LHC de las hembras juveniles varió de 34,9 a 64,3 mm ($\bar{X} = 49,7 \pm 11,3$ mm, $n = 14$) y el peso corporal de 0,85 a 8,00 g ($\bar{X} = 4,56 \pm 2,78$ g, $n = 13$).

En cuanto al dimorfismo sexual en *T. torquatus*, los machos presentaron mayor LHC (Mann-Whitney; $W = 3911$, $P < 0,001$, $n = 116$), colas más largas (ANCOVA, $F_{1,55} = 8,18$, $P = 0,006$, $n = 58$, utilizando la LHC como covariable), y cabezas más largas y altas (Fig. 7), mientras que las hembras registraron un mayor largo axila-ingle (análisis discriminante; $\lambda = 0,366$, $\chi^2 = 113$, $gl = 3$, $P < 0,001$, $n = 116$). Con respecto a la frecuencia de autotomía caudal, no se registraron diferencias significativas entre sexos ($\chi^2 = 0,03$, $gl = 1$, $P = 0,852$, $n = 116$). Los machos registraron un 51 % (28 de 55 ejemplares) de colas cortadas y regeneradas

y las hembras un 49 % (30 de 61 ejemplares). Además, no se encontró dependencia ni de la talla ni del peso corporal en la condición de la cola para ambos sexos, dado que los machos con colas intactas no mostraron diferencias en LHC y peso corporal respecto de aquellos machos con colas cortadas y regeneradas (Mann-Whitney; LHC: $W = 701$, $P = 0,354$; PC: $W = 705$, $P = 0,390$), ni tampoco en las hembras (LHC: $W = 977,5$, $P = 0,493$; PC: $W = 943,5$, $P = 0.845$).

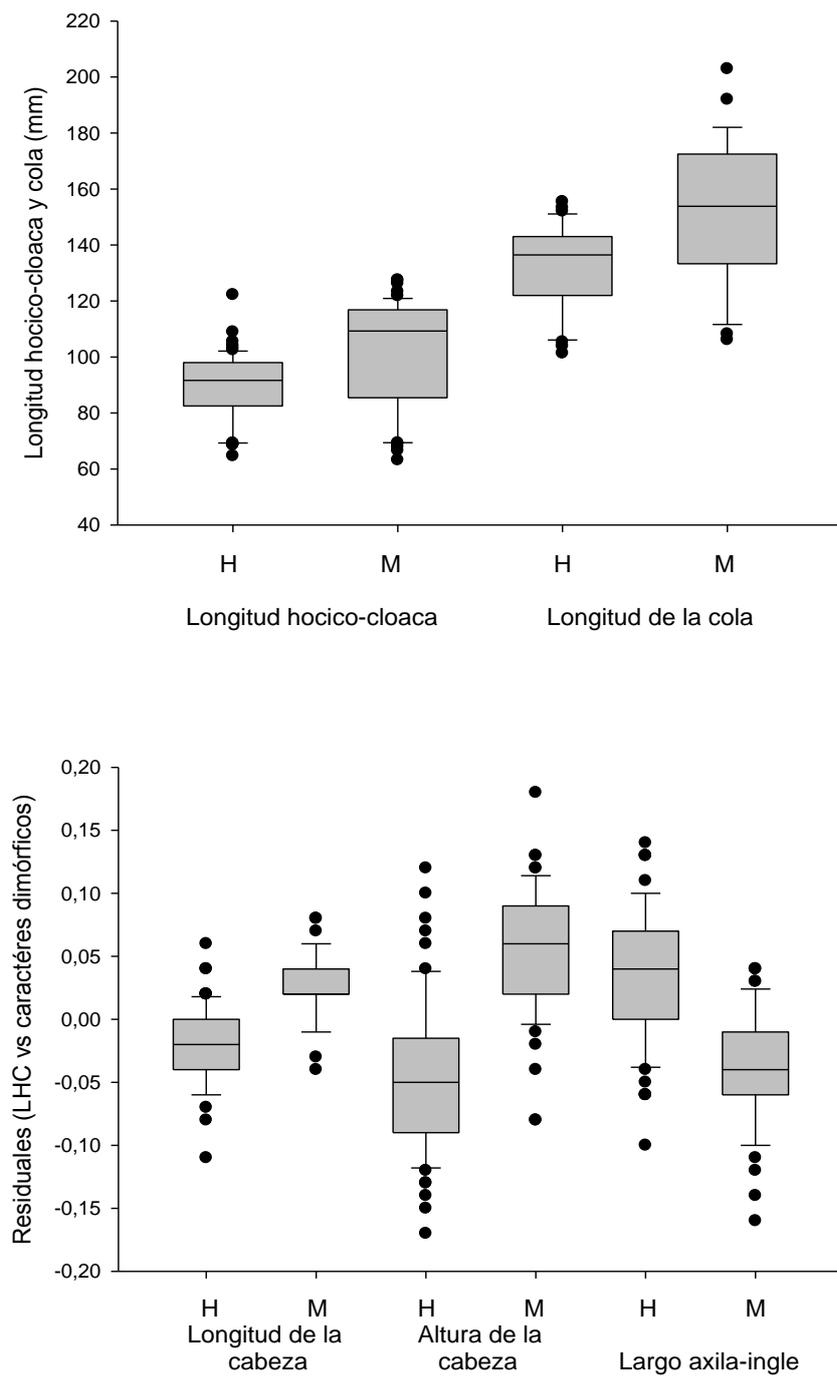


Figura 7. Diagramas de caja de las características dimórficas significativas ($P < 0,05$) de machos (M) y hembras (H) de *Tropidurus torquatus*. Los puntos negros representan los valores atípicos.

2. Ciclo reproductivo masculino

Durante los meses de enero, marzo, mayo, junio, julio y octubre (Fig. 8) se hallaron machos juveniles ($n = 10$, estadio I). Los machos adultos exhibieron testículos en estadio II (espermocitos, $n = 3$) en octubre y diciembre, y en estadio III (espermátides, $n = 6$) en mayo, julio, noviembre y diciembre. Se capturaron machos con testículos en estadio IV (espermatozoides en túbulos seminíferos, $n = 38$) durante todo el año, mientras que machos con regresión testicular inicial ($n = 8$) con espermatozoides remanentes y restos celulares fueron capturados desde enero hasta abril (Fig. 8).

La presencia de espermatozoides en epidídimo estuvo exclusivamente asociada a testículos en estadio IV. Sólo cuatro individuos con estadio IV capturados en marzo ($n = 1$), abril ($n = 1$), mayo ($n = 1$) y noviembre ($n = 1$) no presentaron espermatozoides en el epidídimo.

Las relaciones entre peso y volumen testiculares contra la LHC fueron positivas y significativas (regresión lineal; LHC vs PT: $r^2 = 0,51$, $\beta = 3,61 \pm 0,49$, $F_{1,51} = 53,4$, $P < 0,001$, $n = 53$; LHC vs VT: $r^2 = 0,46$, $\beta = 3,57 \pm 0,49$, $F_{1,53} = 44,49$, $P < 0,001$, $n = 55$). Las medias ajustadas de estos parámetros testiculares mostraron una variación anual similar, registrándose valores bajos de diciembre a abril, y el valor medio mínimo en febrero (Fig. 9), coincidiendo con la única época del año en la que se capturaron machos con regresión testicular (Fig. 8).

Los valores medios más altos se registraron entre agosto y noviembre, cuando se observa un alto porcentaje de machos con estadio espermatogénico IV (80-100 %).

Los machos mayores a 80 mm de LHC presentaron espermiación (estadio IV) durante todo el año, mientras que los que se encontraron por debajo de esta

talla exhibieron estadios espermatogénicos IV solo a partir de la segunda mitad del año (Fig. 10).

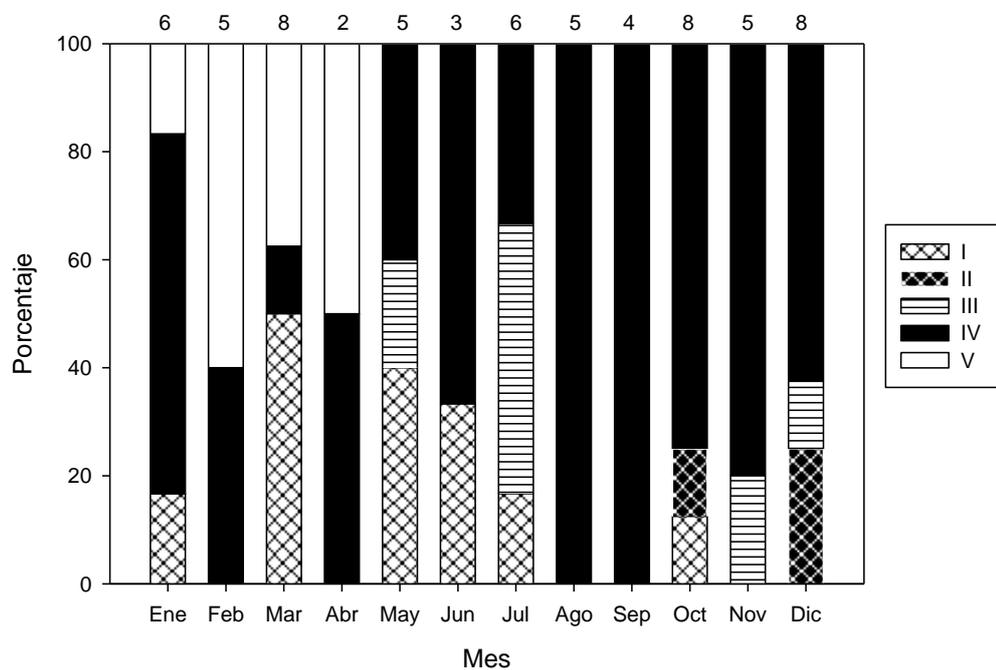


Figure 8. Ciclo reproductivo de los machos de *Tropidurus torquatus*. Se presenta el porcentaje de machos con cada estadio espermatogénico en cada mes: (I) Solo espermatogonias, (II) espermatocitos primarios y secundarios, (III) espermátidas, (IV) espermatozoides en los túbulos seminíferos, y (V) regresión inicial con restos celulares y escasos espermatozoides en los túbulos. Los números arriba de las barras indican el tamaño de la muestra.

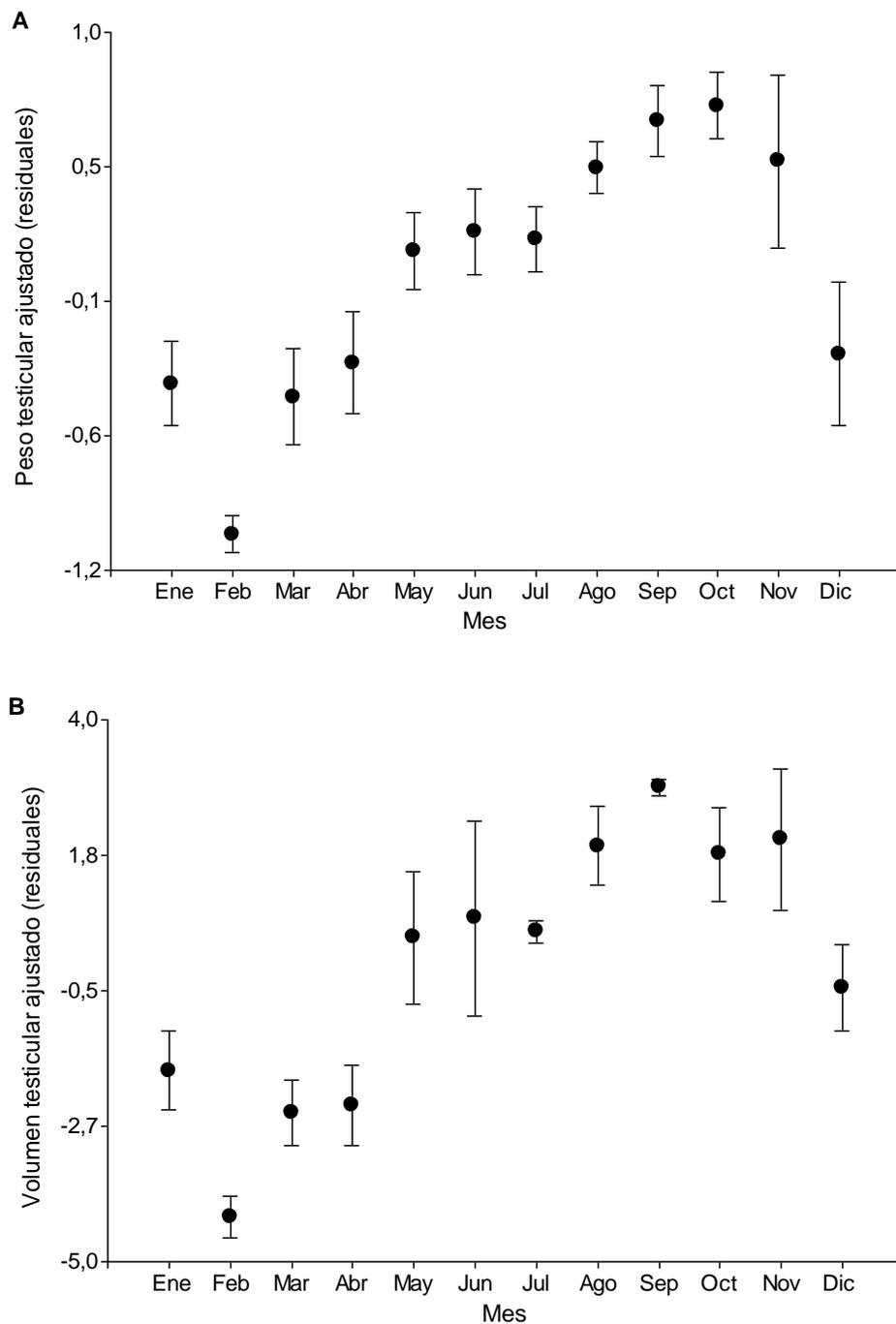


Figura 9. Medias mensuales y error estándar de los parámetros testiculares ajustados. (A) Volumen testicular (mm^3), y (B) peso testicular (g) de *Tropidurus torquatus* adultos. Los ciclos de los parámetros testiculares son presentados como residuales de las regresiones del \ln de la LHC contra el \ln del volumen y el \ln del peso testicular.

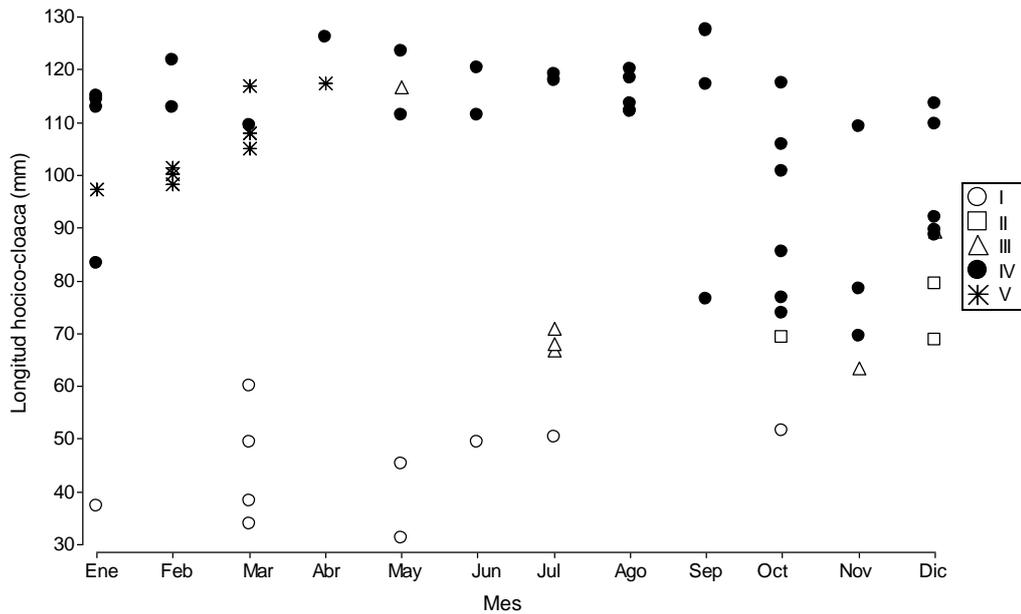


Figura 10. Distribución del tamaño corporal de los machos (LHC; mm) de *Tropidurus torquatus* en base a los estadios espermatogénicos a lo largo del año: (I) Túbulos seminíferos (TS) con espermatogonia (círculos blancos); (II) TS con espermatoцитos primarios y secundarios (cuadrados); (III) TS con espermátidas (triángulos); (IV) TS con espermatozoides (círculos negros); y (V) testículos en regresión temprana (asteriscos).

El volumen y peso testiculares medios ajustados variaron significativamente en relación con la actividad espermatogénica, considerando a los ejemplares con estadios del II al V (DGC ANOVA; VT: $F_{3,51} = 6,33$, $P = 0,001$, $n = 55$; PT: $F_{3,49} = 9,99$, $P < 0,001$, $n = 53$). El valor medio más alto para ambos parámetros testiculares fue registrado en machos con estadio IV, siendo significativamente diferente de los demás estadios (Fig. 11).

Las variables ambientales como la temperatura, el fotoperíodo, la humedad relativa y las lluvias no mostraron relación con los parámetros testiculares

(regresión lineal múltiple stepwise; VT: $F_{5,6} = 2,34$, $P = 0,165$; PT: $F_{5,6} = 1,89$, $P = 0,229$).

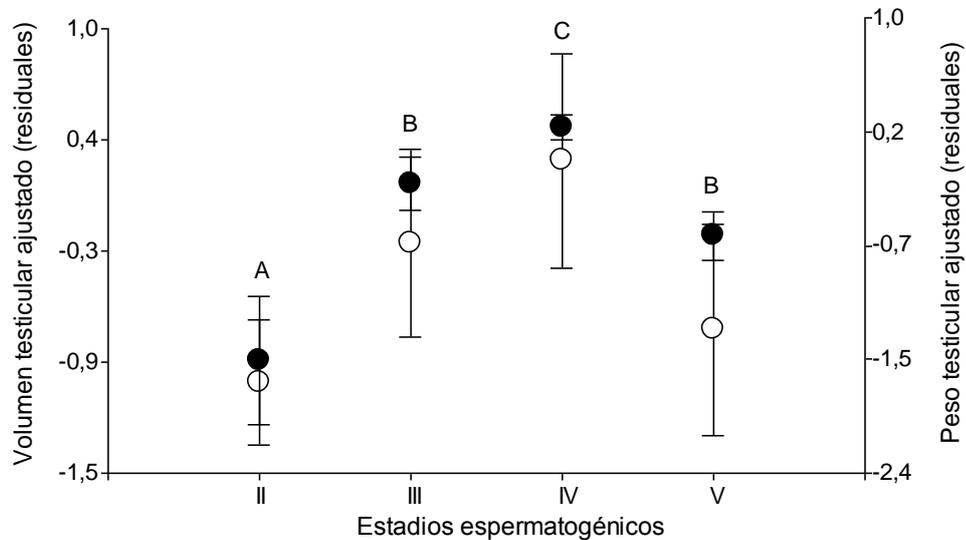


Figura 11. Medias ajustadas y error estándar del volumen testicular (círculos blancos) y peso testicular (círculos negros) en relación con los estadios espermatozóicos de *Tropidurus torquatus* adultos: (II) espermatozóitos; (III) espermátidas; (IV) espermatozóidos; y (V) regresión testicular inicial. Las letras diferentes indican diferencias significativas (DGC ANOVA, $P < 0,05$).

3. Tamaño folicular y ciclo reproductivo femenino

Las hembras adultas exhibieron crecimiento folicular desde comienzos del invierno (julio), cuando inicia la vitelogénesis, hasta comienzos de verano (enero; Fig. 12). La presencia simultánea de folículos vitelogénicos y huevos oviductales, o folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos, fueron observados desde el invierno tardío (septiembre) hasta inicios de verano (enero), indicando la producción de al

menos dos puestas por estación reproductiva (múltiples puestas; Fig. 12). Estos eventos reproductivos simultáneos fueron registrados solamente en hembras mayores a 73 mm de LHC (Fig. 13). Desde mediados de verano (febrero) hasta el otoño tardío (junio), las hembras adultas colectadas se encontraron en estado no reproductivo (quiescencia gonadal), aunque a comienzos de verano (enero), una hembra fue capturada con folículos vitelogénicos agrandados (folículo vitelogénico de mayor tamaño = 10,4 mm; Fig. 12). Solo la hembra de mayor talla (122,2 mm de LHC) exhibió signos de senescencia, con ovarios de tamaño pequeño, y úteros morfológicamente similares a los que presentan las hembras juveniles.

La regresión múltiple (stepwise) mostró una relación significativa entre el crecimiento folicular y el fotoperíodo (coeficiente estandarizado $\beta = 0,93$), y entre el crecimiento folicular y las lluvias del período 2007-2009 (coeficiente estandarizado $\beta = -0,56$). Estas dos variables climáticas explicaron el 85% de la variación en el tamaño folicular ($F_{2,4} = 11,67$, $P = 0,021$) durante la estación reproductiva.

4. Desarrollo embrionario, incubación y nacimientos

La primera hembra con folículos vitelogénicos fue capturada al inicio del invierno (julio), mientras que la primera hembra con cuerpos lúteos fue colectada a comienzos de primavera (octubre; Fig. 12). Este resultado indica que el tiempo mínimo entre la vitelogénesis y la postura es de tres meses. Juveniles con cicatrices umbilicales fueron capturados desde mediados de verano (finales de enero) a comienzos de invierno (julio), y su tamaño corporal varió de 31 a 40 mm de LHC. El período de tiempo entre la captura de la primera hembra con cuerpos

lúteos y la observación de juveniles con cicatriz umbilical en el campo indicó un tiempo mínimo desde la postura hasta la eclosión de los huevos de tres meses. Las hembras adultas con talla pequeña (65-80 mm de LHC) iniciaron su actividad reproductiva dos meses más tarde en la estación de cría, depositando sus huevos al final de dicha estación (diciembre; Fig. 13).

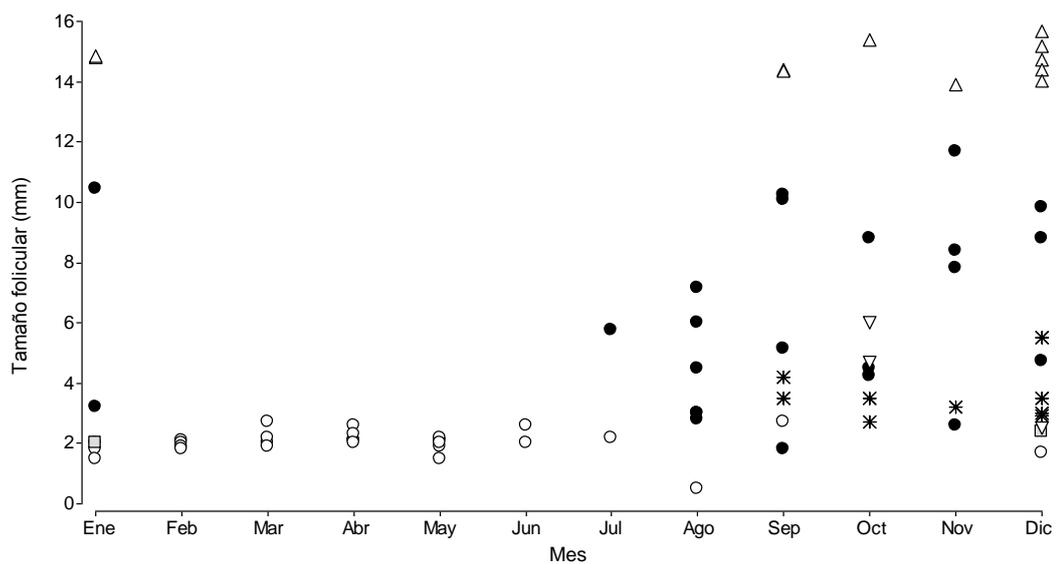


Figura 12. Variación del tamaño folicular en hembras adultas de *Tropidurus torquatus* a lo largo del año. Se indica la presencia de hembras con folículos no vitelogénicos (círculos blancos); hembras con folículos vitelogénicos (círculos negros); hembras con folículos vitelogénicos y huevos oviductales (asteriscos); hembras con folículos no vitelogénicos y huevos oviductales (cuadrados); hembras con folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos (triángulos invertidos); y los valores promedios entre el ancho y el largo de los huevos oviductales (triángulos).

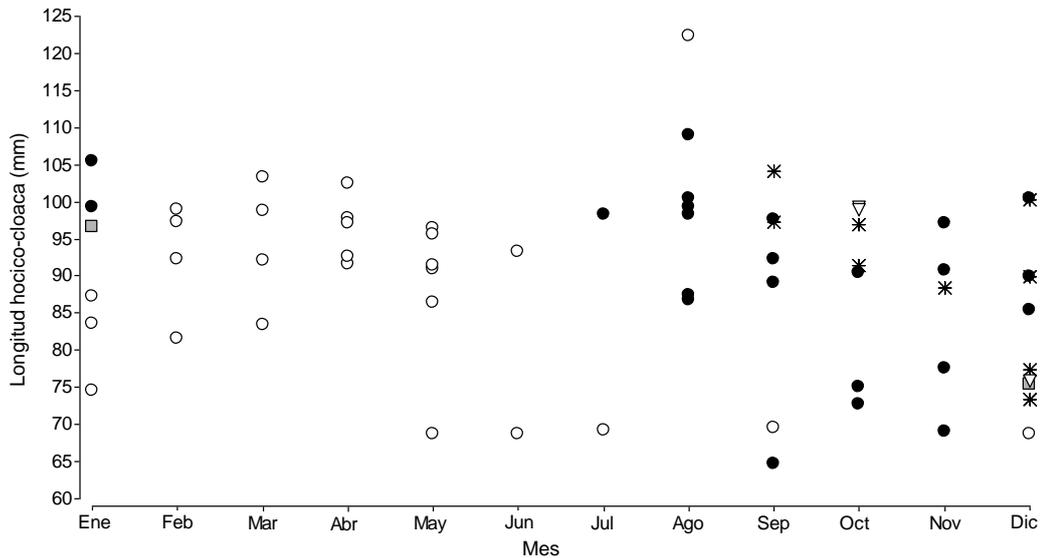


Figura 13. Distribución del tamaño corporal de las hembras de *Tropidurus torquatus* (LHC; mm) en base a las condiciones reproductivas a lo largo del año: con folículos no vitelogénicos (círculos blancos); folículos vitelogénicos (círculos negros); folículos vitelogénicos y huevos oviductales (asteriscos); huevos oviductales y folículos no vitelogénicos (cuadrados); folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos (triángulos).

5. Tamaño de la puesta e inversión reproductiva de la hembra

El tamaño de la puesta varió de 4 a 9 huevos ($\bar{x} = 6,3 \pm 1,5$, $n = 11$) y estuvo positivamente correlacionada con la LHC de la hembra (correlación de Pearson, $r = 0,88$, $P < 0,001$, $n = 11$; Fig. 14) y también con el peso corporal ($r = 0,95$, $P < 0,001$, $n = 11$). El volumen medio de los huevos fue de $992,7 \pm 87,2 \text{ mm}^3$ ($n = 11$) y no estuvo relacionado con la LHC de la hembra ($r = 0,21$, $P = 0,53$, $n = 11$; Fig. 15) ni con el peso corporal ($r = 0,27$, $P = 0,43$, $n = 11$). El promedio del peso total de la puesta fue de $0,92 \pm 0,15 \text{ g}$ ($n = 6$) y el peso de los huevos fue de $0,89 \pm 0,17 \text{ g}$ ($n = 40$). No se halló relación entre el volumen del huevo y el tamaño de la

puesta (correlación de Pearson, $r = 0,36$, $P = 0,28$, $n = 11$). Incluso después de considerar el efecto del tamaño de la hembra, la relación entre el volumen huevo y el tamaño de la puesta no fue significativa (correlación parcial, $r = 0,47$, $P = 0,148$, $n = 11$). Tampoco se encontró relación entre estas dos variables considerando al peso corporal de la hembra como covariable (correlación parcial, $r = 0,35$, $P = 0,292$, $n = 6$). El análisis de la inversión reproductiva mostró que el peso relativo de la puesta(inc) varió de 0,16 a 0,26 ($\bar{x} = 0,22 \pm 0,04$, $n = 6$) y el peso relativo de la puesta(exc) varió de 0,18 a 0,35 ($\bar{x} = 0,28 \pm 0,06$, $n = 6$).

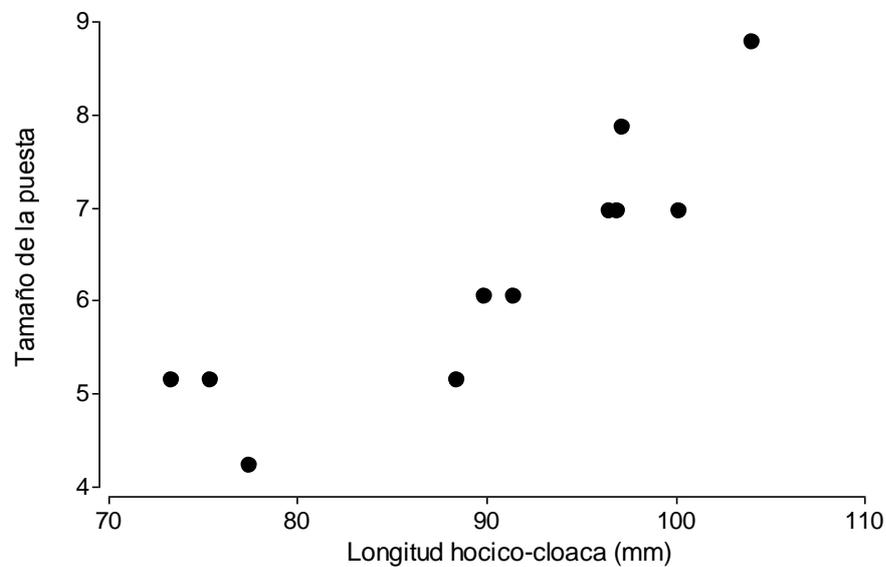


Figura 14. Relación entre el tamaño de la puesta y la longitud hocico-cloaca de cada hembra en *Tropidurus torquatus*.

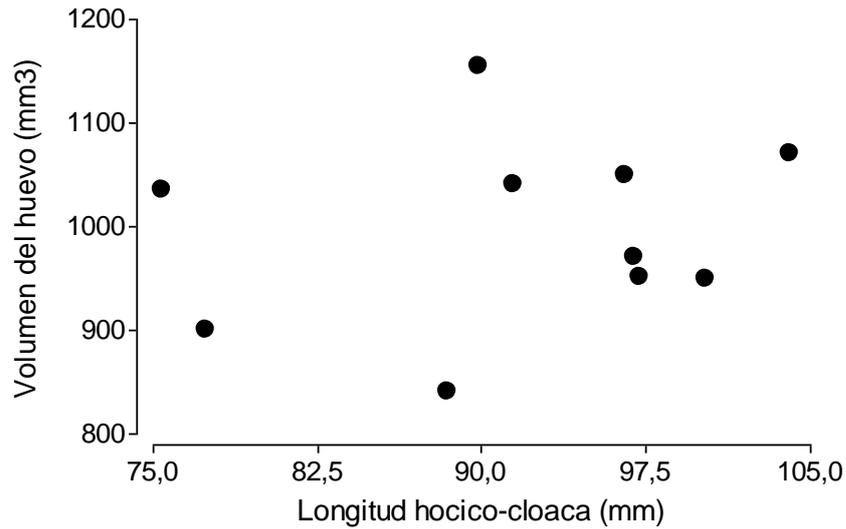


Figura 15. Relación entre el volumen del huevo y la longitud hocico-cloaca de cada hembra en *Tropidurus torquatus*.

6. Proporción operativa de sexos

Un total de 55 machos adultos y 61 hembras adultas fueron capturados durante el período 2007-2009. Al considerar solamente los individuos adultos receptivos (47 machos y 33 hembras), no se registró diferencias la proporción operativa de sexos (test binomial, $P = 0,146$, $n = 80$). La proporción operativa de sexos fue de 0,6:0,4 ($\sigma^{\text{♂}}$: $\sigma^{\text{♀}}$), es decir, 1,4 machos receptivos por hembra receptiva.

7. Actividad anual

Machos y hembras adultos de *T. torquatus* fueron observados durante todo el año (Fig. 16). En cambio, los juveniles sólo fueron observados entre enero y

julio, luego de este período las capturas se hicieron menos frecuentes (agosto-noviembre).

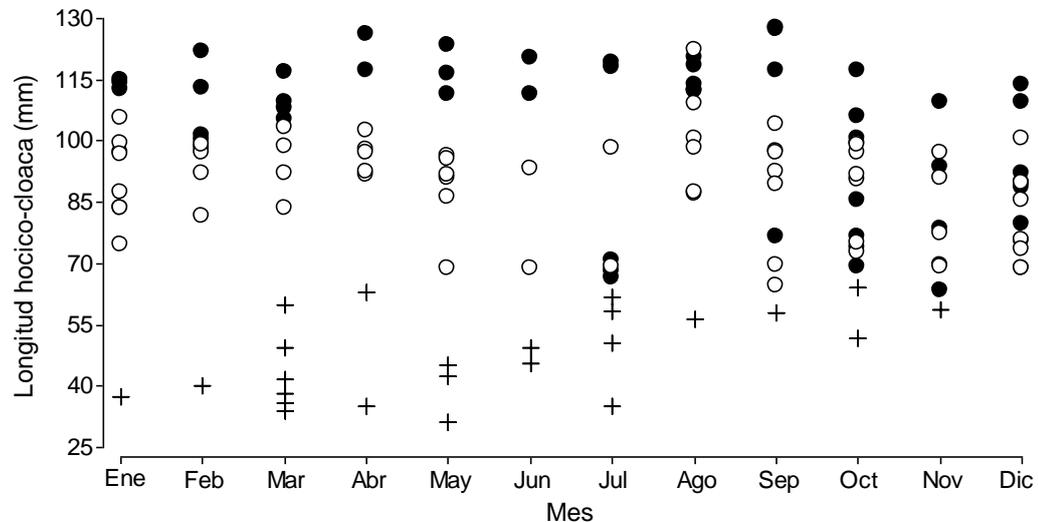


Figura 16. Distribución del tamaño corporal (LHC; mm) a lo largo del año en *Tropidurus torquatus*: machos adultos (círculos negros), hembras adultas (círculos blancos), y juveniles (cruces).

8. Ciclo de los cuerpos grasos

El peso de los cuerpos grasos en hembras y machos adultos se relacionó con la LHC (correlación de Spearman; machos: $r_s = 0,67$, $P < 0,001$, $n = 55$; hembras: $r_s = 0,51$, $P < 0,001$, $n = 61$). Los valores medios ajustados de los cuerpos grasos variaron mensualmente en los machos (DGC ANOVA; $F_{11,43} = 4,54$, $P < 0,001$) y en las hembras ($F_{11,48} = 6,98$, $P < 0,001$), y estuvieron inversamente correlacionados con el volumen testicular ajustado ($r_s = -0,69$, $P < 0,001$) y con el tamaño folicular ($r_s = -0,57$, $P < 0,001$; Fig. 17A y 17B).

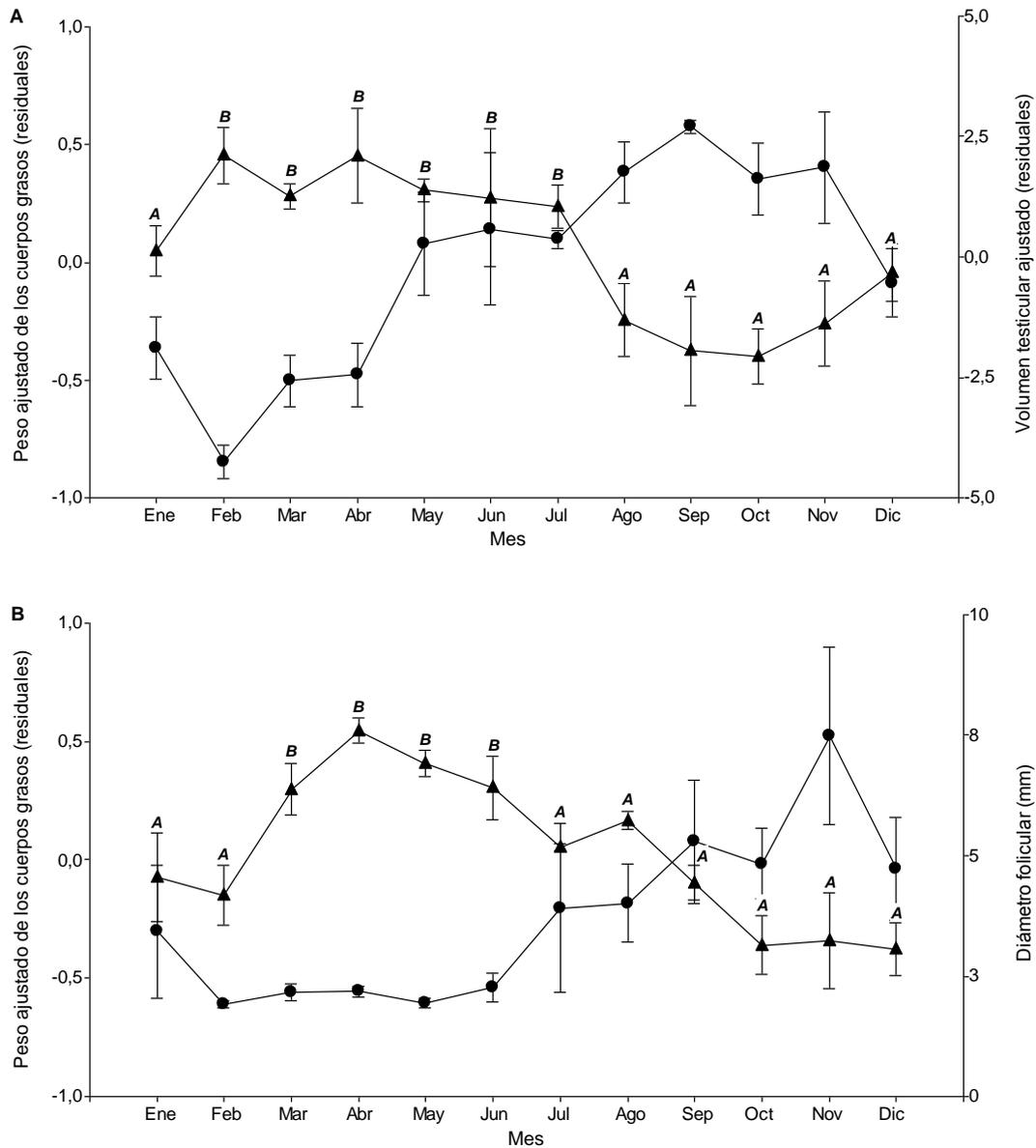


Figura 17. Ciclo anual de los cuerpos grasos en *Tropidurus torquatus*. (A) Medias mensuales de los residuales obtenidos de las regresiones entre el peso de los cuerpos grasos y la longitud hocico-cloaca (triángulos), y entre el volumen testicular y la longitud hocico-cloaca (círculos). (B) Medias mensuales de los residuales obtenidos de la regresión lineal entre el peso de los cuerpos grasos y la longitud hocico-cloaca (triángulos), y las medias de los diámetros de los folículos más grandes (círculos). Las barras indican los errores estándares y las letras diferentes indican diferencias significativas (DGC ANOVA, $P < 0.05$).

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Kentropyx viridistriga*
(SQUAMATA: TEIIDAE)

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Kentropyx viridistriga* (SQUAMATA: TEIIDAE)**1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual**

La talla mínima adulta de los machos fue de 54,8 mm de LHC, y correspondió a un espécimen con espermatozoides en túbulos seminíferos (estadio IV). En las hembras, la talla mínima adulta fue de 64,1 mm de LHC, y correspondió a un ejemplar con huevos oviductales.

Las tallas de los machos adultos variaron de 54,8 a 81,0 mm de LHC ($\bar{x} = 70,2 \pm 6,5$, $n = 25$), y el peso corporal varió de 4,11 a 12,98 g ($\bar{x} = 7,96 \pm 2,29$, $n = 25$), mientras que las tallas de las hembras adultas variaron de 64,1 a 83,0 mm de LHC ($\bar{x} = 73,2 \pm 4,6$, $n = 23$), y el peso corporal varió de 5,37 a 13,31 g ($\bar{x} = 8,09 \pm 1,86$, $n = 23$).

Con respecto al dimorfismo sexual, no se hallaron diferencias entre hembras y machos en la LHC (prueba T; $T = -1,79$, $gl = 49$, $P = 0,080$, $n = 48$; Fig. 18). Sin embargo, las hembras exhibieron una distancia axila-ingle proporcionalmente mayor que los machos (análisis discriminante; $\lambda = 0,166$, $\chi^2 = 79,88$, $gl = 3$, $P < 0,001$, $n = 48$, Fig. 13), y los machos presentaron cabezas más largas y altas (LC, AC, respectivamente), y colas más largas (ANCOVA; $F_{1,28} = 12,03$, $P = 0,001$, $n = 31$, LHC como covariable). Además, solo los machos mostraron espolones (escamas modificadas) a los lados de la cloaca (Fig. 19).

Machos y hembras adultos no mostraron diferencias en la frecuencia de la autotomía caudal ($\chi^2 = 0,01$, $gl = 1$, $P = 0,929$, $n = 48$). Asimismo, las colas cortadas y regeneradas se registraron en el 36% de los machos (9 de 25 ejemplares) y en el 34,8% de las hembras (8 de 23 ejemplares). Machos y hembras con colas intactas no mostraron diferencias en el tamaño del cuerpo o del peso corporal en comparación con machos y hembras con colas cortadas o regeneradas, respectivamente (T-test_(machos), LHC, $T =$

$-0,74$, $P = 0,469$; peso corporal, $T = 0,24$, $P = 0,812$; T-test_(hembras), LHC, $T = -1,62$, $P = 0,119$; peso corporal, $T = 0,28$, $P = 0,781$).

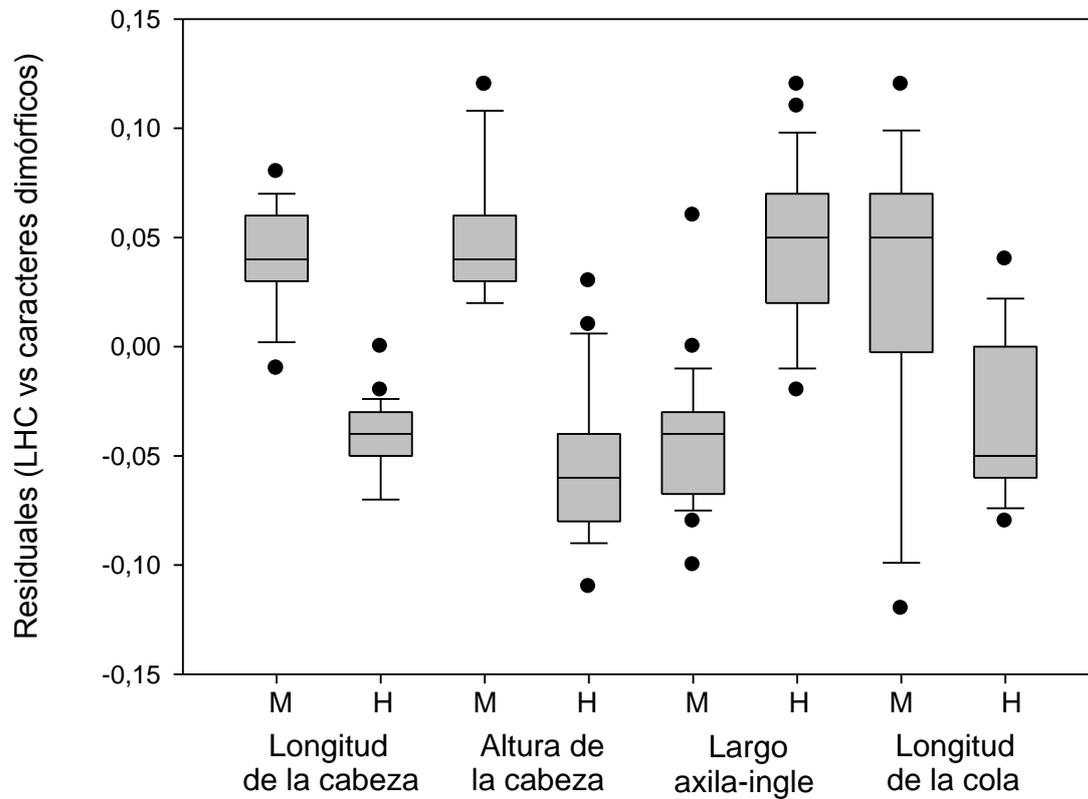


Figura 18. Diagramas de caja de las características dimórficas significativas ($P < 0,05$) de machos (M) y hembras (H) de *Kentropyx viridistriga*. Los puntos negros representan los valores atípicos.

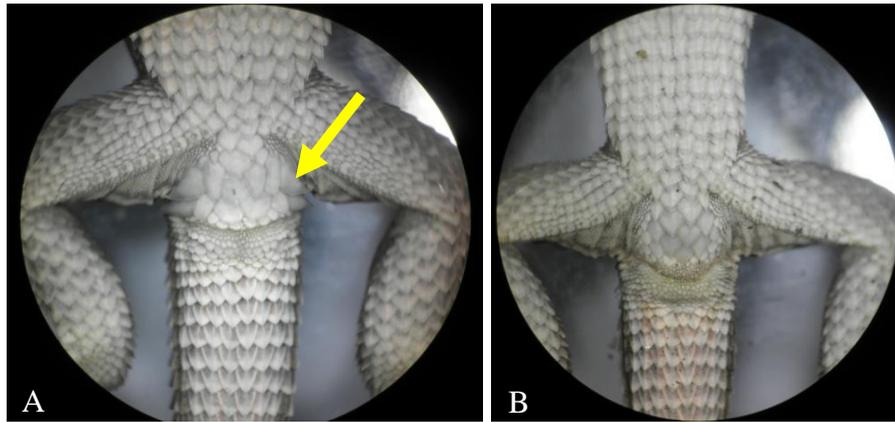


Figura 19. Vista ventral de *Kentropyx viridistriga*. (A) Macho adulto y (B) hembra adulta. La flecha señala las escamas precloacales modificadas en forma de espolones. 10X.

2. Ciclo reproductivo masculino

Todos los machos colectados durante la temporada de actividad estacional (diciembre-mayo) exhibieron espermatozoides en los túbulos seminíferos testiculares ($n = 25$, estadio IV), y todos los machos con testículo en estadio IV, con excepción del único macho capturado en diciembre, presentaron una masa central de esperma en el epidídimo. La relación entre la LHC de los machos y el tamaño testicular (DT) fue positiva y significativa (regresión lineal, $r^2 = 0,36$, $F_{1,23} = 13,1$, $\beta = 0,50 \pm 0,14$, $P = 0,001$, $n = 25$). El tamaño testicular ajustado (residuales) muestra que el valor medio más alto es alcanzado a mediados del verano (febrero) y que luego se reduce durante los meses de otoño, cuando la temperatura y el fotoperíodo también decrecen (Fig. 20).

3. Tamaño folicular y ciclo reproductivo femenino

Las hembras exhiben folículos vitelogénicos desde mediados del verano (febrero) hasta finales del otoño (junio), y el tamaño folicular mostró un comportamiento bimodal, alcanzando los valores máximos a finales del verano (marzo) y a mediados del otoño (mayo; Fig. 21). La presencia de hembras con folículos vitelogénicos grandes pre-ovulatorios (mayor tamaño folicular = 8.0 mm), huevos oviductales y cuerpos lúteos en febrero (Fig. 21) indican que el ciclo vitelogénico comienza antes de esta fecha. La última hembra adulta se capturó a finales de otoño (junio) y mostró folículos vitelogénicos (mayor tamaño folicular = 4.4 mm; Fig. 21) y cuerpos lúteos. La actividad reproductiva se registró durante los meses en que las precipitaciones son abundantes, y se extendió hasta el otoño cuando la temperatura y el fotoperíodo disminuyeron (Fig. 20). La presencia simultánea de folículos vitelogénicos y huevos oviductales o cuerpos lúteos fue observada desde mediados de verano (febrero) hasta finales de otoño (junio), indicando la producción de al menos dos puestas por estación reproductiva (múltiples puestas; Fig. 21). Estos eventos reproductivos simultáneos fueron registrados en hembras con LHC mayores a 64 mm (Fig. 22).

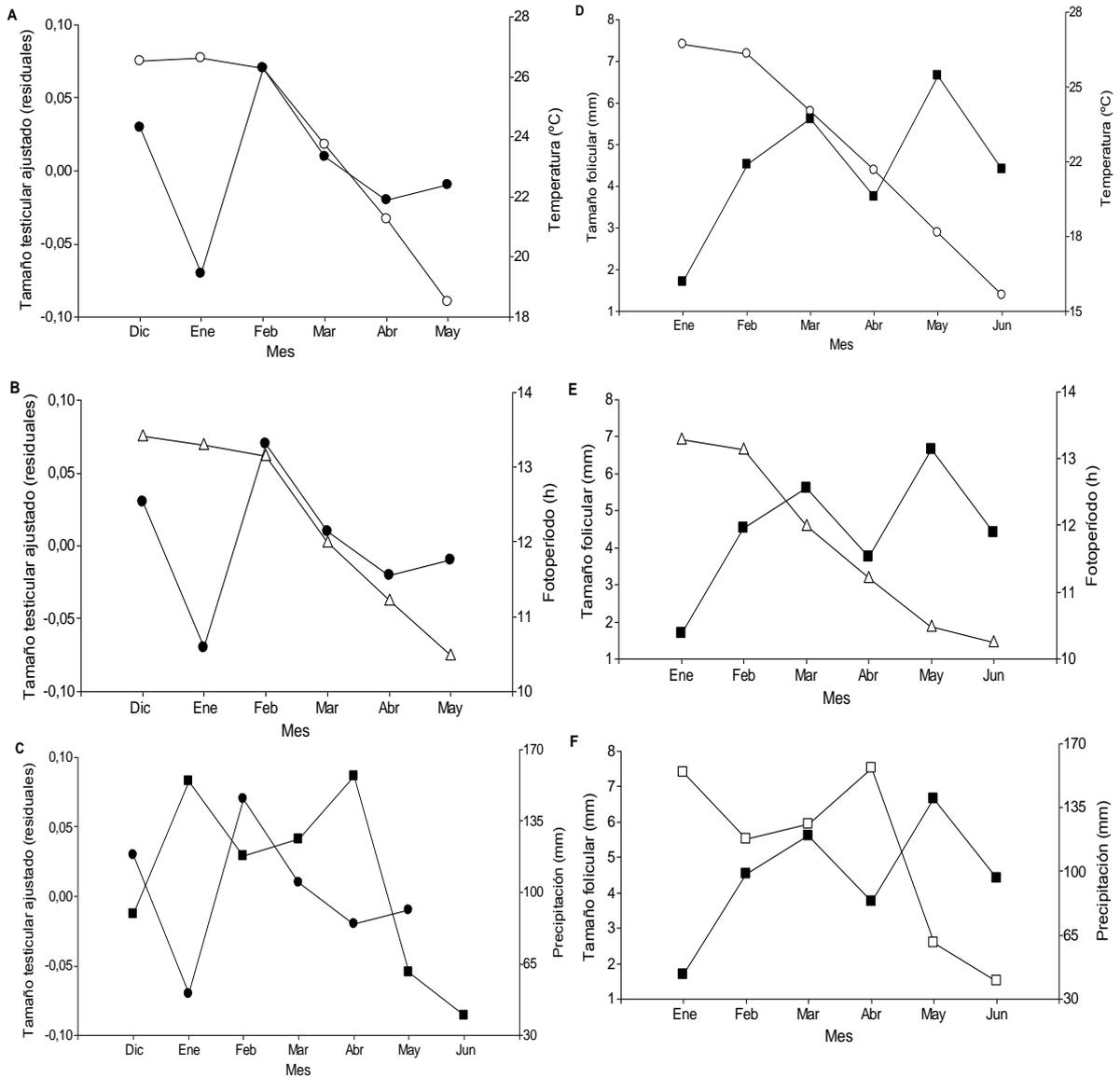


Figura 20. Variables climáticas versus la actividad gonadal de los individuos adultos de *Kentropyx viridistriga*. Tamaño testicular ajustado (círculos negros; A, B, C) y el tamaño folicular (cuadrados negros; D, E, F) con la temperatura (círculos blancos), el fotoperíodo (triángulos blancos) y la precipitación (cuadrados blancos).

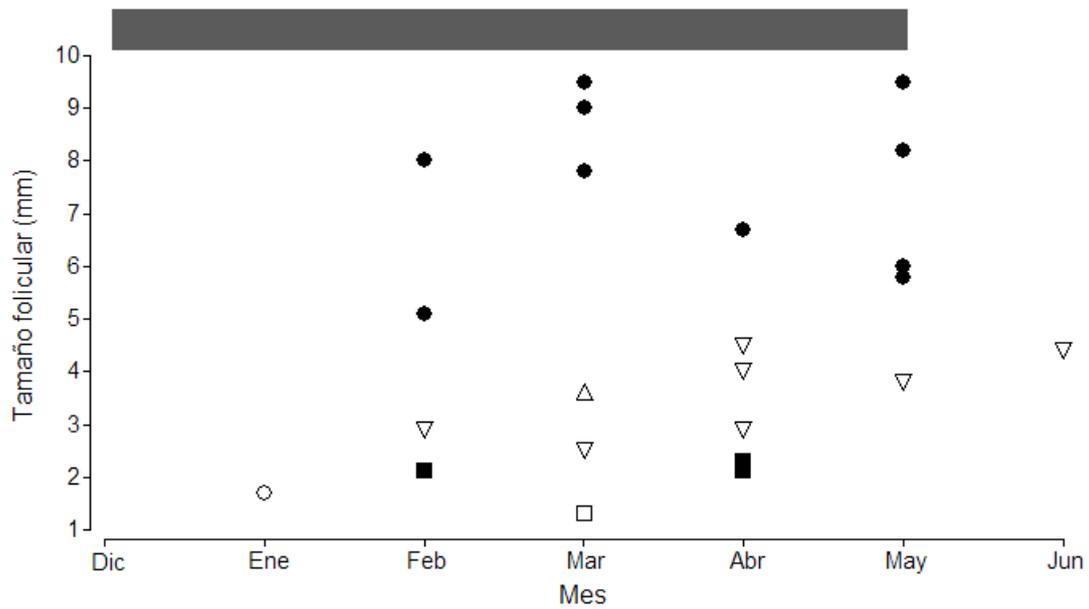


Figura 21. Variación del tamaño folicular en hembras adultas de *Kentropyx viridistriga* versus los meses. Se representan a las hembras con folículos no vitelogénicos (círculos blancos); hembras con folículos vitelogénicos (círculos negros); hembras con folículos vitelogénicos y huevos oviductales (triángulos); hembras con folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos (triángulos invertidos); hembras con folículos no vitelogénicos y huevos oviductales (cuadrados negros); hembras con folículos no vitelogénicos y cuerpos lúteos (cuadrados blancos). La barra gris arriba indica la presencia de machos con espermatozoides en los túbulos seminíferos.

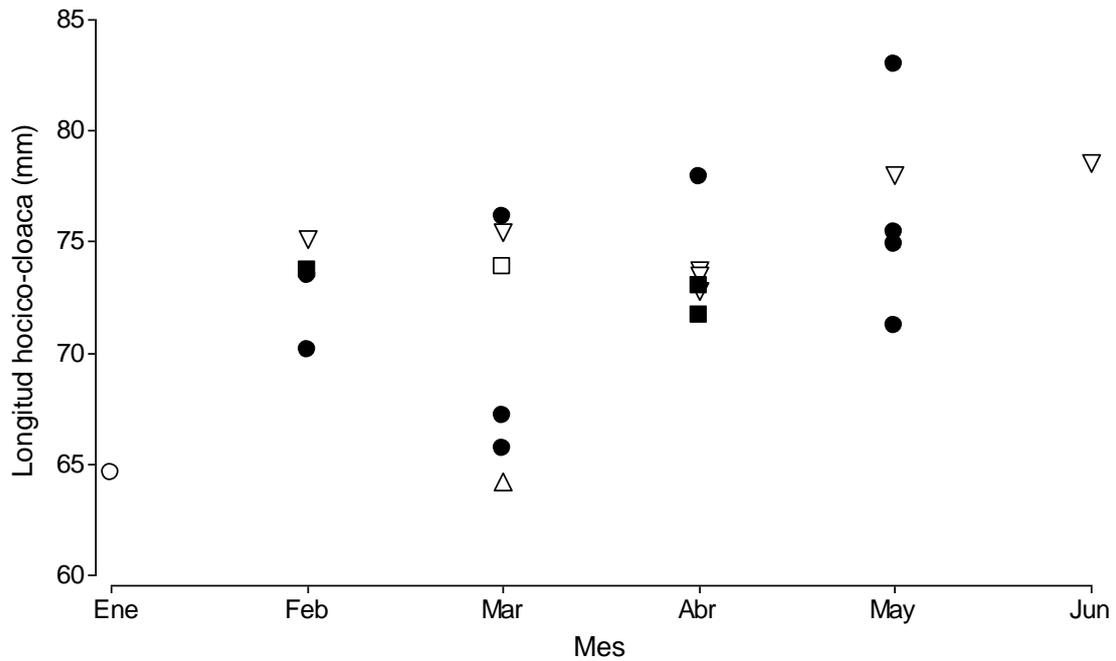


Figura 22. Distribución del tamaño corporal de las hembras (LHC, mm) de *Kentropyx viridistriga* en base a las condiciones reproductivas a lo largo de los meses. Hembras con folículos no vitelogénicos (círculos blancos); hembras con folículos vitelogénicos (círculos negros); hembras con folículos vitelogénicos y huevos oviductales (triángulos); hembras con folículos vitelogénicos y cuerpos lúteos (triángulos invertidos); hembras con huevos oviductales y folículos no vitelogénicos (cuadrados negros); hembras con cuerpos lúteos y folículos no vitelogénicos (cuadrados blancos).

4. Tamaño de la puesta, inversión reproductiva y nacimientos

El tamaño de la puesta en *K. viridistriga* varió de 2 a 4 huevos ($3,2 \pm 0,84$, $n = 5$) y no mostró relación con la LHC de las hembras (correlación de Spearman, $r_s = 0,53$, $P = 0,36$, $n = 5$). El volumen de los huevos varió de 402,7 a 582,2 mm³ ($475,4 \pm 84,35$, $n = 5$), y tampoco presentó una relación significativa con la LHC de las hembras ($r_s = 0,90$,

$P = 0,07$, $n = 5$). El peso total de la puesta varió de 0,41 a 0,61 g ($0,49 \pm 0,11$, $n = 3$), y el peso de los huevos varió de 0,40 a 0,62 g ($0,49 \pm 0,1$, $n = 8$). El análisis de la inversión reproductiva reveló que el peso relativo de la puesta(inc) varía de 0,15 a 0,18 ($0,16 \pm 0,02$, $n = 3$), y el peso relativo de la puesta(exc) de 0,17 a 0,22 ($0,19 \pm 0,03$, $n = 3$). Con respecto a los nacimientos, tres neonatos fueron registrados en el campo, uno en noviembre (LHC = 32,2 mm), y otros dos en diciembre (LHC = 33,6 y 33,7 mm).

5. Proporción operativa de sexos

Un total de 25 machos adultos y 23 hembras adultas fueron capturados, de los cuales 25 machos y 22 hembras se encontraron en condiciones reproductivas, por lo que la proporción de sexos operativa (POS) fue de 0,53:0,47 ($\text{♂}:\text{♀}$), y no mostró diferencia significativa (test binomial, $P = 0,771$, $n = 47$). Por consiguiente, la PSO fue de 1,1 machos por cada hembra receptiva.

6. Actividad estacional

Los individuos adultos exhibieron una actividad estacional, desde finales de la primavera (diciembre) hasta comienzos del invierno (julio). En particular, los machos adultos fueron capturados desde fin de la primavera (diciembre) a mediados del otoño (mayo; Fig. 23), mientras que las hembras adultas desde inicios del verano (enero) hasta finales del otoño (junio). Dos ejemplares de tamaño adulto fueron observados a comienzos del invierno (julio), aunque no fue posible observar el sexo. Además, los juveniles fueron registrados entre mediados de la primavera (noviembre) y mediados del verano (febrero).

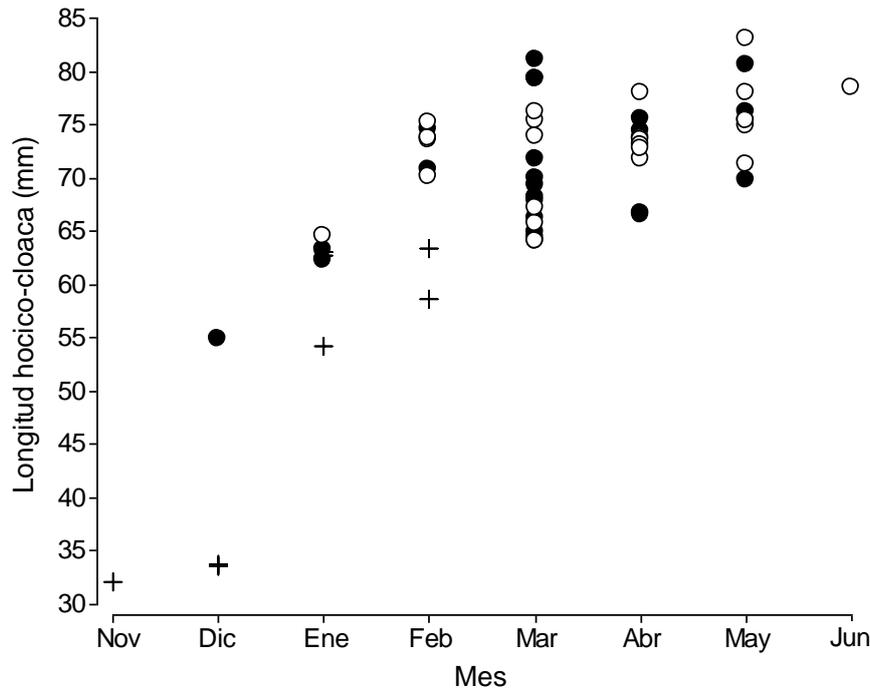


Figura 23. Distribución del tamaño corporal (LHC; mm) según los meses en *Kentropyx viridistriga*. Se indican los machos adultos (círculos negros), hembras adultas (círculos blancos), y juveniles (cruces).

7. Ciclo de los cuerpos grasos

El 87.5% de los individuos adultos capturados presentó cuerpos grasos pequeños (machos 92%, hembras 82.6%). El peso de los cuerpos grasos no mostró ni en las hembras ni en los machos una relación significativa con la LHC (regresión lineal, $r^2_{\text{(hembras)}} = 0,001$, $P = 0,876$, $n = 23$; $r^2_{\text{(machos)}} = 0,14$, $P = 0,068$, $n = 25$), por lo que se usaron los datos brutos del peso de los cuerpos grasos para los análisis posteriores. El peso de los cuerpos grasos tanto en machos como hembras adultos no exhibió relación con el tamaño testicular ajustado (correlación de Pearson, $r = 0,26$, $P = 0,22$, $n = 25$; Fig. 24A) ni con el tamaño folicular ($r = -0,18$, $P = 0,40$, $n = 23$; Fig. 24B).

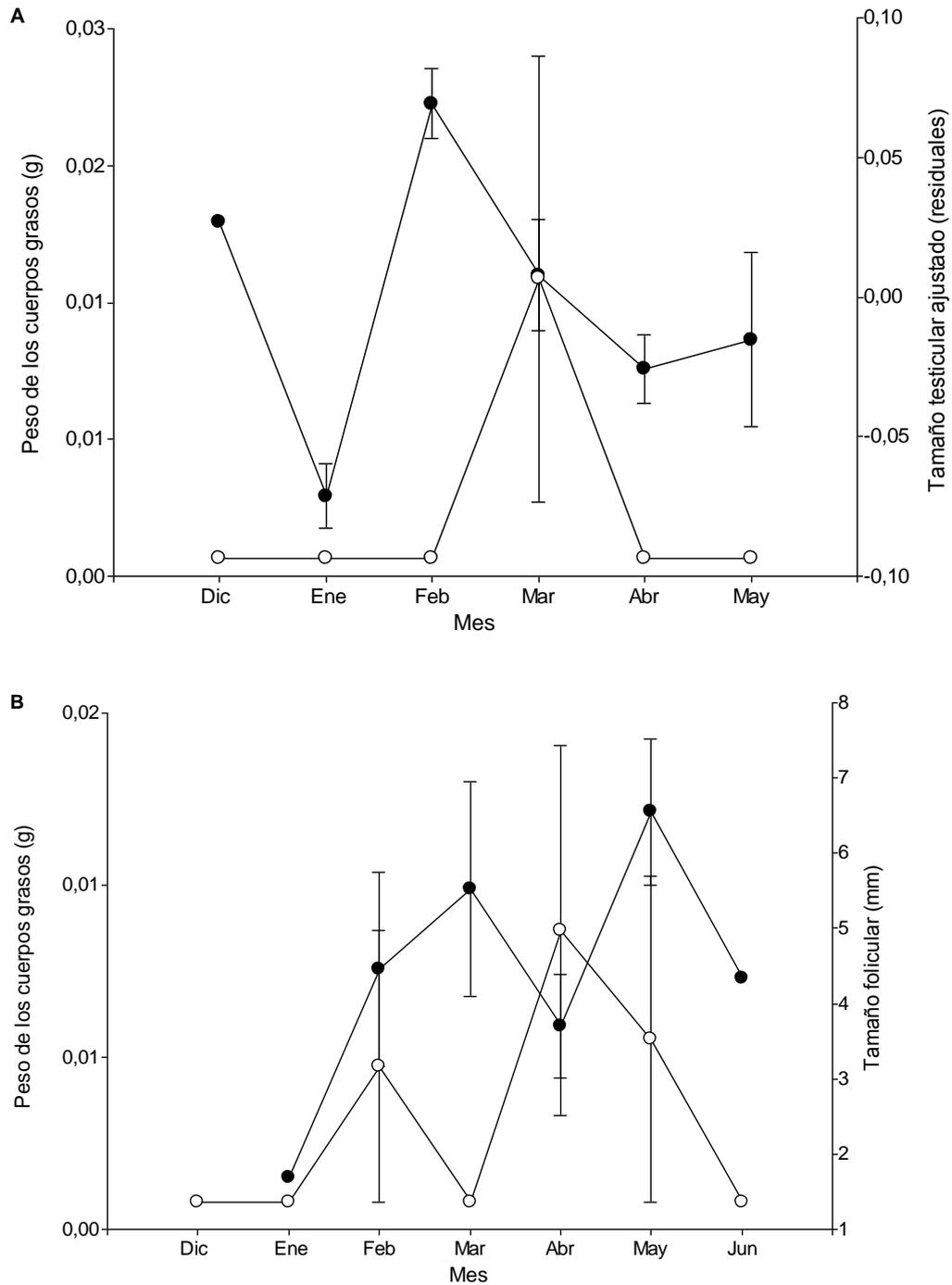


Figura 24. Ciclo de los cuerpos grasos de los adultos de *Kentropyx viridistriga*. (A) Medias mensuales del peso de los cuerpos grasos (círculos blancos) y medias mensuales ajustadas del tamaño testicular (círculos negros). (B) Medias mensuales del peso de los cuerpos grasos (círculos blancos) y medias mensuales de los folículos más grandes (círculos negros). Las barras indican el error estándar.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Ophiodes intermedius*

(SQUAMATA: ANGUIDAE)

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Ophiodes intermedius* (SQUAMATA: ANGUIDAE)**1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual**

La mínima talla adulta en los machos fue de 94,5 mm de LHC, y correspondió a un individuo con espermatoцитos en los túbulos seminíferos testiculares (estadio II). En las hembras, la mínima talla adulta fue de 126,9 mm de LHC, y correspondió a una hembra con folículos vitelogénicos. La talla adulta para los machos varió de 94,5 a 177,0 mm de LHC ($\bar{x} = 136,7 \pm 22,2$, $n = 20$) y el peso corporal varió de 2,73 a 16,71 g ($\bar{x} = 9,9 \pm 4,36$ g, $n = 14$), mientras que en las hembras la talla adulta varió de 126,9 a 205,8 mm de LHC ($\bar{x} = 160,5 \pm 18,7$, $n = 28$) y el peso corporal varió de 7,6 a 20,58 g ($\bar{x} = 14,78 \pm 3,77$ g, $n = 24$). En el caso de los juveniles solo se colectaron hembras, y su tamaño osciló entre 55,6 a 118,9 de LHC ($\bar{x} = 95,5 \pm 22,2$, $n = 6$).

Las hembras presentaron una LHC mayor que los machos (prueba T; $T = -4,02$, $P < 0,001$, $n = 48$; Fig. 25), en tanto que los machos registraron cabezas proporcionalmente más largas (análisis discriminante; $\lambda = 0,684$, $\chi^2 = 9,695$, $gl = 1$, $P = 0,002$, $n = 48$). La frecuencia en la autotomía caudal no mostró diferencias significativas entre los sexos ($\chi^2 = 0,97$, $gl = 1$, $P = 0,323$, $n = 48$). Los machos presentaron un 70% (14 de 20 ejemplares) de colas cortadas y regeneradas, mientras que las hembras un 82,1 % (23 de 28 ejemplares). Además, los machos con colas intactas no mostraron diferencias en la talla y el peso corporal respecto de aquellos machos con colas cortadas o regeneradas (LHC, prueba T, $T = -1,51$, $P = 0,147$; peso corporal, $T = -0,55$, $P = 0,591$), ni tampoco las hembras (LHC, $T = -0,75$, $P = 0,461$; peso corporal, $T = 0,42$, $P = 0,678$).

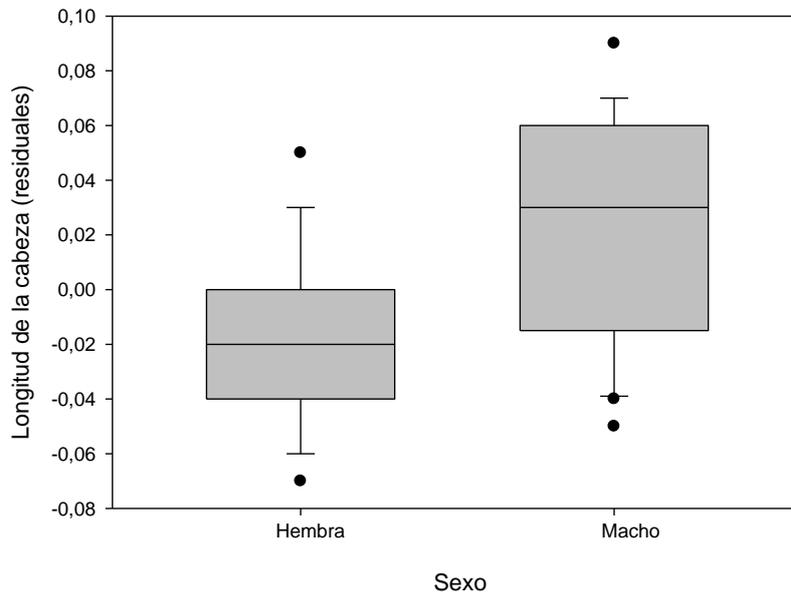
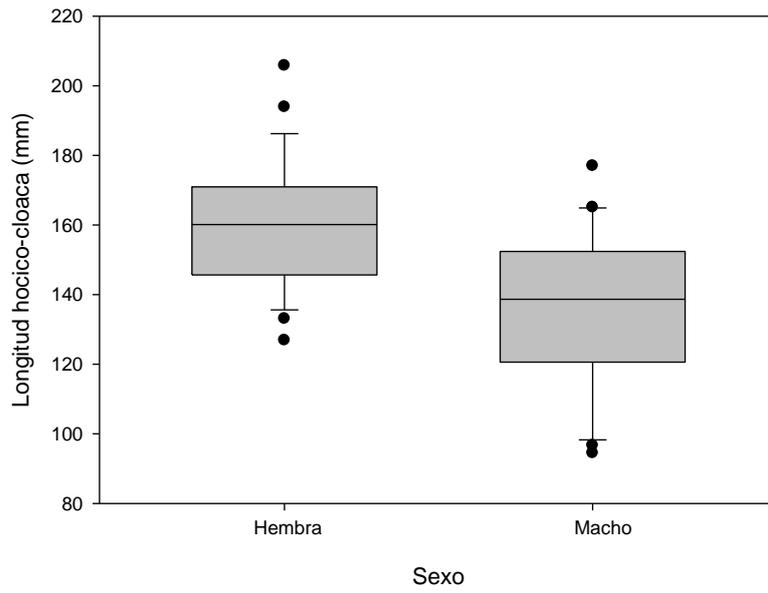


Figura 25. Diagramas de caja de las características dimórficas significativas ($P < 0,05$) de machos y hembras de *Ophiodes intermedius*. Los puntos negros representan los valores atípicos.

2. Ciclo reproductivo masculino

El diámetro testicular se relacionó significativamente con la LHC (regresión lineal; $r^2 = 0,45$, $\beta = 1,29 \pm 0,34$, $F_{1,18} = 14,78$, $P = 0,001$, $n = 20$). Los tamaños de los testículos ajustados comenzaron a incrementarse a finales de la primavera (diciembre), y alcanzaron los valores más altos a finales del verano (marzo), manteniéndose algunos así hasta mediados del otoño (mayo; Fig. 26). El análisis histológico mostró que los machos exhiben diferentes estadios espermatogénicos a largo del año. Se capturaron machos con testículos en estadio II (espermátocitos, $n = 6$) de marzo a noviembre, en estadio III (espermátidas, $n = 7$) de agosto a diciembre, en estadio IV (espermatozoides, $n = 3$) se observaron en marzo y mayo, y con estadio V (regresión testicular, $n = 4$) en febrero, octubre y diciembre (Fig. 27). La presencia de espermatozoides en el epidídimo y/o conducto deferente se registró en el 80% de los machos adultos (16 de 20 ejemplares) y durante todos los meses muestreados, aún cuando presentaron diferentes estadios espermatogénicos (estadio II al V; Fig. 27).

El incremento del tamaño testicular ajustado a finales de la primavera coincidió con registros altos de temperatura, fotoperíodo y precipitaciones (Fig. 28A, B y C), y alcanzó su máximo tamaño a finales del verano (marzo), cuando la temperatura y el fotoperíodo inician su descenso, aunque las precipitaciones se observaron aún con valores elevados.

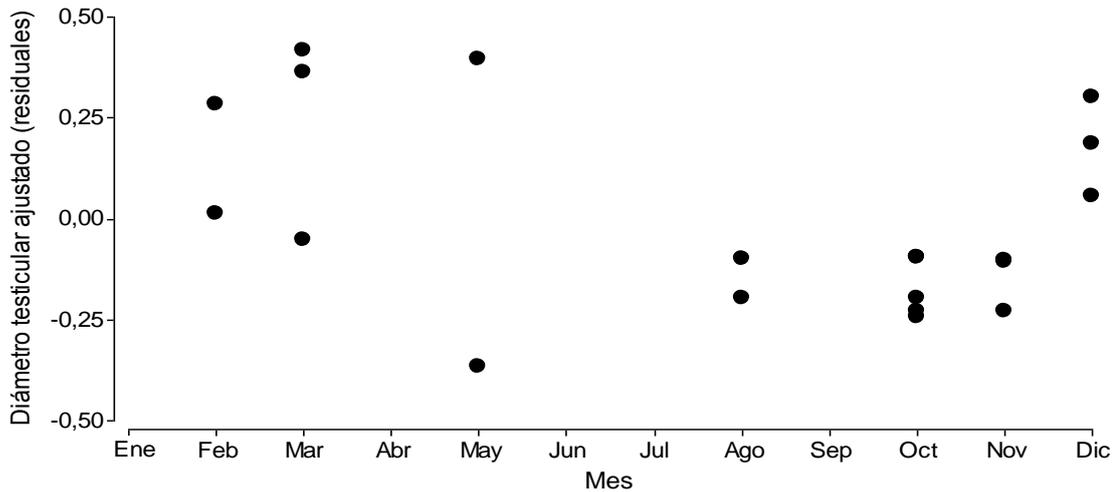


Figura 26. Variación del diámetro testicular ajustado a lo largo del año en machos adultos de *Ophiodes intermedius*. Los puntos corresponden a los valores residuales obtenidos de la regresión lineal entre el ln de la LHC versus el ln del diámetro testicular (mm).

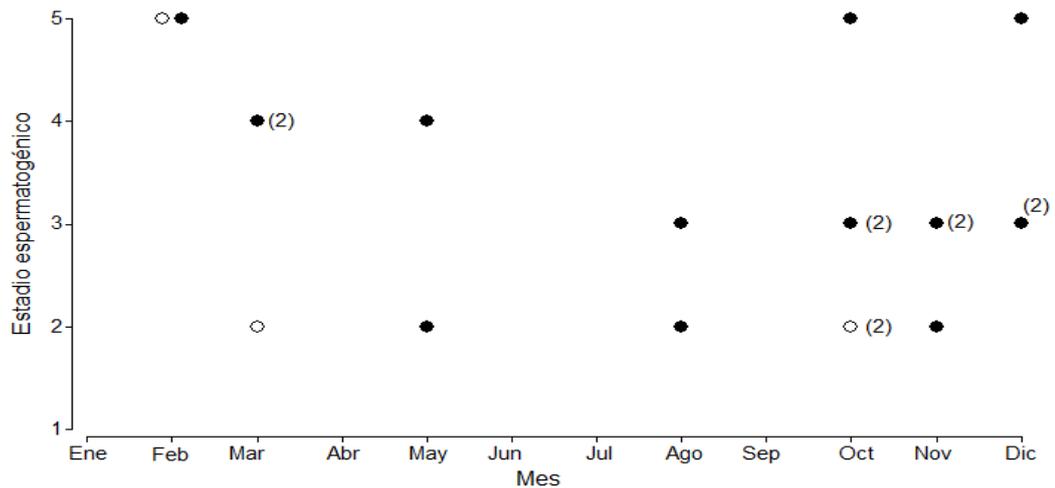


Figura 27. Ciclo reproductivo masculino de *Ophiodes intermedius*. Se presentan los estadios espermatogénico: (1) espermatogonias, (2) espermatocitos, (3) espermátidas, (4) espermatozoides en los túbulos seminíferos, y (5) regresión testicular caracterizada por restos celulares y escasos espermatozoides en los túbulos. Se indica el número de individuos entre paréntesis, y la presencia (círculos negros) y ausencia (círculos blancos) de espermatozoides en epidídimo.

3. Tamaño folicular, tamaño de la camada y ciclo reproductivo femenino

La vitelogénesis se inició a mediados del otoño (mayo), extendiéndose hasta principio de la primavera (octubre; Fig. 28). Las hembras grávidas con embriones en desarrollo temprano (1) se registraron a principios de la primavera (septiembre y octubre), con embriones en desarrollo medio (2) desde principios de la primavera a principios del verano (octubre–enero), y con embriones en desarrollo avanzado (3) se capturó sólo una hembra el 13 de diciembre. Además, una hembra con cuerpos lúteos se capturó a principios del verano (enero). Hembras adultas no reproductivas ($n = 11$) fueron capturadas durante todo el año. El tamaño de la camada, considerando los huevos en oviducto, varió de 4 a 9 (media = $6,4 \pm 1,44$, $n = 12$), y no estuvo correlacionada con la LHC (correlación de Pearson, $r = 0,32$, $P = 0,31$).

El depósito de vitelo en los oocitos comenzó en mayo, cuando las variables climáticas (temperatura, fotoperíodo y precipitaciones) registraron valores bajos. Los folículos aumentaron de tamaño antes que las variables climáticas registren incrementos en sus magnitudes. El desarrollo de los embriones alcanzó su etapa final a finales de la primavera y principio del verano (diciembre), cuando los valores de las variables climáticas fueron altos (Fig. 29D, E y F).

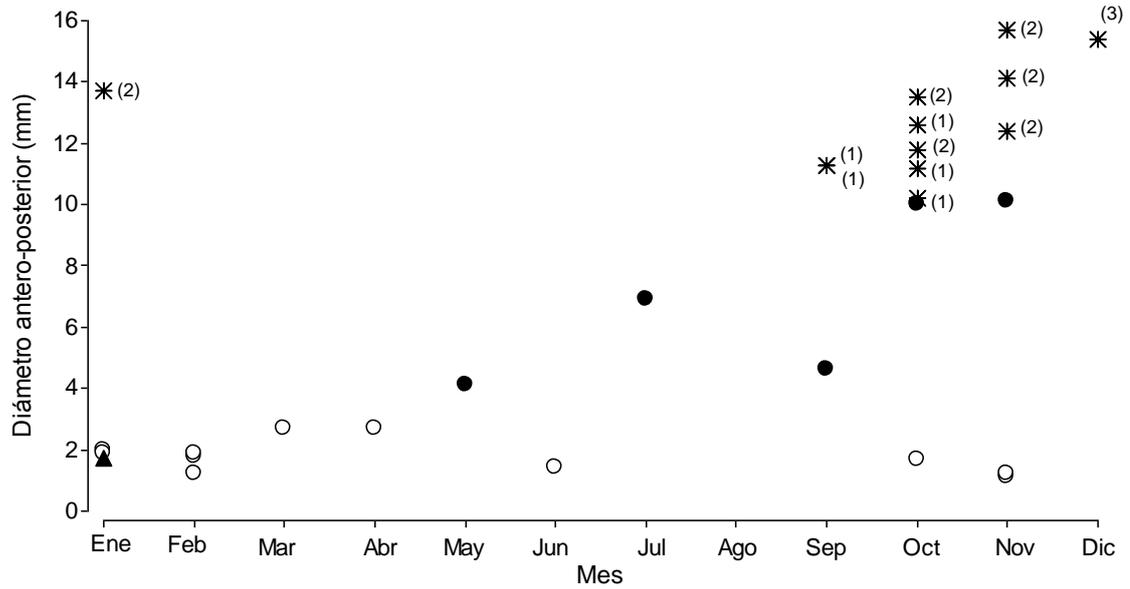


Figura 28. Ciclo reproductivo femenino de *Ophiodes intermedius*. Se representan los folículos y embriones de mayor tamaño de hembras adultas con folículos no vitelogénicos (círculos blancos); hembras con folículos vitelogénicos (círculos negros); hembras con folículos no vitelogénicos junto a cuerpos lúteos (triángulos negros); y diámetro del embrión de mayor tamaño (asteriscos). Los números entre paréntesis indican el desarrollo embrionario (1) temprano, (2) medio, y (3) avanzado.

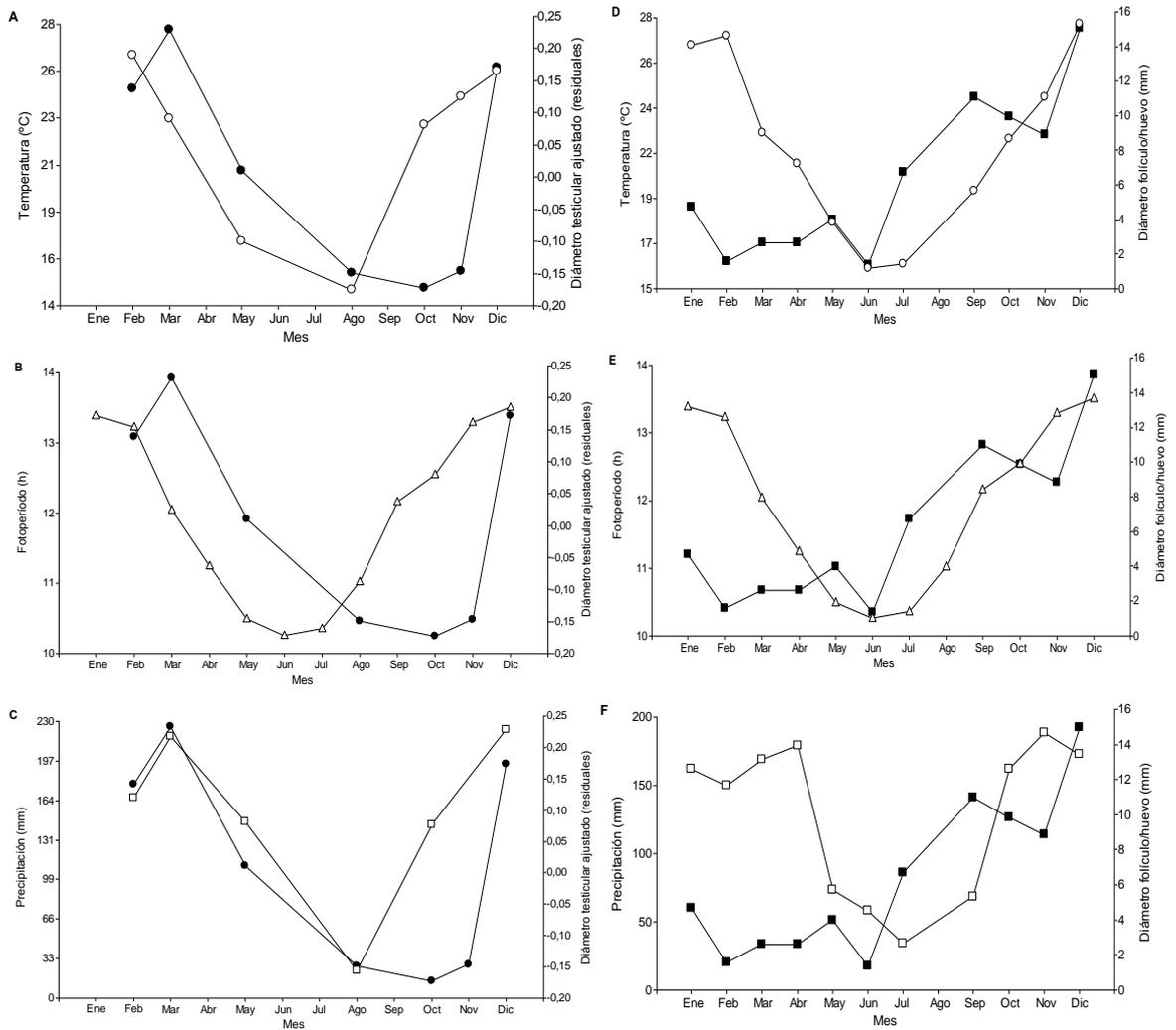


Figura 29. Variables climáticas versus la actividad gonadal de los adultos de *Ophiodes intermedius*. Tamaño testicular ajustado (círculos negros; A, B, C) y el tamaño folicular (cuadrados negros; D, E, F) con la temperatura (círculos blancos), el fotoperíodo (triángulos blancos) y la precipitación (cuadrados blancos).

4. Proporción operativa de sexos

Un total de 20 machos adultos y 28 hembras adultas fueron capturados. Sin embargo, cuando consideramos solamente los individuos sexualmente receptivos, la proporción operativa de sexos (POS) fue 16 machos y 17 hembras, por lo que no se

registró diferencias significativas entre los sexos (test binomial, $P > 0,999$, $n = 33$). Por lo tanto, la PSO fue de aproximadamente 1:1 ($\sigma:\phi$), es decir, un macho por cada hembra receptiva.

5. Actividad anual

Machos y hembras adultos fueron capturados a lo largo de todo el año (Fig. 30). Los juveniles, en cambio, fueron capturados en abril, octubre y enero, siendo en este último mes cuando se registrara el individuo de menor talla con cicatriz umbilical (55,6 mm de LHC).

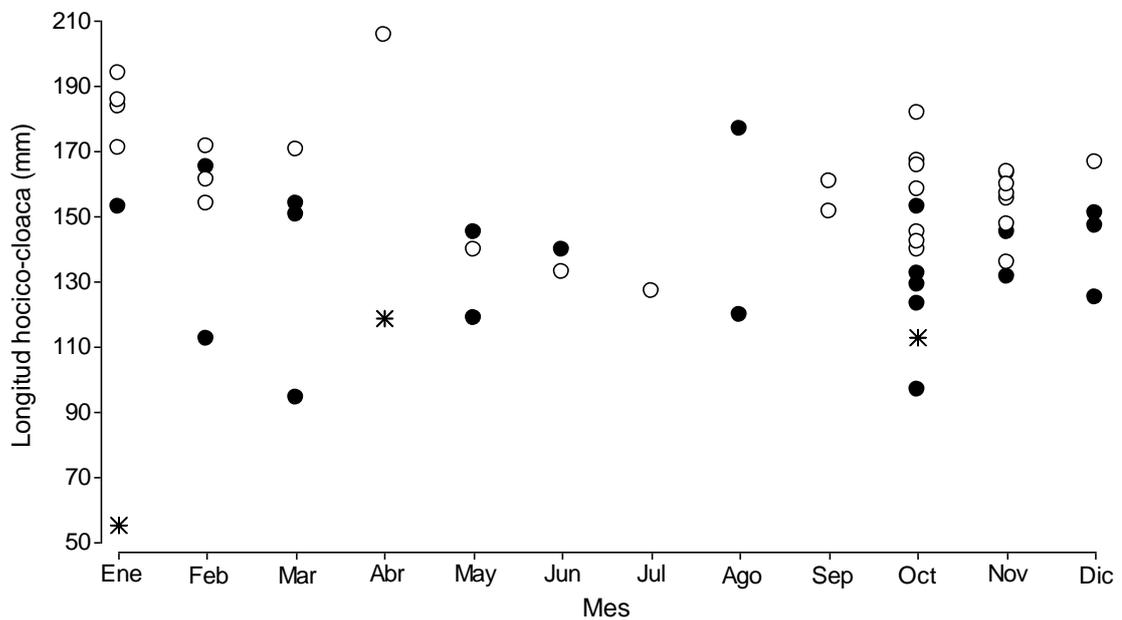


Figura 30. Distribución del tamaño corporal (LHC; mm) según los meses en *Ophiodes intermedius*. Se indican los machos adultos (círculos negros), hembras adultas (círculos blancos), y juveniles (asteriscos).

6. Ciclo de los cuerpos grasos

El peso de los cuerpos grasos de los machos mostró una relación significativa con la talla (regresión lineal; $r^2 = 0,42$, $P = 0,006$, $n = 16$), en tanto que en las hembras no dependió de la LHC ($r^2 = 0,05$, $P = 0,312$, $n = 22$). Asimismo, la relación entre los cuerpos grasos y la actividad reproductiva (diámetro testicular) en los machos fue positiva y significativa (correlación de Pearson; $r = 0,55$, $P = 0,03$, $n = 16$; Fig. 31A). En cambio para las hembras la relación entre el peso de los cuerpos grasos y el tamaño folicular o del embrión fue negativa y significativa ($r = -0,52$, $P = 0,01$, $n = 22$; Fig. 31B).

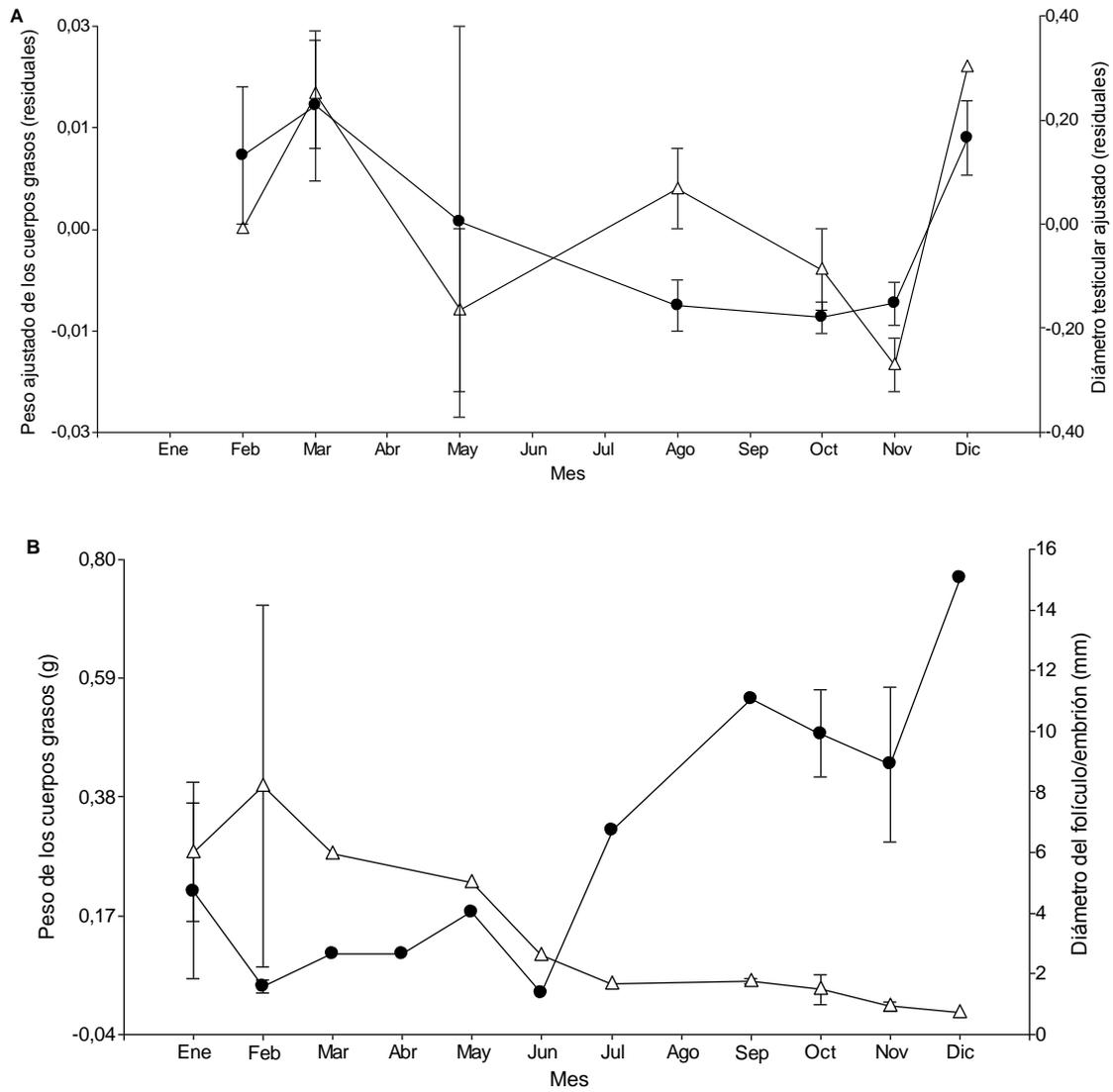


Figura 31. Ciclo anual de los cuerpos grasos en *Ophiodes intermedius*. (A) Medias mensuales de los residuales obtenidos de las regresiones entre el peso de los cuerpos grasos y la longitud hocico-cloaca (triángulos), y entre el diámetro testicular y la longitud hocico-cloaca (círculos). (B) Medias mensuales del peso de los cuerpos grasos (triángulos), y las medias de los diámetros de los folículos o embriones de mayor tamaño (círculos). Las barras indican los errores estándares.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Mabuya dorsivittata*

(SQUAMATA: SCINCIDAE)

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Mabuya dorsivittata* (SQUAMATA: SCINCIDAE)**1. Tamaño corporal, madurez sexual y dimorfismo sexual**

La menor talla a la madurez sexual registrada en los machos fue de 51,2 mm de LHC, y correspondió a un macho con espermatozoides (estadio II). En las hembras, el ejemplar de menor talla adulta midió 49,0 mm de LHC, hallándose en condición grávida, gestando embriones en estadio temprano de desarrollo. El rango de variación de la talla en los machos adultos fue de 51,2 a 70,9 mm ($\bar{x} = 60,7 \pm 6,38$, $n = 13$), y del peso corporal varió de 2,32 a 5,25 g ($\bar{x} = 3,54 \pm 0,85$, $n = 12$). En tanto que en las hembras adultas la LHC varió de 49,0 a 82,4 ($\bar{x} = 67,0 \pm 9,24$, $n = 21$), y el peso corporal de 1,25 a 9,32 g ($\bar{x} = 5,12 \pm 2,14$, $n = 21$). La talla de los juveniles varió de 42,2 a 52,6 mm de LHC ($\bar{x} = 48,3 \pm 4,45$, $n = 5$), mientras que el peso corporal lo hizo de 0,97 a 2,70 g ($\bar{x} = 1,93 \pm 0,76$, $n = 5$).

El análisis de las variables morfométricas indicó que las hembras presentan una mayor LHC (Prueba T; $T = -2,16$, $P = 0,038$, $n = 34$, Fig. 32) y un largo axila-ingle proporcionalmente mayor que los machos (análisis discriminante; $\lambda = 0,488$, $\chi^2 = 21,50$, $gl = 2$, $P < 0,001$, $n = 33$), en tanto que los machos presentan una mayor longitud de la cabeza. En la autotomía caudal, no se hallaron diferencias significativas entre machos y hembras ($\chi^2 = 0,41$, $gl = 1$, $P = 0,523$, $n = 34$). En los machos se registró un 77% (10 de 13 ejemplares adultos) de colas cortadas y regeneradas, y en las hembras un 66,7% (14 de 21 ejemplares adultos). Asimismo, ni los machos ni las hembras con colas intactas mostraron diferencias en la LHC y el peso corporal en relación con aquellos machos y hembras con colas cortadas y regeneradas, respectivamente (T-test_(machos), LHC, $T = -1,72$, $P = 0,113$; peso corporal, $T = -0,95$, $P = 0,367$; T-test_(hembras), LHC, $T = -0,61$, $P = 0,547$; peso corporal, $T = -0,37$, $P = 0,717$).

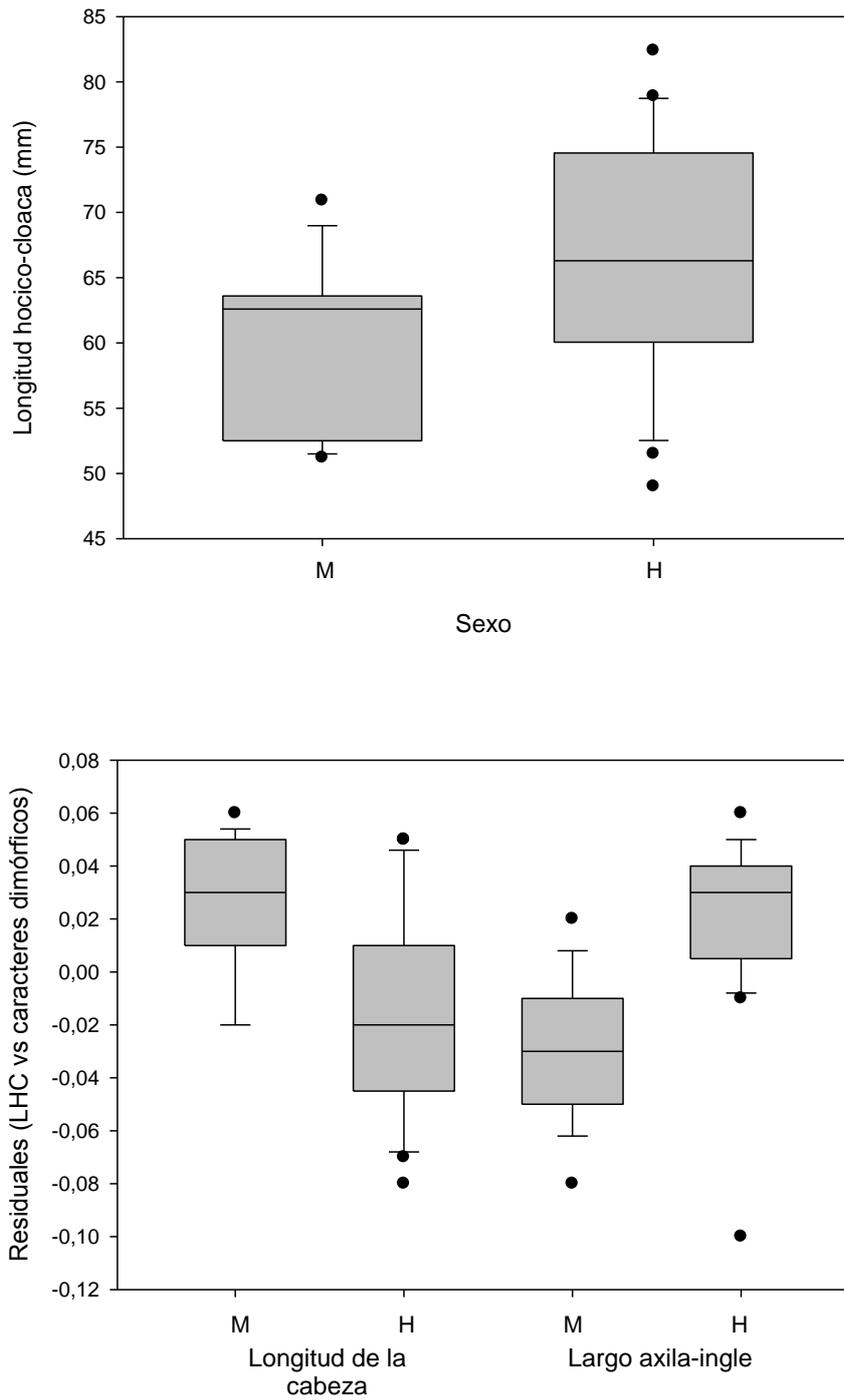


Figura 32. Diagramas de caja de las características dimórficas significativas ($P < 0,05$) de machos (M) y hembras (H) de *Mabuya dorsivittata*. Los puntos negros representan los valores atípicos.

2. Ciclo reproductivo masculino

El análisis histológico mostró variaciones en los estadios espermatogénicos a lo largo del año. Machos juveniles con testículos en estadio I (espermatogónias, $n = 2$) fueron registrados en julio, en tanto que machos adultos con testículos en estadio II (espermatocitos, $n = 4$) fueron hallados entre abril y septiembre, y con estadio IV (espermatozoides, $n = 3$) durante diciembre y febrero, con regresión gonadal inicial en febrero y junio ($n = 2$) y con regresión completa ($n = 4$) entre mayo y agosto (Fig. 33).

El diámetro testicular reveló una relación significativa con la LHC (regresión lineal; $r^2 = 0,47$, $\beta = 2,28 \pm 0,73$, $F_{1,11} = 9,67$, $P = 0,009$, $n = 13$). Los valores más bajos del tamaño testicular ajustado se observaron a finales de otoño (junio), aumentando paulatinamente a mediados del invierno (agosto), alcanzando su máximo valor a fin de la primavera (diciembre; Fig. 34). En diciembre los túbulos seminíferos presentaron una cantidad abundante de espermatozoides (estadio IV). Además, la presencia de espermatozoides en epidídimo estuvo asociado en el 100% de los machos ($n = 3$) con testículos en estadio IV.

A su vez, el tamaño testicular ajustado mostró una relación significativa con el fotoperíodo, pero no con las temperaturas medias ni las precipitaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Matriz de correlación mostrando la relación entre la temperatura media (°C), el fotoperíodo (h), la precipitación (mm) y el tamaño testicular ajustado en *Mabuya dorsivittata*, obtenido a partir de los residuales de la regresión lineal entre el ln de la LHC versus el ln del diámetro testicular (mm).

Rho de Spearman		Temp. media	Fotoperíodo	Precipitación	Precipitación histórica
Tamaño testicular ajustado	Coefficiente de correlación	0,679	0,929**	0,464	0,429
	Sig. (bilateral)	0,094	0,003	0,255	0,294
	N	7	7	7	7

** La correlación es significativa al nivel 0,01 (bilateral).

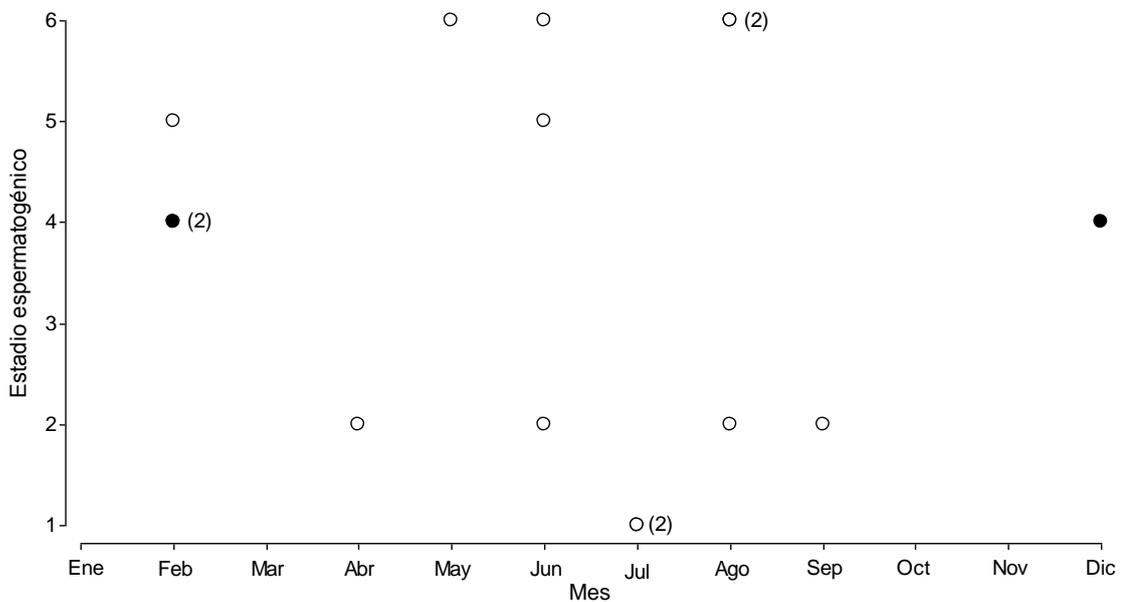


Figura 33. Ciclo reproductivo masculino de *Mabuay dorsivittata*. Se presentan los estadios espermatogénicos: (I) espermatogonias, (II) espermatocitos, (III) espermátidas, (IV) espermatozoides en los túbulos seminíferos, (V) regresión inicial, y (VI) regresión completa. Se indica el número de individuos entre paréntesis, y la presencia (círculos negros) y ausencia (círculos blancos) de espermatozoides en epidídimo.

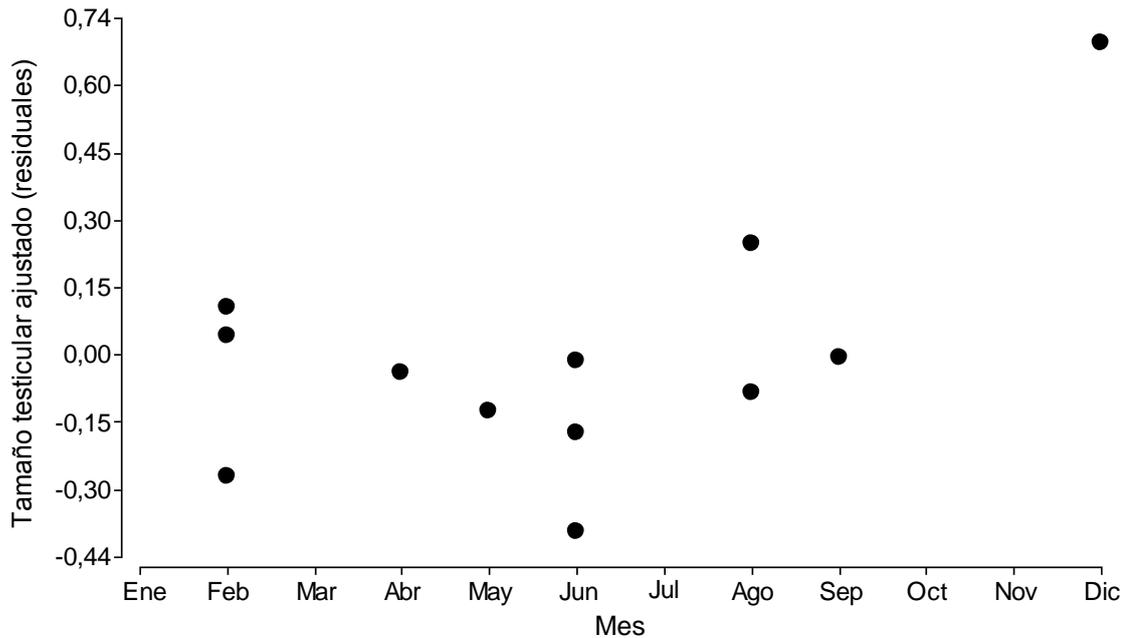


Figura 34. Variación del tamaño testicular ajustado a lo largo del año en machos adultos de *Mabuya dorsivittata*. Los puntos corresponden a los valores residuales obtenidos de la regresión lineal entre el ln de la LHC versus el ln del diámetro testicular (mm).

3. Ciclo reproductivo femenino, desarrollo embrionario y tamaño de la camada

A mediados del verano (febrero) se observaron las primeras hembras con embriones en oviducto de tamaño considerablemente pequeño (diámetro del huevo = 1,3 mm; Fig. 35). Las hembras preñadas ($n = 21$) fueron encontradas a lo largo de todo el año, mostrando un avance progresivo en el desarrollo embrionario (Tabla 2). Así, hembras preñadas colectadas entre mediados del verano (febrero) y mediados del invierno (agosto) exhibieron estadio temprano de desarrollo ($n = 14$). Hembras con estadio medio de desarrollo embrionario ($n = 5$) se registraron entre finales del invierno

e inicios de la primavera (septiembre y octubre), mientras que hembras con estadio avanzado de desarrollo embrionario ($n = 2$) se capturaron durante la primavera (octubre y diciembre). La hembra capturada en diciembre presentó fetos completamente formados (casi en término o en término), estimándose que la gestación tiene una extensión de 10 - 11 meses. El tamaño de la camada varió de 3 a 8 embriones (media = $5,3 \pm 1,32$, $n = 21$) y estuvo relacionado con la LHC (correlación de Pearson; $r = 0,65$, $P = 0,01$, $n = 21$; Fig. 36) y con el peso corporal ($r = 0,44$, $P = 0,04$, $n = 21$).

El análisis de correlación entre el desarrollo embrionario y las variables climáticas mostró una relación significativa con el fotoperíodo, las temperaturas y las precipitaciones del período 1990-2010 (Tabla 3).

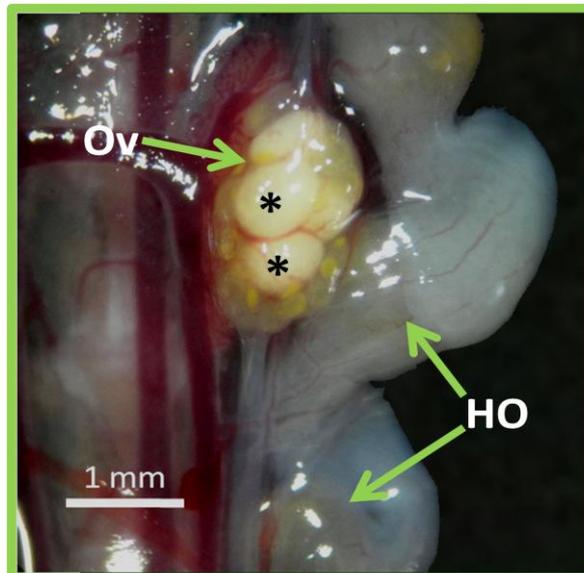


Figura 35. Anatomía interna de un ejemplar hembra de *Mabuya dorsivittata* mostrando: 1) ovario izquierdo (Ov); 2) huevos localizados en oviducto (HO); y 3) cuerpos lúteos (asteriscos).

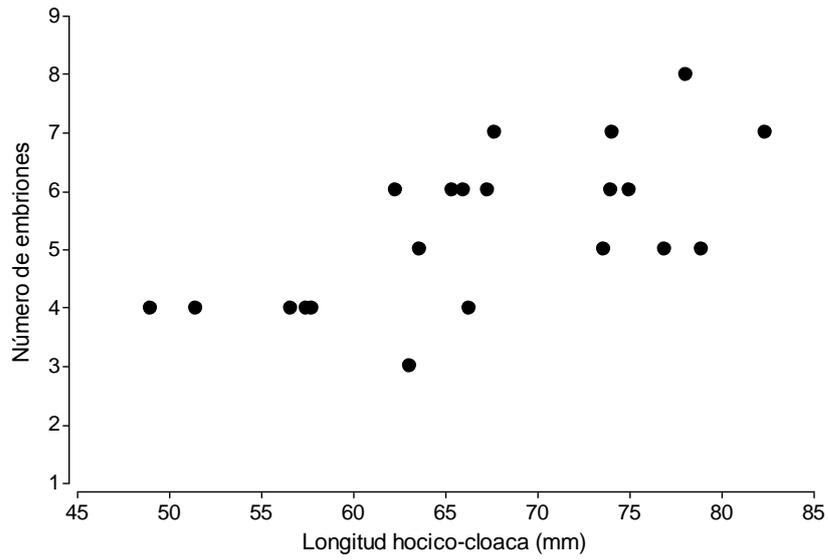


Figura 36. Relación entre el tamaño de la camada y la longitud hocico-cloaca en *Mabuya dorsivittata*.

Tabla 2. Distribución de los estadios de desarrollo embrionario a lo largo del año en *Mabuya dorsivittata* ($n = 21$).

	Estadios		
	Temprano	Medio	Avanzado
Enero			
Febrero	3		
Marzo	1		
Abril	1		
Mayo	1		
Junio	3		
Julio	2		
Agosto			
Septiembre	3	2	
Octubre		3	1
Noviembre			
Diciembre			1

Tabla 3. Matriz de correlación mostrando la relación entre el fotoperíodo (h), la temperatura media (°C), la precipitación (mm) y los estadios de desarrollo embrionario en *Mabuya dorsivittata*.

Tau-b de Kendall		Temperatura media	Fotoperíodo	Precipitación	Precipitación histórica
Estadio embrionario	Coefficiente de correlación	0,377*	0,443*	-0,007	0,401*
	Sig. (bilateral)	0,043	0,019	0,971	0,034
	N	21	21	21	21

*. La correlación es significativa al nivel 0,05 (bilateral).

**. La correlación es significativa al nivel 0,01 (bilateral).

4. Proporción operativa de sexos

Un total de 13 machos adultos y 19 hembras adultas fueron capturados durante el período 2011-2013. En cambio, la proporción de machos ($n = 7$) y hembras ($n = 19$) receptivos fue de 0,27:0,73 ($\text{♂}:\text{♀}$), y mostró diferencias significativas entre los sexos (test binomial; $P = 0,029$, $n = 26$). Es decir, que existen 2,7 hembras receptivas por cada macho.

5. Actividad anual

Individuos adultos de ambos sexos fueron colectados a lo largo de todo el año, mientras que los ejemplares juveniles solo se hallaron en febrero y julio, presentando en febrero las menores LHC (Fig. 37).

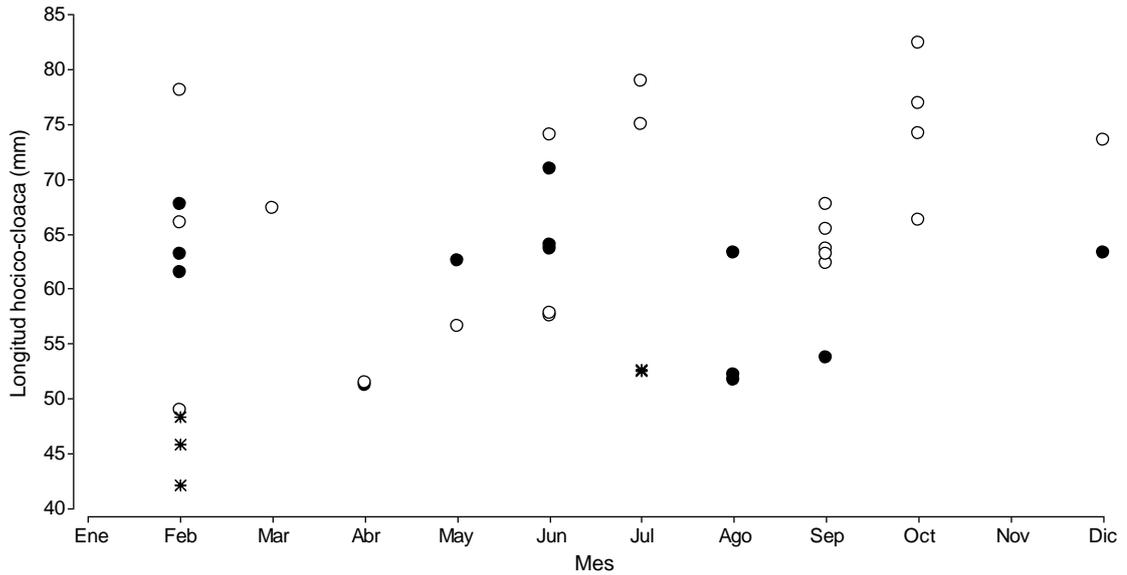


Figura 37. Distribución del tamaño corporal (LHC; mm) según los meses en *Mabuya dorsivittata*: machos adultos (círculos negros), hembras adultas (círculos blancos) y juveniles (asteriscos).

6. Ciclo de los cuerpos grasos

El peso de los cuerpos grasos se relacionó significativamente con la LHC de machos y hembras adultos (regresión lineal; $r^2 = 0,13$, $P = 0,035$, $n = 34$). En los machos, el peso ajustado de los cuerpos grasos mostró una relación inversa con el tamaño testicular ajustado (correlación de Spearman; $r_s = -0,57$, $P = 0,04$, $n = 13$; Fig. 38A). Del mismo modo, en las hembras también se observó una relación inversa entre el peso ajustado de los cuerpos grasos y los estadios de desarrollo embrionario (correlación de Kendall; $\tau = -0,59$, $P = 0,002$, $n = 21$; Fig. 38B).

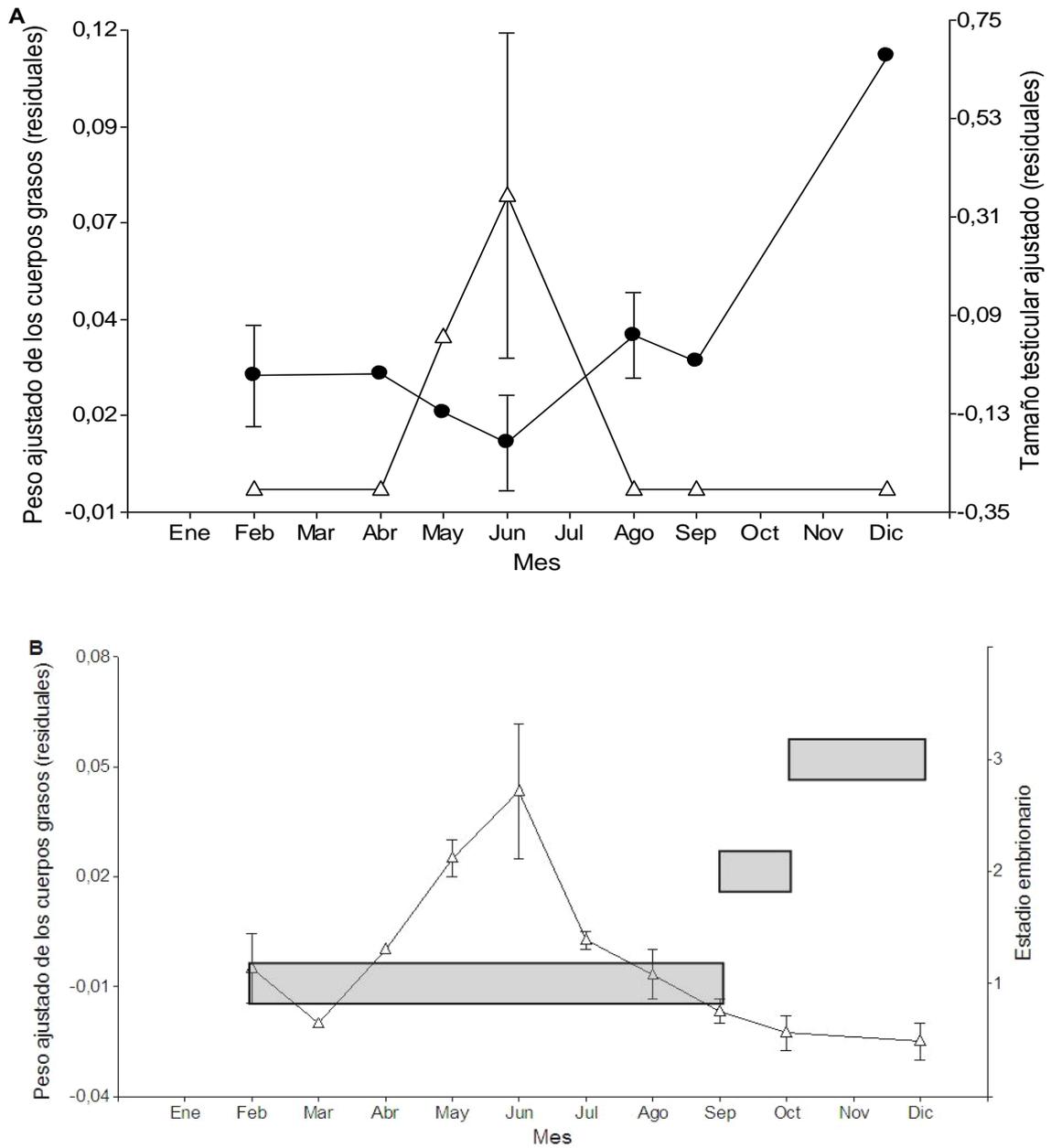


Figura 38. Ciclo anual de los cuerpos grasos en *Mabuya dorsivittata*. (A) Medias mensuales de los residuales obtenidos de las regresiones entre el peso de los cuerpos grasos y la longitud hocico-cloaca (triángulos), y entre el diámetro testicular y la longitud hocico-cloaca (círculos negros). (B) Medias mensuales de los residuales obtenidos de la regresión lineal entre el peso de los cuerpos grasos y la longitud hocico-cloaca (triángulos), y los estadios de desarrollo embrionario (1) temprano, (2) medio y (3) avanzado (barras horizontales grises). Las barras verticales indican los errores estándares.

DISCUSIÓN



Discusión

Ciclos reproductivos

Las especies ovíparas y vivíparas estudiadas en la presente tesis presentaron ciclos reproductivos anuales, sincrónicos o asincrónicos entre machos y hembras, con variaciones intrapoblacionales e interpoblacionales en los parámetros y eventos reproductivos. Cuando se comparan los ciclos reproductivos, los lagartos de regiones templadas muestran una marcada uniformidad en sus estrategias, mientras que los tropicales exhiben un espectro más amplio (James & Shine, 1985).

Los ciclos reproductivos de los machos de las especies estudiadas en esta tesis mostraron diferencias inter- e intraespecíficas en los tiempos espermatogénicos, registrándose ciclos sexuales continuos en las especies ovíparas y, al contrario de lo esperado, ciclos estacionales en las especies vivíparas. Así, la especie ovípara *T. torquatus* mostró un ciclo sexual masculino continuo, y aunque el volumen y peso testicular alcanzaron su pico máximo en primavera, los machos presentaron espermatozoides en epidídimo casi todo el año, lo que les permitiría aparearse a lo largo del año. Un patrón similar se reportó para poblaciones de los biomas del Cerrado, la Pampa y la Floresta Atlántica de Brasil (Wiederhecker *et al.*, 2002; Arruda, 2009; Van Sluys *et al.*, 2010), aunque con variaciones en los tiempos de la espermatogénesis.

La reproducción continua en los machos de *T. torquatus* del Chaco húmedo podría ser interpretada como una adaptación a la asincronía que se observó entre las hembras, dado que aquellas con tallas menores a 80 mm de LHC inician la vitelogénesis al menos dos meses después que las hembras de mayor tamaño. Esta segregación temporal podría responder a una variación cíclica y estacional en la estructura poblacional, como se observa en las poblaciones del Cerrado y la Pampa de Brasil

(Wiederhecker *et al.*, 2003; Vieira *et al.*, 2011), o ser el resultado de la competencia intrasexual, donde los individuos más grandes (machos, hembras o ambos) desplazan temporalmente la actividad reproductiva de los adultos más pequeños (Ruckstuhl & Clutton-Brock, 2005; Shine & Wall, 2005). No obstante, otra posible explicación del ciclo sexual continuo en los machos es que sea un carácter ancestral o histórico, y que no tenga un valor adaptativo actual. Incluso, podría tratarse de una condición secundaria del elevado nivel de testosterona necesario para mantener el territorio (Wiederhecker *et al.*, 2002), dado que esta hormona normalmente está asociada tanto al comportamiento agresivo como a la producción de esperma (Moore & Lindzey, 1992), y los valores de testosterona podrían mantenerse elevados fuera de la temporada de cría (Moore, 1986). Si bien se asume que el costo energético de producir espermatozoides es bajo, independientemente de ello, el costo de producir esperma fuera de la temporada reproductiva de la hembra debería ser compensado finalmente por el beneficio que significa mantener un territorio (Wiederhecker *et al.*, 2002). En tal caso, un estudio del perfil de la hormona sexual masculina (testosterona) sería útil para poner a prueba esta hipótesis.

Igualmente, los machos de *K. viristriga* de Corrientes mostraron un ciclo reproductivo continuo, pero a diferencia de la especie anterior, la espermatogénesis se produjo en verano y otoño, dado que durante el resto del año se encuentra en estado de brumación. Se ha documentado en numerosas especies de la familia Teiidae que los machos pueden iniciar la espermatogénesis antes de emerger de la brumación (e.g., *Cnemidophorus tigris*, Goldberg, 1976; *Cnemidophorus sexlineatus*, Etheridge *et al.*, 1986; *Tupinambis rufescens*, Fitzgerald *et al.*, 1993; *Teius oculatus*, Blanco & Acosta, 1998; *Teius teyou*, Cruz *et al.*, 1999; *Tupinambis merianae*, Noriega *et al.*, 2002; Chamut *et al.*, 2012). Nuestros datos indican que en *K. viridistriga* podría ocurrir el

mismo fenómeno; sin embargo, a diferencia de aquellas especies, los machos de *K. viridistriga* exhibieron espermatozoides en los túbulos seminíferos y epidídimo durante toda la temporada de actividad, sin revelar regresión testicular o quiescencia.

Los machos adultos de *K. viridistriga* emergen de la brumación antes que las hembras, y en condiciones para copular, reflejando un patrón protándrico (Jenssen *et al.*, 2001), que se ha descrito en reptiles tanto de clima templado como subtropical (Olsson *et al.*, 1999; Cappellari, 2005; Winck & Cechin, 2008). El modelo protándrico propone beneficios tanto para los machos que emergen más temprano en la temporada de actividad, como para las hembras que lo hacen más tarde. Los machos que emergen más temprano podrían incrementar sus oportunidades de cópula por la selección de mejores territorios, y/o por la producción de espermatozoides maduros y en mayor cantidad (Olsson *et al.*, 1999; Jenssen *et al.*, 2001; Winck & Cechin, 2008). Mientras que las hembras que emergen más tarde pueden beneficiarse por la elección de machos con territorios establecidos, quienes exhiben comportamientos de cópula, favoreciendo el recrudescimiento ovárico (Crews, 1975; Jenssen *et al.*, 2001; Winck & Cechin, 2008).

Por otro lado, las especies vivíparas mostraron ciclos espermatogénicos estacionales. *Ophiodes intermedius* presentó en la región un ciclo reproductivo parcial de otoño, anual y asincrónico entre machos y hembras. Los machos exhibieron un pico máximo de actividad gonadal a comienzo del otoño (marzo), con una marcada asincronía intrasexual en la actividad espermatogénica. Aunque la presencia de esperma en los conductos deferentes a lo largo del año, parece ser un carácter compartido por los machos de las especies de este género, la actividad espermatogénica en *O. intermedius* del Chaco húmedo es estacional, en tanto que en *O. fragilis* y *O. cf. striatus* de regiones subtropicales de la Floresta Atlántica de Brasil, el ciclo masculino es continuo (Pizzatto, 2005; Montechiaro *et al.*, 2011). Se ha argumentado que la preñez, al reducir el número

de hembras receptivas, podría producir en los machos una actividad espermatogénica constante a lo largo del año (Ibargüengoytía & Cussac, 1999); sin embargo no se encontró esta condición en *O. intermedius* del Chaco húmedo, aunque el almacenamiento de espermatozoides en los machos podría ser considerado como una forma de ciclo continuo, al menos en términos de disponibilidad de espermatozoides (Boretto & Ibargüengoytía, 2006; Cabezas *et al.*, 2010). De igual forma, este almacenamiento de espermatozoides registrado en los machos es probable que sea una consecuencia de los ciclos asincrónicos entre machos y hembras, más que al potencial número de hembras receptivas reducido, dado que las proporciones entre machos y hembras en esta especie fue cercana a 1:1 (♂:♀; ver más abajo) a lo largo de su ciclo anual reproductivo.

Los machos de *M. dorsivittata* también mostraron un ciclo reproductivo estacional, no obstante a diferencia de las demás especies estudiadas, la máxima actividad espermatogénica se registró a finales de la primavera (diciembre). Aunque se registró un patrón similar en machos de la población del Espinal en Córdoba, el pico de actividad espermatogénica en esta región fue entre febrero y marzo (Aun *et al.*, 2011). A excepción de *M. mabuoya* de Cundinamarca, Colombia, que mostró un ciclo reproductivo continuo en los machos (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2002), lo usual es encontrar ciclos estacionales en las especies de *Mabuya*, como lo muestran los estudios en diferentes biomas del Brasil (e.g., *M. agilis*, Vitt & Blackburn, 1983; *Mabuya frenata*, Vrcibradic & Rocha; 1998; *M. macrorhyncha*, Rocha *et al.*, 1999; *M. arajara*, Ribeiro *et al.*, 2014).

Los ciclos reproductivos femeninos de las especies aquí estudiadas también mostraron variaciones interpopulacionales e interespecíficas. Así, en *T. torquatus* de Corrientes, si bien no se observaron comportamientos de cópula en el campo, los resultados sugieren que la actividad de apareamiento comienza a mediados de invierno

(agosto), cuando los machos exhiben espermatogénesis y las hembras presentan folículos vitelogénicos de gran tamaño. La presencia simultánea de hembras con folículos vitelogénicos y huevos oviductales y otras con cuerpos lúteos indica que hay al menos dos puestas por estación reproductiva. Por consiguiente, las hembras con huevos oviductales en primavera pueden depositar una segunda puesta durante el verano. Asimismo, es probable que el apareamiento se extienda hasta comienzos del verano, dado que aún se encuentra un 80% de los machos produciendo espermatozoides y hembras con folículos vitelogénicos de gran tamaño (mayor a 10.4 mm).

La diferencia entre los ciclos reproductivos de machos y hembras registrada en *T. torquatus* del Chaco húmedo es común observarla en otras poblaciones y especies de tropidúridos (Tabla 4), incluso es notoria la variación, entre especies y entre poblaciones de la misma especie, en el momento en el que ocurren los eventos reproductivos. En Corrientes, la estación reproductiva comienza en julio y dura hasta febrero (8 meses), mientras que en el Cerrado de Brasil se extiende de agosto a febrero (7 meses; Wiederhecker et al., 2002), y en la Pampa de Brasil, es mucho más corta, extendiéndose de septiembre a enero (5 meses; Arruda, 2009). En contraste, en la Floresta Atlántica de Brasil, los ciclos reproductivos de las hembras varían de estacional (mayo-diciembre) en la localidad de Barraca de Maricá (Van Sluys *et al.*, 2010) a un ciclo continuo en la población de Guriri (Teixeira & Giovanelli, 1999).

Las hembras de *K. viridistriga*, en cambio, con un ciclo reproductivo de otoño, mostraron dos picos vitelogénicos, uno al inicio del otoño (marzo) y otro a mediados del otoño (mayo). El perfil bimodal del crecimiento folicular junto con los eventos reproductivos observados simultáneamente, como los folículos vitelogénicos y huevos oviductales o cuerpos lúteos indican la producción de al menos dos puestas por estación reproductiva (múltiples posturas) en *K. viridistriga*. Si bien a comienzos de la

temporada de actividad (enero) una hembra adulta fue capturada con folículos no vitelogénicos, a mediados del verano (febrero) se registraron hembras con folículos vitelogénicos grandes pre-ovulatorios (diámetro folicular mayor = 8,0 mm), huevos oviductales y/o cuerpos lúteos, indicando que la vitelogénesis podría iniciarse a principios del verano. No obstante, en algunos teidos como *Cnemidophorus sexlineatus* (Etheridge *et al.*, 1986), *Teius oculatus* (Blanco & Acosta, 1998), y *Teius teyou* (Cruz *et al.*, 1999) las hembras comienzan el ciclo vitelogénico antes de finalizar la brumación. Dado que la actividad metabólica durante el período de brumación se reduce al mínimo (Mayhew, 1965; Vitt & Caldwell, 2009), es de esperar que las hembras entren en brumación con folículos vitelogénicos de tamaño mediano, y reanuden el ciclo vitelogénico tan pronto empiezan la temporada de actividad. En este sentido, la hembra capturada a finales del otoño (junio) con folículos vitelogénicos medianos (diámetro folicular mayor = 4,4 mm) podría entrar en brumación y reanudar la actividad reproductiva en verano, o bien continuar dicha actividad hasta principios del invierno, dado que dos ejemplares adultos fueron observados en actividad (desplazándose sobre el terreno) a principios de julio. El período de brumación así como las bajas temperaturas han demostrado ser necesarios en varios reptiles para completar la vitelogénesis y el crecimiento ovárico inmediatamente después de la brumación (*Lacerta vivipara*, Gavaud, 1983; *Thamnophis sirtalis parietalis*, Whittier & Tokarz, 1992; *Chrysemys picta*, Duvall *et al.*, 1982; entre otros).

El ciclo reproductivo de otoño observado en *K. viridistriga* parece ser, como indican los resultados de esta tesis, una respuesta adaptativa a diferentes ambientes (Guillette & Bearce, 1986), ya que se ha descrito en una variedad de especies de gran altitud en latitudes tropicales y subtropicales de América central y del sur (Guillette & Casas-Andreu, 1980; Méndez de la Cruz *et al.*, 1998; Ramírez-Pinilla, 1991, 1995;

Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 2009; Ramírez-Bautista *et al.*, 2014), y también en algunas especies de lagartos que habitan a bajas altitudes (Mount, 1963; Ballinger, 1973; Guillette & Bearce, 1986). Dado que la mayoría de las especies en las etapas iniciales de su ontogenia se encuentran expuestas a un alto riesgo de mortalidad, es esperable que el momento de los nacimientos o eclosión de las crías este bajo una fuerte selección (Olsson & Shine, 1998). Entonces, es probable que el éxito de este patrón reproductivo de otoño consista en la posibilidad de realizar el desarrollo embrionario durante el invierno, para que los nacimientos tengan lugar en primavera, al comienzo de la temporada de crecimiento. Esto permite a los neonatos crecer y almacenar energía antes del próximo invierno, aumentando su probabilidad de supervivencia (Goldberg, 1971; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009); incluso podrían alcanzar tallas adultas antes de la brumación, sumando un ciclo reproductivo más en su ciclo de vida (Guillette & Bearce, 1986).

Las variables ambientales afectan no sólo el desarrollo embrionario de las crías, sino que también influyen en la oportunidad de alimentarse y, en consecuencia, de crecer (Andrews *et al.*, 2000; Bradshaw & Holzapfel, 2007; Du & Shine, 2008). Así, en lagartos ovíparos, la tasa de crecimiento de los embriones es particularmente susceptible a las temperaturas a las que son sometidos durante el tiempo de incubación (Muth, 1980; Christian *et al.*, 1986; Van Damme *et al.*, 1992). En este sentido, el período de incubación en las diferentes poblaciones de *T. torquatus* varía de acuerdo con las temperaturas ambientales. En Corrientes, las temperaturas medias y medias máximas en los meses de verano son de hasta 5 °C mayores a las registradas en Brasíla, incluso las temperaturas máximas absolutas pueden superar los 40 °C. Esto conlleva a que la incubación dure alrededor de tres meses en Corrientes, mientras que en Alegrete se puede extender a cuatro meses (Arruda, 2009), y en Brasíla a cinco meses

(Wiederhecker *et al.*, 2002). El efecto de la temperatura sobre el período de incubación también se ha descrito en otras especies, como *Podarcis muralis* (Laurenti 1768), en la que los huevos incubados a 24 °C eclosionaron cinco semanas más tarde que aquellos incubados a 32 y 35 °C (Van Damme *et al.*, 1992). En *T. torquatus* de Corrientes, los individuos con tallas menores a 40 mm de LHC fueron observados desde inicios del verano (enero) hasta inicios del invierno (julio; Tabla 4). Estos datos indican que el período de eclosión de los neonatos en *T. torquatus* de Corrientes es el más prolongado entre las poblaciones estudiadas de esta especie. En general, el período de eclosión en los tropidúridos se produce durante el verano y el otoño, excepto en la población de *T. torquatus* de Barra de Maricá en la cual los nacimientos se registran en los meses de primavera-verano (octubre-marzo; Van Sluys *et al.*, 2010; Tabla 4). En *T. torquatus* del Chaco húmedo las eclosiones de las puestas de las hembras adultas segregadas más jóvenes ocurren en el invierno, cuando las temperaturas y las lluvias son más bajas y existe una menor disponibilidad de artrópodos (Pocco *et al.*, 2010; Montero *et al.*, 2011). Sin embargo, la menor disponibilidad de alimento durante este período podría estar compensada por un bajo riesgo de depredación, lo que podría permitir a los lagartos una mayor libertad para alimentarse.

En *Kentropyx* también se observó una variación en el momento de eclosión y el período de incubación de acuerdo al ambiente (Tabla 5). En *K. viridistriga* de Corrientes los nacimientos ocurren entre noviembre y diciembre, tras un período prolongado de incubación de siete a nueve meses. De manera similar, *Kentropyx lagartija* en la selva de las Yungas en Tucumán, los nacimientos se producen en la misma fecha, estimándose un período de incubación extenso de siete meses (Tulli & Scrochi, 2005). Períodos de incubación de dos o tres meses para *K. calacarata* se ha documentado en regiones de la Floresta Atlántica y Amazonas del Brasil (Vitt, 1991b;

Filadelfo *et al.*, 2013). Aparentemente, los períodos de incubación más extensos para el género *Kentropyx* se encuentran en estas latitudes, probablemente debido a que en invierno se registran temperaturas más bajas que en latitudes más boreales en Brasil.

Entre las especies vivíparas estudiadas aquí, también presentaron notorias diferencias en sus ciclos reproductivos femeninos. Así, las hembras de *O. intermedius* del Chaco húmedo mostraron un ciclo reproductivo extenso de 10 meses, que se inicia a mediados del otoño (mayo) y finaliza en el verano (enero-febrero). En el ciclo reproductivo parcial de otoño, como el que manifiesta *O. intermedius*, se ha descrito que la vitelogénesis comienza en el otoño y termina en la primavera, cuando se produce el cortejo y la cópula (Ramírez-Pinilla, 1992), y que los nacimientos ocurren al inicio del verano, cuando los neonatos tienen mayor disponibilidad de recursos (Vega & Bellagamba, 2005). Entre las hembras de *O. intermedius*, al igual que en *O. fragilis* (Pizzatto, 2005) y *O. cf. striatus* (Montechiaro *et al.*, 2011), también se observó asincronía reproductiva intrasexual en los tiempos de ovulación, vitelogénesis y desarrollo embrionario. Guillette y Sullivan (1985) señalaron que este fenómeno de asincronía intrasexual es raro de encontrar en especies de clima templado, pero que es habitual en climas tropicales y subtropicales (Fitch, 1982).

Las especies de lagartos que presentan un ciclo reproductivo parcial de otoño con frecuencia muestran un modo reproductivo vivíparo y habitan ambientes de altura (Leyton *et al.*, 1980; Ramírez-Pinilla, 1991, 1992). No obstante, también es posible observar este patrón reproductivo en especies ovíparas de bajas altitudes (Vega & Bellagamba, 2005).

Del mismo modo que en los ciclos reproductivos de otoño, en los ciclos parciales de otoño, la posible ventaja de este tipo de actividad reproductiva radica en el momento que se producen los nacimientos, a finales de la primavera y principios del verano

coincidiendo con la estación de lluvias cuando la disponibilidad de alimento y de temperatura es máxima, aumentando las probabilidades de supervivencia de los neonatos (Goldberg, 1971; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009). También puede ser resultado de la necesidad de temperaturas ambientales adecuadas para el normal desarrollo de los embriones (Almeida-Santos & Salomão, 2002).

Además de la asincronía intrasexual registrada en *O. intermedius*, se observó asincronía en la actividad gametogénica entre machos y hembras (intersexual). Este tipo de asincronía intersexual en los ciclos ha sido bien documentado en una variedad de escamados que habitan regiones de elevadas altitudes y/o latitudes, en el cual el almacenamiento de esperma se vuelve obligatorio (Mouton *et al.*, 2012), ya sea en el tracto reproductivo de los machos (*Sceloporus grammicus microlepidotus*, Guillette & Casas-Andreu, 1980; *Thamnophis sirtalis parietalis*, Crew *et al.*, 1984; *Niveoscincus ocellatus*, Jones *et al.*, 1997; *Phymaturus patagonicus*, Ibargüengoytía, 2004; *P. antofagastensis*, Boretto & Ibargüengoytía, 2006; *P. punae*, Boretto *et al.*, 2007) o en el de las hembras (*Eumeces lynxe*, Ramírez-Bautista *et al.*, 1998; *Scincella laterale*, Sever & Hopkins, 2004; *Sceloporus mucronatus*, Ortega-León *et al.*, 2009). La prevalencia de este patrón reproductivo en escamados de climas fríos se ha atribuido a las diferentes necesidades de maduración de las gónadas masculinas y femeninas, a los diferentes requerimientos que tiene cada sexo para reproducirse, y a la necesidad de reproducirse durante un corto período de actividad (Mouton *et al.*, 2012). Este tipo de ciclo es probable que presente una fuerte asociación con ambientes de gran altitud y/o latitud, donde la estación de crecimiento y reproducción es breve (Ramírez-Pinilla, 1992). Sin embargo, dicho patrón reproductivo se ha observado en una diversidad de especies de serpientes tropicales y subtropicales de Norteamérica (*Micrurus fulvius tener*, Quinn, 1979; *M. fluvius*, Jackson & Franz, 1981; *Agkistrodon piscivorus*, Johnson *et al.*, 1982)

y Sudamérica (*Bothrops spp.* Almeida-Santos & Salomão, 2002; *Micrurus corallinus*, Almeida-Santos *et al.*, 2006; Marques *et al.*, 2013; *Crotalus durissus*, Barros *et al.*, 2012; *Sybinomorphus mikanii*, Rojas *et al.*, 2013), donde las temperaturas de invierno no son tan rigurosas como en regiones de clima templado-frío. Almeida-Santos y Salomão (2002) y Marques *et al.* (2013) han propuesto para *Bothrops* y *Micrurus*, respectivamente, que la estrategia reproductiva de estos géneros puede ser explicada por una retención del patrón reproductivo ancestral, como producto de la evolución de los géneros en un clima diferente al actual.

Según datos moleculares, el género *Ophiodes* se habría originado hace aproximadamente 21-22 millones de años, a comienzos del Mioceno (Wiens & Slingluff, 2001). Las evidencias revelan que las condiciones climáticas y orogénicas fueron bastante cambiantes en el límite Oligoceno-Mioceno (aproximadamente 23 Ma; Gamble *et al.*, 2008). Según muestran las concentraciones de isótopos de oxígeno, a comienzos del Mioceno se habría registrado un breve período de glaciaciones, luego del cual el clima se hizo más cálido hasta mediados del Mioceno (17-15 Ma), cuando comenzó un descenso gradual de las temperaturas (Miller *et al.*, 1991; Zachos *et al.*, 2001). En Sudamérica el enfriamiento y aridificación producidos a mediados y finales del Mioceno estuvo asociado a eventos climáticos globales, a sucesos orográficos locales (levantamiento de los Andes) y a transgresiones marinas que cubrieron vastas planicies de América del sur (Janis, 1993; Webb, 1995; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006; Rossetti *et al.*, 2013); acontecimientos que propiciaron la expansión de ambientes abiertos (pastizales, praderas y savanas) a expensa de los bosques (Retallack, 2001; Strömberg, 2011).

En este escenario relativamente más fresco y seco que habría imperado en el pasado, también pudo haberse desarrollado el modo reproductivo vivíparo observado en

las especies del género *Ophiodes*. El origen y la evolución de la viviparidad en escamados también ha sido asociado a ambientes de climas fríos de altas latitudes o altitudes, desarrollándose gradualmente a partir de un ancestro ovíparo, por aumento progresivo del período de retención del huevo, reducción de la cáscara, y ulterior desarrollo de algún tipo de placenta primitiva para el intercambio de agua y gases (Tinkle & Gibbons, 1977; Blackburn, 1982, 2005, 2015; Shine, 1985; Guillette, 1993). Adicionalmente, algunos estudios han revelado cierta correlación entre el modo reproductivo y los patrones reproductivos. Así, Guillette y Méndez de la Cruz (1993) han observado que los ciclos reproductivos de otoño pueden ser una consecuencia directa del modo reproductivo vivíparo registrado en especies de lagartos del género *Sceloporus*. Además, la asincronía de los ciclos entre machos y hembras de las especies de este género mostraron un fuerte componente altitudinal (Guillette & Méndez de la Cruz, 1993; Méndez de la Cruz *et al.*, 1998), por lo que los ciclos sincrónicos descriptos para este grupo serían una consecuencia de la posterior colonización de ambientes más áridos y de menor altitud (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998).

Los ciclos y parámetros reproductivos femeninos de las especies del género *Ophiodes* muestran variaciones en la talla mínima a la madurez sexual, en la extensión e inicio del ciclo vitelogénico, ovulación, desarrollo embrionario y momento de los nacimientos (Tabla 6). Así, en *O. fragilis* la ovulación, fecundación y el desarrollo embrionario se producen en otoño (marzo a junio), en tanto que los nacimientos ocurren durante la primavera (agosto a noviembre), tras una gestación de al menos 5 meses. En *O. cf. striatus*, en cambio, el desarrollo embrionario comienza a principios de invierno (julio) y los nacimientos se producen luego de 5 meses de gestación, a fines de la primavera y comienzos del verano (diciembre). No obstante, Barbosa *et al.* (1991) estimaron en condiciones de laboratorio un período de gestación de al menos 100 días

en *O. striatus* para una población de Río de Janeiro, Brasil. En tanto que en *O. intermedius* del Chaco húmedo, la ovulación ocurriría a principios de la primavera (septiembre), seguida de la fecundación y el comienzo del desarrollo embrionario. Los nacimientos ocurrirían al final de la primavera y el verano (diciembre y febrero), tras un período de gestación de 3 a 4 meses. Así, conforme aumenta la latitud, el momento de los nacimientos en las especies de *Ophiodes* se trasladan desde principios de la primavera a comienzos o incluso mediados del verano (Tabla 6), probablemente por diferencias latitudinales en la temperatura y el régimen de lluvias (Montechiaro *et al.*, 2011).

Las hembras de *O. intermedius* del Chaco húmedo ovularon ovocitos típicamente macrolecitos, y en oviducto los embriones se observaron rodeados por una delgada membrana traslúcida en forma de saco, sin el depósito calcáreo propio de las especies ovíparas, ni la formación de una estructura de conexión evidente con la hembra a lo largo del desarrollo embrionario, por lo que es probable que la nutrición de los embriones provenga fundamentalmente del vitelo del huevo. Esta descripción concuerda con las realizadas para otras especies del género (Pizzatto, 2005; Barros & Teixeira, 2007). Sin embargo, resta por estudiar la relación materno-fetal de manera más detallada a nivel morfo-histológico, dado que en muchas especies, principalmente lecitotróficas, existe un intercambio de sustancias orgánicas e inorgánicas, en la que los embriones reciben nutrientes de la madre durante la gestación, además de la proveniente del vitelo (Stewart & Castillo, 1984; Stewart & Thompson, 1993, 2000; Crocco *et al.*, 2008).

Si bien los comportamientos reproductivos de cortejo y cópula no han sido registrados en campo en *O. intermedius*, los apareamientos probablemente se producen durante los meses de actividad vitelogénica (mayo-noviembre), cuando la actividad

gonadal de los machos es baja. Esta idea es soportada por la presencia de mordeduras en forma de “V”, marcas producidas típicamente durante la cópula (Anderson & Vitt, 1990), registradas a nivel de la cabeza en hembras de *O. intermedius* capturadas en mayo, julio y octubre. De confirmarse esto, se esperaría encontrar también almacenamiento de esperma en hembras, dado que, como se desprende de nuestros datos, la ovulación no se registraría antes de septiembre.

Se ha argumentado que el almacenamiento de esperma en las hembras podría promover la competencia espermática, dado que la cópula y la ovulación no están asociadas, por lo que las hembras podrían beneficiarse al ser inseminadas por varios machos (Birkhead & Møller, 1993; Adams *et al.*, 2005; Barros *et al.*, 2012). El almacenamiento de esperma en los machos podría indicar un prolongado período de apareamiento, o una condición obligatoria cuando el tiempo óptimo para la espermatogénesis y ovogénesis ocurre en momentos diferentes (Garstka *et al.*, 1982; Mitchell & Zug, 1984; Birkhead & Møller, 1993; Almeida-Santos *et al.*, 2006).

Las hembras de *M. dorsivittata* de Corrientes exhibieron un ciclo reproductivo estacional, anual y asociado con el ciclo sexual de los machos. Al igual que en *O. intermedius*, las hembras de *M. dorsivittata* presentaron un extenso ciclo reproductivo, aunque con un período más prolongado de gestación de 11 meses. Así, embriones con estadio de desarrollo temprano fueron registrados a mediados del verano (febrero), y estadios avanzados de desarrollo embrionario a finales de la primavera (diciembre), luego de 10 a 11 meses de gestación. El tiempo de gestación estimado para *M. dorsivittata* de Corrientes se encuentra dentro del rango documentado para otras especies del género *Mabuya* (9-12 meses; Vitt & Blackburn, 1983, 1991; Vrcibradic & Rocha, 1998; Rocha & Vrcibradic, 1999; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 2014). Las cópulas en esta especie, según indican los resultados de esta tesis, podrían

ocurrir a comienzos del verano (diciembre-enero), luego de finalizar el período de gestación y cuando los machos muestran un máximo de actividad espermatogénica, de tal manera que las hembras están listas para copular e iniciar un nuevo ciclo reproductivo inmediatamente después de producirse los nacimientos.

A diferencia de *O. intermedius*, el diámetro de los ovocitos al momento de la ovulación en *M. dorsivittata* de Corrientes, como en todo el clado *Mabuya* (Ramírez-Pinilla, 2014), fueron de pequeño tamaño (diámetro mayor = 1,3 mm), lo cual indica que se trata de ovocitos microlecitos. El tamaño pequeño de los ovocitos sería una consecuencia de la disminución de la vitelogénesis en favor de la matrotrofia placentaria que tiene este grupo (Ramírez-Pinilla, 2010, 2014).

Las especies del género *Mabuya* Fitzinger, 1826 se caracterizan por una viviparidad placentotrófica altamente desarrollada (Vitt & Blackburn, 1983, 1991; Jerez & Ramírez-Pinilla, 2001, 2003; Blackburn & Vitt, 1992, 2002; Leal & Ramírez-Pinilla, 2008). Este rasgo reproductivo es considerado por Mausfeld *et al.* (2002) como una de las sinapomorfías del género presente en las especies que se distribuyen en América, salvo *M. atlantica* (sinonimizado al género *Trachylepis*) endémico del archipiélago de Fernando de Noronha (Brasil), que pertenecería a un proceso de dispersión diferente proveniente del sudoeste de África (Mausfeld *et al.*, 2002; Bauer, 2003; Carranza, 2003; Miralles *et al.*, 2009).

Además del modo reproductivo, las especies de este género *Mabuya* presentan otras características reproductivas que son conservativas para el taxón, como la madurez sexual temprana, ovulación de pequeños ovocitos (microlecitos), periodo de gestación extenso, tamaño de la camada positivamente relacionada con la talla de la hembra, actividad reproductiva anual, uso de las reservas energéticas durante la gestación y dimorfismo sexual con hembras de mayor tamaño corporal que los machos (Ramírez-

Pinilla *et al.*, 2002; Hernández-Franyutti *et al.*, 2005; Vrcibradic & Rocha, 2011; Ribeiro *et al.*, 2014). En este sentido, *M. dorsivittata* de Corrientes exhibió características reproductivas similares a las del resto del linaje.

Efectos del clima en los ciclos reproductivos

Los distintos eventos reproductivos que se han mencionado previamente (e.g., gametogénesis, cópula, gestación, postura, nacimientos o eclosión) están normalmente asociados a factores ambientales, como la temperatura, el fotoperíodo y/o las lluvias (Guillette & Sullivan, 1985; Ibarzüengoytía, 2008).

Las especies estudiadas en la presente tesis habitan en un ambiente subtropical en el cual, si bien no existe una estación seca, en los meses de invierno el registro histórico indica una marcada disminución en las precipitaciones. La temperatura y el fotoperíodo, en tanto, presentan un régimen estacional, registrándose una clara variación a lo largo del año. Es posible que los diferentes eventos de los ciclos reproductivos estén sincronizados con los cambios estacionales del ambiente configurando un ciclo anual característico, en la medida que los factores climáticos sean predecibles. Sin embargo, los parámetros testiculares en *T. torquatus* (Corrientes) no mostraron relación con las variables climáticas, mientras que el crecimiento folicular estuvo asociado con las variaciones mensuales del fotoperíodo y las lluvias durante la segunda mitad del año. En los ambientes tropicales, se ha señalado que las lluvias son el principal factor que regula el momento de la actividad reproductiva en lagartos hembras (Wilhoft, 1963; Sherbrooke, 1975; Barbault, 1976; Magnusson, 1987; Patterson, 1991; Rocha, 1992; Clerke & Alford, 1993). Mientras que el fotoperíodo es considerado un factor más importante para poblaciones de lagartos de regiones subtropicales y templadas (Gorman

& Licht, 1974), probablemente porque es una señal de tendencia estacional estable, que no está sujeta a variaciones a corto plazo. Incluso, como sugieren Wiederhecker *et al.* (2002), sería una condición ventajosa tener la capacidad de detectar alguna señal ambiental, como la longitud de los días, que permita pronosticar la llegada de la estación húmeda. Entre los tropidúridos existe una tendencia a desarrollar la reproducción durante la temporada de las lluvias (Van Sluys *et al.*, 2010), con excepción de las poblaciones brasileñas de *T. semitaeniatus* en Pernambuco (Caatinga), y *T. torquatus* en Barra de Maricá (Floresta Atlántica), que se reproducen fundamentalmente durante la estación seca del año. Esta relación con el régimen de las lluvias se ha asociado, por un lado, a la abundancia de artrópodos (Rocha, 1992, 1996) que se incrementa cuando las precipitaciones son mayores (Janzen & Schoener, 1968, Buskirk & Buskirk, 1976, Wolda, 1978, Pinheiro *et al.*, 2002), y por otro lado, a que proporcionaría niveles adecuados de humedad para la incubación y el desarrollo de los huevos (Brown & Shine, 2006).

La disminución de la temperatura y el fotoperíodo es probable que ejerza un control en el inicio del período de brumación en *K. viridistriga*, al igual que en otros teiidos (Milsom *et al.*, 2008), limitando su actividad y sus funciones reproductivas. A pesar que en los machos de *K. viridistriga* se observó espermatogénesis a lo largo de la temporada de actividad, se registraron cambios en el tamaño testicular, probablemente asociados con la función hormonal y no con diferencias en el estadio espermatogénico, sugiriendo un pico en la producción de testosterona al final del verano, cuando tiene lugar la cópula, disminuyendo posteriormente la actividad hormonal junto con la temperatura y el fotoperíodo.

Kentropyx viridistriga en la distribución más austral de la especie, en el Chaco húmedo de Corrientes, responde a un entorno de clima más fresco, con una marcada

caída de las precipitaciones, temperaturas y fotoperíodo en el invierno, reduciendo su temporada de actividad. Este lagarto tropical parece haber ajustado su ciclo reproductivo para realizar la vitelogénesis durante la temporada de lluvias, y producir la primera ovipostura cuando la temperatura y el fotoperíodo todavía registran valores altos, en el ambiente subtropical de Corrientes. Aunque el segundo pico vitelogénico ocurre cuando la temperatura, el fotoperíodo y las lluvias decrecen, la disponibilidad de alimento parece ser suficiente para soportar este proceso energético.

Otros teiidos neotropicales también muestran ciclos reproductivos femeninos estacionales, y la época de reproducción generalmente ocurre en primavera-verano en las zonas subtropicales y templadas, siguiendo los regímenes de temperatura (e.g., *Teius oculatus*, Blanco & Acosta, 1998; Cappellari *et al.*, 2011; *Teius teyou*, Cruz *et al.*, 1999; *Tupinambis merianae*, Noriega *et al.*, 2002; Manes *et al.*, 2007; *Tupinambis rufescens*, Fitzgerald *et al.*, 1993; *Cnemidophorus ocellifer*, Cruz, 1996; *Cnemidophorus lacertoides*, Balestrin *et al.*, 2010). En cambio, en áreas tropicales, con un régimen estacional de lluvias, la reproducción está vinculada a las precipitaciones y los lagartos que allí habitan se reproducen durante la estación húmeda (e.g., *Ameiva ameiva*, Magnusson, 1987; Colli, 1991; *Cnemidophorus lemniscatus*, Magnusson, 1987; *Cnemidophorus lineatissimus*, Ramírez-Bautista *et al.*, 2000). El género *Kentropyx* ha mostrado una variedad de ciclos reproductivos estrechamente relacionados con los diferentes ambientes tropicales o subtropicales en los que habita, desde Surinam hasta el norte de Argentina. Las especies del grupo *calcarata* (*K. calcarata*, *K. pelviceps*, *K. altamazonica*) presentan actividad reproductiva durante todo el año y múltiples posturas (Hoogmoed, 1973; Dixon & Soini, 1986; Tabla 5), mientras que las especies del grupo *paulensis* exhiben un patrón reproductivo estacional, pero con una temporada de

actividad más larga que en Corrientes (e.g., *K. paulensis*, Anjos *et al.*, 2002; 22°12'30"S, 47°54'45"W).

Si bien los machos y las hembras suelen responder a las mismas señales ambientales en las especies con ciclos sincrónicos, en las especies con ciclos asincrónicos como *O. intermedius* existen dos posibilidades, o bien que las señales ambientales que desencadenan la actividad gonadal en los sexos son distintas, o bien que los machos y las hembras responden de manera diferente a las mismas señales ambientales (Guillette & Méndez de la Cruz, 1993; Flemming, 1993). De acuerdo con los resultados hallados en esta tesis, aunque no se pudieron realizar análisis estadísticos, es probable que en *O. intermedius* la espermatogénesis esté asociada a la temperatura y/o fotoperíodo, como en otras especies de escamados (Licht, 1971, 1973; Marion, 1982; Wiederhecker *et al.*, 2002), en tanto que las hembras ajustarían el desarrollo embrionario y los nacimientos a los aumentos de la temperatura (primavera) y abundancia de precipitaciones (Magnusson, 1987; Rocha, 1992; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009).

Por último, el ciclo testicular de *M. dorsivittata* de Corrientes parece responder positivamente a las variaciones del fotoperíodo, mientras que el ciclo reproductivo femenino está ligado a las temperaturas, el fotoperíodo y las precipitaciones. Sin embargo, Rocha y Vrcibradic (1999) mencionan que los ciclos masculinos de las especies de *Mabuya* neotropicales están más fuertemente asociados a los ciclos femeninos que a señales ambientales externas, dado que el pico espermatogénico siempre coincide con los períodos de parición y ovulación, tal como sucede en *M. dorsivittata* de Corrientes. Asimismo, los ciclos femeninos de las especies de este género podrían estar sujetos fundamentalmente al régimen de las lluvias, dado que es posible observar cierta tendencia de producirse los nacimientos durante el período de

transición entre la estación seca y la húmeda (ver Vrcibradic & Rocha, 2011), coincidiendo posiblemente con la época de mayor disponibilidad de presas, aumentando así las probabilidades de supervivencia de los neonatos (Vitt & Blackburn, 1991; Vrcibradic & Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009). Particularmente en *M. dorsivittata* en el Chaco húmedo, los nacimientos se producirían entre finales de la primavera e inicios del verano (diciembre y enero; Tabla 7), en tanto que en la población del Espinal en Córdoba los nacimientos ocurren durante el verano (enero y febrero; Aun *et al.*, 2011) cuando las temperaturas y las precipitaciones en estos ambientes presentan valores altos. El análisis comparativo de los datos revela que, en términos generales, existe un desplazamiento en el momento de los nacimientos en las especies de *Mabuya* conforme aumenta la latitud, desplazándose desde principios de la primavera a principios del verano, probablemente como resultado de adaptaciones termofisiológicas (Aun *et al.*, 2011). Así, en las poblaciones tropicales de *Mabuya*, la disponibilidad de alimento para los neonatos podría determinar el período de nacimientos (Vitt & Blackburn, 1983), en tanto que en las poblaciones más australes, la temperatura ambiente podría jugar un rol más preponderante (Aun *et al.*, 2011).

Con base a lo antes mencionado, podemos advertir que los ciclos reproductivos de las especies aquí estudiadas responden a alguna señal ambiental, como la temperatura, el fotoperíodo o las precipitaciones, o una combinación de estos factores. Incluso, los datos de esta tesis sugieren que un mismo factor ambiental puede afectar de manera diferente sobre distintos eventos de los ciclos reproductivos. Así, por ejemplo, las precipitaciones pueden actuar de manera directa (e.g., el inicio de la gametogénesis) o indirecta (e.g., a través de sus efectos sobre los recursos) sobre la biología reproductiva.

Tamaño de la camada e inversión reproductiva

En el tamaño óptimo de la camada también están involucrados tanto factores bióticos como abióticos, y en consecuencia, es posible encontrar diferencias en el potencial reproductivo entre las especies o entre las poblaciones de una misma especie, debido a que el conjunto de fuerzas selectivas a las que son sometidas las poblaciones puede variar a lo largo de su distribución (Fitch, 1985).

En *Tropidurus torquatus* a pesar de presentar una amplia distribución, el tamaño de la puesta en el Chaco húmedo en Corrientes, es similar a las puestas registradas en el Cerrado y la Pampa de Brasil (Wiederhecker *et al.*, 2002; Arruda, 2009), aunque en la Floresta Atlántica, el tamaño de la puesta es considerablemente menor, consistiendo solamente en dos huevos (Tabla 4). Asimismo, en el Chaco húmedo, el Cerrado y la Pampa, el tamaño de la puesta se correlaciona con el LHC materna (Wiederhecker *et al.*, 2002; Arruda, 2009), una característica común entre los tropidúridos (e.g., *T. itambere*, Van Sluys, 1993; *T. etheridgei*, Cruz, 1997; *T. spinulosus*, Cruz *et al.*, 1997; *T. montanus*, Van Sluys *et al.*, 2002). En las poblaciones de *Tropidurus*, la selección favorece a las hembras más grandes, de esta manera las hembras aumentan su éxito reproductivo incrementando el tamaño de la nidada. En *T. torquatus* de Corrientes, a pesar de que la relación entre el número de huevos y el tamaño de la hembra es significativa, no se hallaron evidencias de compensación entre el tamaño de la puesta y el tamaño del huevo, tal como predice la teoría clásica (Smith & Fretwell, 1974). Esta teoría predice que las hembras pueden producir un gran número de pequeño huevos o unos pocos huevos de gran tamaño. Pruebas experimentales han verificado esta compensación entre el tamaño del huevo y el tamaño de la nidada (Sinervo & Licht, 1991; Williams, 2001). Sin embargo, esta relación puede verse afectada por el tamaño materno (Ford & Seigel, 1989, 2006), la variación en la adquisición de recursos por las

hembras (Uller & Olsson, 2005) y el número de puestas que pueden depositar por año (múltiples puestas; Wang *et al.*, 2011). El efecto de la frecuencia de las puestas puede explicar la ausencia de esta relación en *T. torquatus* en el Chaco húmedo, debido a que las hembras pueden depositar al menos dos nidadas por estación reproductiva. No obstante, una estrategia diferente se observa en la Floresta Atlántica para esta especie, dado que presenta un tamaño de puesta relativamente constante y bajo, lo que probablemente sea compensado por un tamaño del huevo más grande (Kiefer *et al.*, 2008; Van Sluys *et al.*, 2010).

El peso relativo de la puesta (PRP) promedio de *T. torquatus* de Corrientes fue similar al PRP documentado para diferentes especies de lagartos ($PRP = 0.255 \pm 0.014$, media \pm EE, Meiri *et al.*, 2012; $PRP_{T. torquatus} = 0.22 \pm 0.04$, media \pm DE, presente estudio). Sin embargo, los valores de PRP y tamaño del huevo de *T. torquatus* (Corrientes) fueron los más altos reportados para la especie (Tabla 4), sugiriendo una particular presión selectiva sobre las hembras de esta población. Vitt & Price (1982) propusieron que el PRP puede variar entre las poblaciones de una misma especie como resultado de la diferencia en la disponibilidad de alimento o la variación geográfica en la táctica de escape. *Tropidurus torquatus* es un predador “al acecho” que confía en su apariencia críptica para evitar a los predadores (Vitt, 1981). Por lo tanto, las diferencias interpopulacionales del PRP pueden deberse a sutiles variaciones en el modo de escape, en relación con diferencias en la presión de depredación según el área geográfica, o en la estructura del hábitat o en la disponibilidad de refugio y alimento. Estas diferencias permiten a la población de hembras de Corrientes invertir más energía en la reproducción, pese a que esto podría causar una reducción en la velocidad y performance de la carrera, y por lo tanto, aumentar el riesgo de depredación (Shine, 1980; Niewiarowski & Dunham, 1998; Miles *et al.*, 2000; Lind & Cresswell, 2005).

En *K. viridistriga* del Chaco húmedo el tamaño de la puesta y del huevo registraron valores más bajos que la población del Pantanal de Brasil (Tabla 5). Sin embargo, Werneck *et al.* (2009) no encontraron diferencias en el tamaño de la puesta ni en el volumen del huevo entre los tres grupos de *Kentropyx* y/o hábitats (i.e., bosques y sabana), aun cuando se tuvo en cuenta la filogenia en su análisis. Además, el peso medio relativo de la puesta (PRP) de *K. viridistriga* de Corrientes fue similar al PRP documentado para otros lagartos teiidos (PRP = $0,148 \pm 0,006$ (EE), Vitt & Price, 1982; PRP_{*K. viridistriga*} = $0,16 \pm 0,02$, presente estudio). Aunque esto puede ser indicativo de un fuerte componente filogenético en *Kentropyx* para estos parámetros reproductivos (Werneck *et al.*, 2009), a nivel poblacional o de especie, las condiciones ambientales locales pueden ejercer influencia sobre ellos, dado que fue posible encontrar diferencias en el tamaño de la puesta y en el volumen de los huevos entre las poblaciones de *K. viridistriga* (Tabla 5). Asimismo, comparando las especies de los tres grupos de *Kentropyx*, observamos una tendencia en el grupo paulensis caracterizado por un tamaño de la puesta, del huevo y de la hembra a la madurez sexual más pequeños que en los grupos striata y calcarata (Tabla 5). En base a datos moleculares y morfológicos, Werneck *et al.* (2009) determinaron que *K. striata* ocupa una posición basal con respecto a todas las demás especies (grupo calcarata y paulensis), y por lo tanto esos parámetros reproductivos en el grupo paulensis pueden ser considerados una condición derivada.

Entre las especies vivíparas, el tamaño de la camada registrado en *O. intermedius* fue relativamente grande, una característica que comparte con otros miembros de éste género (Tabla 6). Aunque normalmente en lagartos el tamaño de la camada depende del tamaño de la hembra (LHC), (Winck & Rocha, 2012), en *O. intermedius* (presente estudio) y *O. fragilis* (Pizzatto, 2005) no se observó dicha relación, en contraste con *O.*

striatus (Barros & Teixeira, 2007) y *O. cf. striatus* (Montechiaro *et al.*, 2011). Pizzatto (2005) explica que la ausencia de esta relación puede ser resultado de un fenómeno de compensación entre el éxito reproductivo presente y futuro, especialmente si las hembras tienen una alta probabilidad de sobrevivir hasta la próxima temporada reproductiva (Shine, 1988). No obstante, otros factores pueden interferir en la relación entre el tamaño de la camada y el tamaño corporal materno, dado que la condición nutricional de la hembra y los niveles de lípidos almacenados también pueden influir sobre el tamaño de las crías o de la camada en escamados (Doughty & Shine, 1998; Bonnet *et al.*, 2001).

Mabuya dorsivittata mostró una variación latitudinal y/o altitudinal en el tamaño de la camada, siendo la población más austral, la del Espinal de Córdoba, la de mayor fecundidad media (32°22'S; 62°53'W; altitud 250 msnm; Aun *et al.* 2011; Tabla 7), en tanto que en las poblaciones de más bajas latitudes, al sudeste de Brasil, mostraron los valores más bajos (22°23'S, 44°40'W; altitud 2460 msnm; Vrcibradic *et al.*, 2004; 22°50'S, 46°40'W y 25°06'S, 50°10'W; altitud 650-979 msnm; Vrcibradic & Rocha, 2011), mientras que en el Chaco húmedo se observó un valor intermedio (27°33'22''S, 58°40'33''W; altitud 56 msnm; presente estudio). Es decir, que las poblaciones a menores latitudes y mayores altitudes presentaron en promedio tamaños de camada más pequeños que las poblaciones de mayores latitudes y de bajas altitudes. Estas diferencias en el tamaño de la camada podrían explicarse por las tallas corporales máximas que alcanzan las hembras en las diferentes poblaciones de *M. dorsivittata*. En la población del Espinal de Córdoba (Aun *et al.*, 2011), las hembras alcanzan la mayor longitud hocico-cloaca para la especie, en tanto que en los “Campos de altitud” al sur de Brasil (Vrcibradic *et al.*, 2004), la talla máxima registrada es la más baja (Tabla 7). De acuerdo con el trabajo de Vrcibradic & Rocha (2011), las característica de tamaño

corporal y de camada que presentan las poblaciones más australes de *M. dorsivittata* (Espinal y Chaco húmedo) las ubican dentro del grupo de las *Mabuya* de tamaño corporal pequeño con camada grande.

Cuando realizamos un análisis comparativo de los aspectos reproductivos estudiados en las especies ovíparas y vivíparas de la presente tesis, las diferencias se hacen muy notorias, por ejemplo, en los tiempos de vitelogénesis y gestación. Pero, más allá de las diferencias relacionadas con el período de gestación y/o los costos energéticos asociados al mantenimiento de la preñez (Robert & Thompson, 2000), existen otras que tienen que ver con las restricciones que impone el modo reproductivo, por ejemplo, sobre el potencial reproductivo. De esta manera, en las especies ovíparas se encontró múltiples oviposturas por estación reproductiva. En contraste con las especies vivíparas que presentaron una sola camada por año, producto de limitantes fisiológicas, ya que la vitelogénesis y la gestación son eventos mutuamente excluyentes en el ciclo reproductivo (Callard *et al.*, 1992). No obstante, al contrario de lo esperado, debido al costo que significa la gravidez para las hembras –ya sea para su supervivencia o su reproducción futura– (ver Shine, 1980), el tamaño de la camada de *O. intermedius* (media = 6,4) y *M. dorsivittata* (media = 5,3) fue similar al de *T. torquatus* (media = 6,3), siendo el tamaño de la puesta de *K. viridistriga* (media = 3,2) el más bajo registrado entre estas especies. Estudios llevados a cabo por Tinkle *et al.* (1970) y Dunham *et al.* (1988) revelan que las especies ovíparas con una única ovipostura por estación reproductiva presentan tamaños de camada mayores que las especies vivíparas. Por el contrario, cuando las especies ovíparas producen múltiples oviposturas, el tamaño de su camada es más bajo que el de las especies vivíparas que producen una sola camada. En este sentido, los resultados de esta tesis concuerdan parcialmente con el de

aquellos estudios, ya que a pesar de que las dos especies ovíparas producen variaciones por estación reproductiva, solo *K. viridistriga* cumplió con aquella premisa.

Ciclos de los cuerpos grasos

Un factor que juega un rol fundamental en la reproducción es la acumulación de reservas energéticas (Derickson, 1976; Jönsson, 1997; Bonnet *et al.*, 1998). La magnitud y duración del almacenamiento, y la asignación de las reservas energéticas son importantes eventos o incluso críticos para el éxito reproductivo en reptiles escamados (Bonnet *et al.*, 1998; Warne *et al.*, 2012). En este sentido se ha demostrado que la remoción de los cuerpos grasos puede retrasar o inhibir el desarrollo folicular (Hahn & Tinkle, 1965), y/o que un incremento en la acumulación de lípidos puede significar un aumento del tamaño de la camada (Doughty & Shine, 1998).

Tanto los machos como las hembras de *T. torquatus* de Corrientes mostraron un patrón cíclico en la acumulación de lípidos. Los valores más altos se registraron desde otoño a principios de invierno, cuando es de esperar una abundancia de artrópodos más baja, como consecuencia de la reducción de las temperaturas y las lluvias. Aunque esta condición ambiental puede resultar en un decrecimiento en la disponibilidad de artrópodos, es evidente que esta posible disminución no sería un factor limitante para la acumulación de lípidos. Los ciclos de los cuerpos grasos de machos y hembras de *T. torquatus* mostraron que la acumulación de lípidos alcanza su valor máximo cuando los parámetros testiculares y el tamaño folicular alcanzan su mínima expresión. Los machos de *T. torquatus* acumulan rápidamente lípidos a mediados del verano (febrero), manteniéndose sus valores relativamente altos hasta el invierno (julio), mientras que las hembras comienzan a almacenar lípidos a finales del verano (marzo), alcanzando su

pico máximo a inicios del otoño (abril), fuera de la estación de cría, y decrecen marcadamente en invierno (julio), cuando comienza la vitelogénesis.

Otros estudios sobre tropidúridos que habitan ambientes altamente estacionales registraron un patrón estacional en el ciclo de los cuerpos grasos, incrementándose el almacenamiento de lípidos durante la estación seca (e.g., *T. torquatus*, Wiederhecker *et al.*, 2002; *T. montanus*: Van Sluys *et al.*, 2002; *Eurolophosaurus nanuzae*, Galdino *et al.*, 2003; *T. semitaeniatus* y *T. hispidus*, Ribeiro *et al.*, 2012). Según Colli *et al.* (1997), la acumulación de lípidos durante la estación seca en predadores “al acecho”, como los lagartos del género *Tropidurus*, deriva del incremento en la eficiencia de la producción, como consecuencia de los bajos costos de mantenimiento. Incluso, un estudio sobre dieta en una población de *T. torquatus* de Corrientes ha demostrado que la frecuencia de ingesta aumenta durante los meses de otoño y primavera (Álvarez *et al.*, 1985). Este comportamiento bimodal en la actividad alimentaria coincide con el almacenamiento de lípidos en los cuerpos grasos en otoño y con la actividad reproductiva en primavera. Hahn & Tinkle (1965) demostraron experimentalmente que la acumulación de lípidos en los cuerpos grasos es importante para el inicio de la actividad reproductiva en *Uta stansburiana*. Probablemente para *T. torquatus* de Corrientes ocurra algo similar. Sin embargo, ni la disponibilidad de alimento ni la acumulación de lípidos en los cuerpos grasos parecen ser suficientes para explicar la causa de la estacionalidad reproductiva observada en esta población.

Igualmente en las especies vivíparas la acumulación de lípidos en los cuerpos grasos mostró una relación inversa con la actividad reproductiva. No obstante, *Ophiodes intermedius* exhibió un patrón de uso de energía diferente entre los sexos. Así, los machos probablemente asignen más recursos a la búsqueda de hembras, cortejo y cópula durante el período de apareamiento que a la actividad espermatogénica

(energéticamente menos costoso), en tanto que las hembras posiblemente utilicen las reservas de lípidos para soportar la vitelogénesis y el desarrollo embrionario (Avery, 1970; Goldberg, 1972; Guillette & Casas-Andreu, 1981; Guillette & Bearce, 1986; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009).

Mabuya dorsivittata del Chaco húmedo, por su parte, manifestó un consumo de los cuerpos grasos asociada a la actividad espermatogénica y el desarrollo embrionario, indicando el costo energético elevado que conlleva la reproducción en ambos sexos. Las hembras acumulan lípidos en la fase temprana de gestación, disminuyendo marcadamente en las fases media y avanzada del desarrollo embrionario, de manera similar a otras especies de *Mabuya* (Vitt & Blackburn, 1983; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2002), sugiriendo que el almacenamiento de lípidos es responsable del mantenimiento de la hembra durante la gestación, y más aún durante la fase media y final del crecimiento de los embriones (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2002; presente estudio). En cambio, durante la fase preovulatoria (crecimiento folicular) no sería necesaria una gran movilización de lípidos para producir ovocitos microlecitos, lo que indica que la acumulación y el uso de lípidos en los cuerpos grasos en las especies de *Mabuya* está fuertemente asociado a la placentotrofia (Gómez & Ramírez-Pinilla, 2004).

A diferencia de las demás especies, *K. viridistriga* no reveló esta relación entre el uso de las reservas energéticas y la reproducción. Se ha argumentado que cuando las oportunidades para la alimentación son las adecuadas, no se produce almacenamiento en los cuerpos grasos y la actividad reproductiva puede ser satisfecha a través de la ingesta de alimentos (Shanbhag & Prasad, 1992). Este parece ser el caso de los machos y las hembras de *K. viridistriga* de Corrientes, en los cuales el peso de los cuerpos grasos no se relaciona con el ciclo reproductivo ni con la brumación de invierno. Los cuerpos grasos se presentaron siempre de tamaños pequeños, probablemente como

resultado de su modo activo de forrajeo, que permite a estos lagartos reponer la energía empleada en la reproducción mediante la ingesta continua de alimento (Ramírez-Bautista *et al.*, 2000). Otra posibilidad es que la acumulación de lípidos se produzca en otros sitios de depósito como en el cuerpo, el hígado o la cola, para soportar los procesos metabólicos durante la brumación (Derickson, 1976).

Dimorfismo sexual y proporción operativa de sexos

Los atributos morfológicos, de coloración y comportamiento pueden diferir entre los sexos (Andersson, 1994). Este fenómeno, llamado dimorfismo sexual, se encuentra ampliamente extendido entre los reptiles, registrándose incluso variaciones geográficas entre diferentes poblaciones en una misma especie (Fitch, 1981). Diversas hipótesis intentan explicar tales diferencias, por ejemplo, la selección sexual, que predice que los machos de mayor tamaño corporal y/o con estructuras con crecimiento alométrico pueden aumentar su performance durante encuentros agresivos con otros machos (selección intrasexual), o pueden ser usados por las hembras para evaluar la calidad de su pareja (selección intersexual; Andersson, 1994; Anderson & Vitt, 1990). En cambio cuando las hembras son de mayor talla, otra hipótesis se ha propuesto, la selección por fecundidad, que predice que un mayor tamaño corporal permitiría a las hembras albergar un mayor número de crías o crías de mayor tamaño (Shine, 1988; Cox *et al.*, 2003; Cox *et al.*, 2007). Finalmente la divergencia ecológica es otro agente selectivo que puede explicar el dimorfismo sexual, en situaciones en la que los machos y las hembras hacen uso diferencial de nichos y depredan sobre presas de tamaño diferente (Schoener, 1967; Schoener & Gorman, 1968; Shine, 1989; Presst, 1994; Herrel *et al.*, 1999). Estas fuerzas no necesariamente son mutuamente excluyentes, de

tal forma que los caracteres dimórficos pueden evolucionar en respuesta a cualquiera de estos factores o a través de una combinación de fuerzas selectivas actuando en conjunto o en forma secuencial (Shine, 1989).

Se ha sugerido que una forma de identificar la dirección y fuerza de la selección sexual es la proporción operativa de sexos (POS), la cual proporciona una idea de la intensidad de la presión inter- e intrasexual a que están sometidos los sexos (Emlen & Oring, 1977), convirtiéndose en una herramienta clave para entender los niveles de competencia por la pareja (Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). En este sentido, en ciertas especies vivíparas con ciclos reproductivos femeninos prolongados, se ha argumentado que la baja proporción de hembras receptivas puede influir en los ciclos reproductivos masculinos y en su dimorfismo sexual (Ibargüengoytía & Cussac, 1996, 1998, 1999). Los resultados hallados en esta tesis coinciden con los esperados, ya que los machos de las especies vivíparas estudiadas presentan mayores tamaños de cabeza que las hembras, probablemente, debido a una mayor presión de selección. Sin embargo, la POS de la especie vivípara *O. intermedius* mostró una proporción cercana a 1:1 (♂:♀). Incluso, *M. dorsivittata* presentó una proporción sesgada hacia las hembras, 1:2,7 (♂:♀). Teixeira *et al.* (2003) sugieren que el desvío hacia las hembras puede ocurrir debido a que las hembras grávidas pueden pasar largos períodos asoleándose y/o estar físicamente sobrecargada por el peso extra que representan los embriones, disminuyendo su velocidad de escape (Shine, 1980) y siendo más fácil su captura, y no necesariamente representan la proporción de sexos de la población.

La POS registrada en *T. torquatus* de Corrientes fue consistente con el dimorfismo sexual encontrado en esta especie. Los machos exhibieron no solo cabezas más grandes, sino tallas corporales mayores y colas más largas que las hembras. Así, la selección sexual puede actuar a favor de un incremento de estos atributos en los machos

debido a una POS sesgada hacia los machos, como resultado de la asincronía entre las hembras o de la parcial sincronía intersexual, produciendo una competencia intrasexual por el apareamiento, tal como lo predice la hipótesis de la POS (Emlen & Oring, 1977; Kvarnemo & Ahnesjö, 1996). El tamaño corporal y de cabeza mayores en los machos ha sido documentado en una variedad de tropidúridos (Vitt & Goldberg, 1983; Vitt, 1990a, 1993; Perez-Mellado, & De la Riva, 1993; Van Sluys, 1993; Vitt & Zani, 1996; Cruz, 1997; Cruz *et al.*, 1997; Vitt *et al.*, 1997; Pinto *et al.*, 2005; Van Sluys *et al.*, 2002, 2010; Brandt & Navas, 2013), sugiriendo que estas diferencias pueden haberse originado tempranamente en la evolución de este grupo (Vitt *et al.*, 1997). Los machos de *T. torquatus* son poligínicos y territoriales (Pinto *et al.*, 2005; Kohlsdorf *et al.*, 2006) por lo que el mayor tamaño corporal y de cabeza pueden ser explicados por selección sexual, como caracteres ventajosos frente a encuentros agonísticos con otros machos (Vitt & Cooper, 1985; Anderson & Vitt, 1990; Pinto *et al.*, 2005). Sin embargo, la relación del tamaño corporal entre machos y hembras entre los tropidúridos es isométrica, en lugar de hiperalométrica, como podría esperarse, lo cual sugiere que existen otros factores que podrían afectar al dimorfismo sexual (Brandt & Navas, 2013).

Aunque en *K. viridistriga* del Chaco húmedo la POS fue de 1:1 (♂:♀), un patrón de actividad protándrico podría favorecer caracteres dimórficos masculinos como resultado de la selección intrasexual (Vitt & Cooper, 1985; Anderson & Vitt, 1990; Andersson, 1994). Si bien los machos presentaron un tamaño corporal, estadísticamente no significativa, menor que las hembras, mostraron un mayor tamaño de la cabeza. Usualmente en las especies de *Kentropyx*, y en teiidos en general, los machos presentan tamaños corporales y/o de cabezas más grandes que las hembras (Fitch, 1981; Anderson & Vitt, 1990; Vitt, 1991; Vitt & Carvalho, 1992; Vitt *et al.*, 1994; Vitt *et al.*, 2001), sugiriendo que existe una fuerte presión intrasexual masculina en este grupo.

También se ha sugerido que cabezas más largas y/o altas pueden favorecer la habilidad de los machos para mantener el control sobre las hembras a través de mordidas durante la cópula (Anderson & Vitt, 1990; Hews, 1990), como se ha reportado en varias especies de lagartos teiidos (e.g., *Cnemidophorus tigris*, Anderson & Vitt, 1990; *C. ocellifer*, Ribeiro *et al.*, 2011; *Aspidoscelis costata*, Zaldívar-Rae & Drummond, 2007; *Ameiva auberi*, Alfonso & Torres, 2012). No obstante, en general no se han registrado marcas en forma de “V”, típicas marcas de mordeduras, en las hembras de las especies de este estudio, salvo en *O. intermedius*, lo que podría estar apoyando esta hipótesis para esta especie.

Si bien otro tipo de fuerza selectiva podría actuar sobre el tamaño de la cabeza, como la segregación de nicho (Schoener, 1967; Schoener & Gorman, 1968; Presst, 1994; Herrel *et al.*, 1999), los machos y las hembras de ninguna de las especies aquí estudiadas difieren en el tamaño de los ítems presas (Álvarez *et al.*, 1985; Aun *et al.*, 2011; Acosta, comunicaciones personales), por lo que no tenemos evidencia que soporte la hipótesis de partición de los recursos alimenticios.

Las hembras de *T. torquatus*, *K. viridistriga* y *M. dorsivittata* mostraron un mayor largo axila-ingle, y en *O. intermedius* y *M. dorsivittata*, además, una mayor longitud hocico-cloaca que los machos, lo que resulta acorde con la hipótesis de selección por fecundidad.

Este patrón dimórfico consistente en un tamaño corporal más grande en las hembras ha sido reportado en especies congénéricas de *Ophiodes*, y la principal causa de este fenómeno ha sido atribuida a la selección por fecundidad (Pizzatto, 2005; Barros & Teixeira, 2007; Montechiaro *et al.*, 2011). Sin embargo, esta hipótesis sería aceptable si el tamaño de la camada dependiera del tamaño de la hembra (LHC), como se ha observado en una variedad de especies de lagartos (Winck & Rocha, 2012). Dicha

relación fue positivamente hallada en *O. striatus* (Barros & Teixeira, 2007) y en *O. cf. striatus* (Montechiaro *et al.*, 2011), aunque en *O. intermedius* (presente estudio) y en *O. fragilis* (Pizzatto, 2005) el tamaño de la camada fue independiente de la talla corporal de la hembra. Pizzatto (2005) explica que en estas especies, puede existir un fenómeno de compensación entre el éxito reproductivo presente y futuro, especialmente si las hembras tienen una alta probabilidad de sobrevivir hasta la próxima temporada reproductiva (Shine, 1988). No obstante, otros factores pueden interferir en la relación entre el tamaño de la camada y el tamaño corporal materno, como la condición nutricional y los niveles de lípidos almacenados en las hembras que pueden influir sobre el tamaño de las crías o de la camada en escamados (Doughty & Shine, 1998; Bonnet *et al.*, 2001).

Por otro lado, entre las especies del género *Mabuya* (*sensu stricto*), con frecuencia se observan los mismos dos componentes corporales que conforman el dimorfismo sexual observado en *M. dorsivittata* de Corrientes, es decir, tamaño corporal más grande en las hembras y tamaño de la cabeza proporcionalmente más grande en los machos (Vitt & Blackburn, 1983; Vrcibradic & Rocha, 1998; Rocha & Vrcibradic, 1999; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 2014). Estos resultados sugieren que el patrón de dimorfismo sexual encontrado en *M. dorsivittata* de Corrientes podría ser un carácter plesiomórfico para el género; aunque este dimorfismo sexual podría mantenerse si las fuerzas selectivas operan actualmente sobre dichas magnitudes corporales en la especie.

La longitud de la cola presentó un crecimiento alométrico en los machos de *T. torquatus* y *K. viridistriga*. Una mayor longitud de la cola también puede ser un carácter ventajoso, dado que los machos dominantes normalmente ejecutan movimientos con la cola, así como con la cabeza, como señales de advertencia para persuadir que otros

machos ingresen al territorio, evitando de esa forma un combate físico (Kohlsdorf *et al.*, 2006; Herrel *et al.*, 2009).

Aunque la autotomía caudal es considerada como un comportamiento (voluntario) anti-depredador (Bateman & Fleming, 2009; Cromie & Chapple, 2013), algunos estudios han demostrado que este comportamiento puede variar entre los sexos. Por ejemplo, en *Mabuya heathi* se ha reportado que los machos pierden la cola con mayor frecuencia que las hembras (Vitt, 1981b). Sin embargo, ninguna de las especies estudiadas en la presente tesis mostró diferencias significativas entre machos y hembras en la frecuencia de la autotomía caudal. No obstante, nuestros resultados muestran variaciones interespecificas, registrándose los valores más altos de autotomía caudal en *O. intermedius* (77,1%) y *M. dorsivittata* (70,6%), en tanto que *T. torquatus* (50%) y *K. viridistriga* (35,4%) mostraron valores más bajos. Probablemente, no solo factores ecológicos, como la eficiencia y la intensidad de depredación, y el uso del hábitat o microhábitat, actúen sobre la frecuencia en la autotomía caudal de los lagartos (Bateman & Fleming, 2009), sino que la historia evolutiva del grupo también juegue un rol importante (Van Sluys *et al.*, 2002).

Otro carácter que puede manifestar diferencias sexuales en los lagartos en cuanto al número, tamaño, forma y coloración, son las escamas (Cei, 1993). Aunque una descripción detallada de las diferencias entre los sexos de este carácter supera los objetivos planteados en esta tesis, quizá una de las diferencias más notables a este nivel sean las escamas modificadas (espolones) localizados a cada lado de la cloaca en los machos de *K. viridistriga*. Es un rasgo exclusivo de los machos del género *Kentropyx* (Gallagher & Dixon, 1980), que probablemente sea usado para estimular a las hembras antes o durante la cópula, como fuera sugerido por Vitt (1991).

Tabla 4. Resumen de las características reproductivas de las especies de tropidúridos. Se comparan los ciclos reproductivos, la talla mínima de madurez sexual de la hembra, el tamaño corporal promedio de la hembra, el tamaño de la puesta, la masa de la puesta, el tamaño del huevo, el peso relativo de la puesta incluyendo el peso de la puesta (PRPinc), el peso relativo de la puesta excluyendo el peso de la puesta (PRPexc), el tamaño de los neonatos, el período de eclosión y el número ovipostura (U = única, M = múltiple) por estación reproductiva de diferentes localidades y biomas.

Especie	Bioma	Ciclo reproductivo		Talla mínima de madurez sexual de la hembra (LHC, mm)	Tamaño corporal promedio de la hembra (LHC, mm)	Tamaño medio de la puesta	Peso de la puesta (g)	Volumen del huevo (mm ³)	PRPinc	PRPexc	Tamaño del neonato (mm)	Período de eclosión	Número de ovipostura	Localidad	Ubicación	Referencia
		Macho	Hembra													
<i>Tropidurus torquatus</i>	Chaco húmedo	Continuo	Estacional (julio a febrero)	64,6	82,2±19,6	6,3±1,5 (4-9)	0,87±0,13	992,67 ±87,24	0,22	0,28	35,8±2,7 (31,1-40,0)	Enero a julio	M	Corrientes, noreste de Argentina	27°25' S, 58°44' W	Presente estudio
<i>T. torquatus</i>	Cerrado	Continuo	Estacional (agosto a february)	65	82,4±16,3	6,1±0,2 (3-10)	0,372±0,006	892,17 ±146,45	0,089	?	(31-40)	Marzo a junio	M	Brasília, centro de Brasil	15°47' S, 47°55' W	Wiederhecker <i>et al.</i> , 2002
<i>T. torquatus</i>	Isla oceánica	?	?	?	79,5±4,6	4,4±1,1 (2-6)	?	?	?	?	?	?	?	Abrolhos Archipiélago, noreste de Brasil	17°58' S, 38°42' W	Rocha <i>et al.</i> , 2002
<i>T. torquatus</i>	Floresta atlántica	?	?	51,4	57,0±3,4 a 68,5±6,0	2,0±0,3 a 3,3±0,6 (2-4)	?	469,5 ±53,7 a 873,2 ±3,0	0,110 a 0,172	0,162 a 0,207	?	?	M	Costa este de Brasil	16°39' S, 39°05' W to 23°05' S, 43°30' W	Kiefer <i>et al.</i> , 2008
<i>T. torquatus</i>	Pampa	Continuo	Estacional (septiembre a enero)	74,8	88,3±15,1	6,2±1,86 (3-10)	?	882,71 ±264,31	0,15	0,18	?	Febrero a agosto	U	Alegrete, sur de Brasil	29°45' S, 55°28' W	Arruda, 2009
<i>T. torquatus</i>	Floresta atlántica	?	Continuo	40	60,0±10,9	?(2-4)	?	?	?	?	(26,0-?)	?	M	Guriri, sudeste de Brasil	18°,45' S, 39°44' W	Teixeira & Giovanelli 1999

<i>T. torquatus</i>	Floresta atlántica	Continuo	Estacional (mayo a diciembre)	51,1	?	2,1±0,58 (1-4)	?	?	?	?	(24,3-?)	Octubre a marzo	M	Barra de Maricá, sudeste de Brasil	22° 57' S, 42°50' W	Van Sluys <i>et al.</i> , 2010
<i>T. montanus</i>	Floresta atlántica	Continuo	Estacional (agosto a enero)	56,5	69,7±6,6	3,5±1,1 (1-6)	?	?	0,05	?	(30,5-?)	?	M	Serra do Cipó, sudeste de Brasil	19°12' S, 43°27' W	Van Sluys <i>et al.</i> , 2002
<i>T. hispidus</i>	Bosque tropical xerófilo	Estacional (marzo a agosto)	Estacional (marzo a septiembre)	68	82,1	5,5 (1-8)	?	?	?	?	?	?	M	Cumaná, Venezuela	?	Prieto <i>et al.</i> , 1976
<i>T. hispidus</i>	Caatinga	Continuo	Continuo	70	86,6±1,0	7,3±0,2 (3-14)	0,654	628	0,219	0,291	?	?	M	Exu, noreste de Brasil	7°25' S, 40°10' W	Vitt & Goldberg, 1983; Vitt, 1993
<i>T. hispidus</i>	Caatinga	Continuo	Estacional (noviembre a abril)	65	86,8±13,2	8,1±2,0 (6-13)	?	?	?	?	?	?	M	Seridó, Rio Grande do Norte, Brasil	6°34' S, 37°15' W	Ribeiro <i>et al.</i> , 2012
<i>T. semitaeniatus</i>	Caatinga	Continuo	Estacional (mayo a enero)	58	72,4±0,5	2,0±0,04 (1-4)	0,801	766,8	0,162	0,195	?	?	M	Exu, noreste de Brasil	7°25' S, 40°10' W	Vitt & Goldberg, 1983; Vitt, 1993
<i>T. semitaeniatus</i>	Caatinga	Continuo	Estacional (noviembre a abril)	59	63,3±7,6	2,1±0,6 (1-3)	?	?	?	?	?	?	M	Seridó, Rio Grande do Norte, Brasil	6°34' S, 37°15' W	Ribeiro <i>et al.</i> , 2012
<i>T. spinulosus</i>	Chaco seco	Estacional (octubre a diciembre)	Estacional (octubre a diciembre)	80,3	94,1±8,0	5 (3-7)	1,27±0,136	?	0,17	?	?	Febrero	M	Salta, Argentina	24°35' S, 63°11' W	Cruz <i>et al.</i> , 1997
<i>T. spinulosus</i>	Chaco seco	Estacional (septiembre a noviembre)	Estacional (septiembre a noviembre)	?	?	5,7 (4-8)	0,43	1252,1	?	?	?	?	U	Córdoba, Argentina	?	Martori & Aúñ, 1994

														noviembre)			
<i>T. spinulosus</i>	Cerrado	?	?	72	86,2±1,3	4,0±0,2 (3-6)	?	?	?	?	?	Febrero	M	Alto do Araguaia, centro de Brasil	?	Vitt, 1991a	
<i>T. etheridgei</i>	Cerrado	?	?	61	67,5±0,5	4,9±0,1 (3-7)	?	?	?	?	?	?	M	Alto do Araguaia, centro de Brasil	?	Vitt, 1991a	
<i>T. etheridgei</i>	Chaco seco	Estacional (septiembre a enero)	Estacional (septiembre a enero)	49,9	66,7±0,79	6,2±0,17 (3-9)	0,630±0,096	?	0,188	0,234	(26,0-?)	Enero a mayo	M	Salta, Argentina	20°05' S, 64°11' W	Cruz, 1997	
<i>T. etheridgei</i>	Chaco seco	Estacional (septiembre a enero)	Estacional (septiembre a enero)	50,7	68,9±6,59	5,9±1,86 (?-9)	?	?	?	?	?	?	?	Salta, Argentina	24°35' S, 63°11' W	Cruz <i>et al.</i> , 1998	
<i>T. itambere</i>	Floresta atlántica	Continuo	Estacional (septiembre a enero)	56,1	?	3,5±1,4 (1-8)	?	?	?	?	?	Enero a mayo	M	Campinas, sudeste de Brasil	23°00' S, 47°00' W	Van Sluys, 1993	
<i>Tropidurus</i> sp1	Amazónico	?	?	61	71,9±1,2	3,4±0,19 (2-5)	0,829±0,030	889,6	0,184 ±0,004	0,225 ±0,006	?	?	M	Santa Barbara, norte de Brasil	?	Vitt, 1993	
<i>Tropidurus</i> sp2	Amazónico	?	?	71	78,6±0,7	3,5±0,19 (2-4)	0,825±0,027	822,9	0,193	0,239	?	?	M	Ariquemes, norte de Brasil	?	Vitt, 1993	
<i>Tropidurus</i> sp3	Amazónico	?	?	63	75,1±0,7	3,8±0,14 (1-5)	0,710±0,020	716,5	0,171 ±0,015	0,211 ±0,020	?	?	M	Santa Cruz da Serra, norte de Brasil	?	Vitt, 1993	

<i>T. cf. oreadicus</i>	Amazónico	?	?	62	81,4±1,1	4,2±0,22 (2-6)	0,728±0,010	710,6	0,159	0,189	?	?	U	Rio Xingu, norte de Brasil	?	Vitt, 1993
<i>T. oreadicus</i>	Cerrado	?	?	54,9	66,8±5,67	3,7±1,5 (2-5)	?	?	?	?	(28,4-?)	?	?	Goiás, centro de Brasil	15°48' S, 48°45' W	Meira <i>et al.</i> , 2007
<i>Uracentron flaviceps</i>	Amazónico	?	?	83	90,1±1,35	2	1,28±0,06	1350,14 ±51,3	0,11	0,13	?	?	M	Sucumbíos, Ecuador	00°00' Latitude, 76°10' W	Vitt & Zani, 1996
<i>Plica plica</i>	Amazónico	?	?	88	114,9±4,9	2,9±0,1	2,49±0,13	3000 ±0,10	0,124	0,144	48,9 ± 0,59 (46-51)	Mayo	M	Rondonia y Pará, Brasil	?	Vitt, 1990a
<i>Plica umbra</i>	Amazónico	?	?	79	87,1±1,6	1,9±0,1	1,56±0,074	1423,9	0,154	0,134	?	?	M	Cuyabeno, Ecuador; Pará y Acre, Brasil	?	Vitt <i>et al.</i> , 1997
<i>Eurolophosaurus nanuzae</i>	Campos rupestres	Continuo	Estacional (julio a marzo)	44,7	52,2±3,7	2,06±0,36 (1-3)	1,06±0,23	519,05 ±95,86	0,24	?	?	?	M	Diamantina, Serro, y Sarra do Cipó, sudeste de Brasil	18°25' S, 43°60' W; 18°36' S, 43°23' W; 19°20' S, 43°40' W	Galdino <i>et al.</i> , 2003; Galdino & Van Sluys, 2011

Nota: Los valores medios se presentan con ±1 DE o ±1 EE, y el rango entre paréntesis. ? sin dato.

Tabla 5. Resumen de las características reproductivas de las especies de *Kentropyx*. Se compara el período reproductivo, la talla mínima de madurez sexual de la hembra, el tamaño corporal promedio de la hembra, el tamaño de la puesta, el tamaño del huevo, el peso relativo de la puesta incluyendo el peso de la puesta (PRPinc), el peso relativo de la puesta excluyendo el peso de la puesta (PRPexc), el período de eclosión y el número de ovipostura por estación reproductiva (U = única, M = múltiple) de diferentes localidades y biomas.

Especie	Bioma	Período reproductivo	Talla mínima de madurez sexual de la hembra (LHC, mm)	Tamaño corporal promedio de la hembra (LHC, mm)	Tamaño medio de la puesta	Volumen del huevo (mm ³)	PRPinc	PRPexc	Período de eclosión	Número de ovipostura	Localidad	Referencia
<i>Kentropyx viridistriga</i>	Chaco húmedo	Enero-junio, julio	64,1	73,2 ± 4,6	3,2 ± 0,84 (2-4)	475,4 ± 84,35	0,16 ± 0,02 (0,15-0,18)	0,19 ± 0,03 (0,17-0,22)	Noviembre-diciembre	M	Corrientes, noreste de Argentina	Presente estudio
<i>K. viridistriga</i>	Pantanal	?	?	?	7,33 ± 2,34 (6-12)	804,06 ± 87,42	?	?	?	?	Mato Grosso, Brasil	Werneck <i>et al.</i> , 2009
<i>K. lagartija</i>	Yungas	Febrero-mayo, junio	?	?	(4-7)	?	?	?	Noviembre-diciembre	?	Tucumán, noroeste de Argentina	Tulli & Scrocchi, 2005
<i>K. paulensis</i>	Cerrado	Febrero-septiembre	63,8	70,2 ± 3,8	4,2 ± 0,84 (3-5)	?	(0,25-0,28)	?	?	M	San Pablo, sudeste de Brasil	Anjos <i>et al.</i> , 2002; Mesquita & Colli, 2010
<i>K. paulensis</i>	Cerrado	?	?	?	3,9 ± 0,78 (3-6)	528,94 ± 189,1	?	?	?	?	Paracatu, sudeste de Brasil	Werneck <i>et al.</i> , 2009
<i>K. vanzoi</i>	Cerrado	?	?	46,9	3,31 ± 1,18 (1-6)	510,11	?	?	?	?	Vilhena, Rondônia, norte de Brasil	Werneck <i>et al.</i> , 2009; Mesquita & Colli, 2010

<i>K. calcarata</i>	Amazónico	Octubre, marzo, mayo y junio	?	?	(5-7)	?	?	?	Enero-abril, y julio-octubre	M	Surinam	Hoogmoed 1973
<i>K. calcarata</i>	Amazónico	Enero-marzo, y mayo-septiembre	69,0	81 ± 1,34	5,0 ± 0,3 (4-7)	921 ± 0,31	0,153	0,181	Junio-septiembre	?	Rondônia y Pará, norte de Brasil	Vitt, 1991b; Vitt <i>et al.</i> , 1995
<i>K. calcarata</i>	Amazónico	?	?	?	5,63 ± 1,23 (3-9)	921,16 ± 149,13	?	?	?	?	Warniabo Creek, Guyana, y Vila Rica, Brasil	Werneck <i>et al.</i> , 2009
<i>K. altamazonica</i>	Amazónico	Enero, febrero, junio agosto y septiembre	70,0	?	(2-4)	?	?	?	Octubre-diciembre	M	Iquitos, noreste de Perú	Dixon & Soini, 1986
<i>K. altamazonica</i>	Amazónico	?	?	?	5,45 ± 1,11 (3-9)	713,45 ± 127,94	?	?	?	?	Loreto, Perú, y Tapirapeco, Venezuela	Werneck <i>et al.</i> , 2009
<i>K. pelviceps</i>	Amazónico	Febrero, marzo, abril, mayo, agosto y diciembre	80,0	?	(3-5)	?	?	?	Junio-diciembre	M	Iquitos, noreste de Perú	Dixon & Soini, 1986
<i>K. pelviceps</i>	Amazónico	?	80,0	104 ± 2,6	6,5 ± 0,3 (5-8)	1028,9 ± 61,8	0,22 (0,19-0,21)	0,29 (0,23-0,34)	?	M	Sucumbíos, noreste de Ecuador	Vitt <i>et al.</i> , 1995
<i>K. pelviceps</i>	Amazónico	?	?	?	5,52 ± 0,85 (4-7)	1089,39 ± 200,05	?	?	?	?	Sucumbios, Ecuador	Werneck <i>et al.</i> , 2009

<i>K. striata</i>	Amazónico	Mayo-julio	74,0	83,1 ± 1,1	5,3 ± 0,33 (3-9)	602,4 (340,5- 867,3)	0,185 ± 0,026 (0,134-0,221)	0,230 ± 0,038 (0,155-0,283)	Noviembre-?	M	Boa Vista, Roraima, norte de Brasil	Vitt & Carvalho, 1992; Vitt <i>et al.</i> , 1995
<i>K. striata</i>	Amazónico	Octubre, noviembre y enero	?	?	(3-5)	?	?	?	Octubre	?	Surinam	Hoogmoed 1973
<i>K. striata</i>	Amazónico	?	?	?	5,84 ± 1,72 (3-12)	670,65 ± 135,69	?	?	?	?	Southern Rupununi Savanna, Guyana	Werneck <i>et al.</i> , 2009
<i>K. striata</i>	Amazónico	?	?	?	?	?	?	?	Marzo- agosto	?	Pará, norte de Brasil	Magnusso, 1987
<i>K. borckiana</i>	Amazónico	?	?	?	(5-9)	?	?	?	?	?	Surinam	Hoogmoed 1973

Nota: Los valores medios se presentan con ±1 DE o ±1 EE, y el rango entre paréntesis. ? sin dato.

Tabla 6. Resumen de las características reproductivas de las especies de *Ophiodes*. Se compara el período reproductivo, la talla mínima de madurez sexual de la hembra, el tamaño corporal promedio de la hembra, el tamaño de la camada y el momento de los nacimientos de diferentes localidades y biomas.

Especie	Bioma	Período reproductivo	Talla mínima de madurez sexual de la hembra (LHC, mm)	Tamaño corporal promedio de la hembra (LHC, mm)	Tamaño medio de la camada	Nacimientos	Localidad	Referencia
<i>Ophiodes intermedius</i>	Chaco húmedo	Mayo-enero	126,9	157,0 ± 21,56 (112,7-205,8)	6,4 ± 1,44 (4-9)	Diciembre-enero	Chaco y Corrientes, nordeste de Argentina	Presente estudio
<i>O. fragilis</i>	Floresta atlántica	Febrero-noviembre	156,0	192,5 ± 28 (56-300)	7,5 ± 2,3 (5-13)	Agosto-noviembre	San Pablo y Paraná, sudeste de Brasil	Pizzatto, 2005
<i>O. striatus</i>	Floresta atlántica	Marzo-noviembre	161,0	179,7 ± 25,5 (111,0-235,0)	6,0 ± 2,0 (3-11)	Noviembre	Espíritu Santo, sudeste de Brasil	Barros & Teixeira, 2007
<i>O. cf. striatus</i>	Floresta atlántica	Febrero-diciembre	107,0	161,0 ± 25,7 (107-220)	7,9 ± 3,8 (2-14)	Diciembre	Rio Grande del Sur, Santa Catarina y Paraná, sudeste de Brasil	Montechiaro <i>et al.</i> , 2011
<i>O. striatus</i>	Pampa	?	145	218,0 ± 38,0 (145-252)	10,5 ± 7,6 (5-24)	Diciembre	Rio Grande del Sur, sudeste de Brasil	Leitão, 1973

Nota: Los valores medios se presentan con ±1 DE, y el rango entre paréntesis. ? sin dato.

Tabla 7. Resumen de las características reproductivas de las especies de *Mabuya*. Se compara el período reproductivo, la talla mínima de madurez sexual de la hembra, el tamaño corporal promedio de la hembra, el tamaño de la camada y el momento de los nacimientos de diferentes localidades y biomas.

Especie	Bioma	Período reproductivo	Talla mínima de madurez sexual de la hembra (LHC, mm)	Tamaño corporal promedio de la hembra (LHC, mm)	Tamaño medio de la camada	Nacimientos	Localidad	Referencia
<i>Mabuya dorsivittata</i>	Chaco húmedo	Febrero-diciembre	49	64,3 ± 11,31 (42,2-82,4)	5,3 ± 1,32 (3-8)	Diciembre-enero	Corrientes, noreste de Argentina	Presente estudio
<i>M. dorsivittata</i>	Espinal	Febrero-diciembre	41	62,65 ± 16,47 (41-94)	6,4 (5-10)	Enero-febrero	Córdoba, región centro de Argentina	Aun <i>et al.</i> , 2011
<i>M. dorsivittata</i>		?	42	? (42-84)	4,8 (3-9)	?	San Pablo y Paraná, sudeste de Brasil	Vrcibradic & Rocha, 2011
<i>M. dorsivittata</i>	"Campos de altitud"	?	64	? (64-74,3)	3,5 ± 0,45 (3-4)	Febrero	Rio de Janeiro, sudeste de Brasil	Vrcibradic <i>et al.</i> , 2004

<i>M. macrorhyncha</i>	"Restinga" Floresta atlántica	Diciembre-noviembre	59,9	68,7 ± 4,0 (59,9-77)	2,66 ± 0,63 (2-4)	Octubre-diciembre	Rio de Janeiro, sureste de Brasil	Rocha & Vrcibradic, 1999
<i>M. macrorhyncha</i>	Floresta atlántica	?	?	?	2,7 ± 0,5 (2-3)	Noviembre-?	Isla Queimada Grande, San Pablo, sudeste de Brasil	Vrcibradic & Rocha, 2005
<i>M. agilis</i>	"Restinga" Floresta atlántica	Noviembre-octubre	49,2	70,7 ± 5,29 (49,2-77,9)	3,5 ± 1,04 (2-6)	Octubre-noviembre	Rio de Janeiro, sureste de Brasil	Rocha & Vrcibradic, 1999
<i>M. agilis</i>	"Restinga" Floresta atlántica	?	49,0 a 73,5	66,6 ± 6,1 (59-81,9) a 75,9 ± 10,7 (59,4-94,4)	2,8 ± 0,5 (2-3) a 5,6 ± 1,7 (2-9)	?	Espíritu Santo y Rio de Janeiro, sudeste de Brasil	Rocha <i>et al.</i> , 2002
<i>M. agilis</i>	"Restinga" Floresta atlántica	Enero-diciembre	49	73,5 ± 4,4 (65,8-80)	3,2 ± 1,0 (1-5)	Diciembre-enero	Rio de Janeiro, sureste de Brasil	Rocha & Vrcibradic, 2002
<i>M. mabouya</i>	Bosque tropical húmedo	Continuo	60	89,41 ± 17,58 (60-103,6)	6,02 ± 1,61 (4-10)	Febrero y agosto	Cundinamarca, Colombia	Ramírez-Pinilla <i>et al.</i> , 2002
<i>M. mabouya</i>	Amazonas	Junio, julio y agosto	68	? (68-116)	? (3-7)	Agosto-noviembre	Iquitos, noreste de Perú	Dixon & Soini, 1986

<i>M. mabouya</i>	Amazonas	Marzo-agosto	72	?	5,2 (4-6)	Octubre	Dureno y Santa Cecilia, Ecuador	Duellman, 1978
<i>M. frenata</i>	Cerrado	?	50	65,4 ± 2,5 (50-80)	4,0 ± 0,6 (1-8)	Diciembre	Mato Grosso, región central de Brasil	Vitt, 1991
<i>M. frenata</i>	"Restinga" Floresta atlántica	Noviembre-octubre, noviembre	50,8	75,87 ± 8,92 (47,7-91)	4,9 ± 1,10 (2-8)	Agosto-noviembre	San Pablo, sudeste de Brasil	Vrcibradic & Rocha, 1998
<i>M. frenata</i>	Cerrado	Julio-octubre	60	64,73	3,65 (1-6)	Agosto-octubre	Brasília y Minacu, región centro de Brasil	Pinto, 1999
<i>M. nigropunctata</i>	Amazonas	Agosto-agosto, septiembre	55	86,3 ± 1,4 (55-109)	4,7 ± 0,14 (2-9)	Agosto-septiembre	Rondônia y Pará, centro oeste y norte de Brasil	Vitt & Blackburn, 1991
<i>M. nigropunctata</i>	Cerrado	Julio-octubre	75	86,71	4,7 (1-8)	Agosto-octubre	Brasília y Minacu, región centro de Brasil	Pinto, 1999
<i>M. heathi</i>	Caatinga	Octubre-noviembre	45	70,3 ± 0,8	5,0 ± 0,1 (2-9)	Septiembre-noviembre	Exu, Pernambuco, noreste de Brasil	Vitt & Blackburn, 1983
<i>M. guaporicola</i>	Cerrado	?	43	? (43-82)	4,25 ± 0,50 (4-5)	?	Mato Grosso, Pará y Brasília, Brasil	Mesquita <i>et al.</i> , 2000

<i>M. arajara</i>	Caatinga	Enero- diciembre	72	91,3 ± 9,9 (71,9-114)	4,9 ± 1,6 (2-9)	Octubre- diciembre	Ceará, nordeste de Brasil	Ribeiro <i>et al.</i> , 2014
-------------------	----------	---------------------	----	--------------------------	--------------------	-----------------------	---------------------------------	---------------------------------

Nota: Los valores medios se presentan con ± 1 DE o ± 1 EE, y el rango entre paréntesis. ? sin dato.

CONCLUSIÓN

Conclusión

La región del Chaco húmedo ocupa una gran extensión al norte de Argentina y abarca alrededor de 200.000 Km² (Cabrera, 1976; Ginzburg & Adámoli, 2006). Con un clima cálido subtropical y abundantes precipitaciones durante casi todo el año, este ambiente ofrece a los escamados condiciones apropiadas para el crecimiento y la reproducción durante la mayor parte del año. A pesar de que las especies estudiadas en la presente tesis viven en simpatria en esta región, mostraron notorias diferencias en sus aspectos reproductivos, con patrones reproductivos de primavera-verano, de otoño o parcial de otoño, con ciclos sincrónicos y asincrónicos entre machos y hembras, con variaciones interespecificas e interpoblacionales en los tiempos de la gametogénesis, desarrollo embrionario, época de la postura y eclosión o nacimiento, tamaño de la camada, frecuencia reproductiva, inversión reproductiva, talla mínima a la madurez sexual, y dimorfismo sexual.

Con base a lo ya expuesto, se puede advertir que los diferentes fenotipos reproductivos observados en las especies bajo estudio presentan características más similares entre sus congéneres que entre sí. Por tanto, esta clase de estudio pone en relieve la necesidad de considerar el factor filogenético como una variable causal que influye sobre las estrategias de la historia de vida de una especie. Sin embargo, dentro del marco de las restricciones históricas, fue posible observar variaciones en las características biológicas ya mencionadas entre las poblaciones de lagartos del Chaco húmedo aquí estudiadas y otros biomas, las cuales pueden ser reflejo de la plasticidad fenotípica y/o a adaptaciones por divergencia genética a presiones del ambiente local.

BIBLIOGRAFÍA



Bibliografía

- Abdala, C.S., Acosta, J.L., Acosta, J.C., Álvarez, B.B., Arias, F., Avila, L.J., Blanco, G.M., Bonino, M., Boretto, J.M., Brancatelli, G., Breitman, M.F., Cabrera, M.R., Cairo, S., Corbalán, V., Hernando, A., Ibargiengoytía, N.R., Kacolis, F., Laspiur, A., Montero, R., Morando, M., Pelegrin, N., Pérez, C.H.F., Quinteros, A.S., Semhan, R.V., Tedesco, M.E., Vega, L. & Zalba, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuad. herpetol.* 26 (Supl. 1): 215-247.
- Adams, E.M., Jones, A.G. & Arnold, S.J. 2005. Multiple paternity in a natural population of a salamander with long-term sperm storage. *Mol. Ecol.* 14: 1803-1810.
- Almeida-Santos, S.M. & Salomão, M.G. 2002. Reproduction in Neotropical pitvipers, with an emphasis on species of the genus *Bothrops*. En: G.W. Schuett, M. Höggren, M. E. Douglas & H. W. Greene (eds.), *Biology of the Vipers*, pp. 445-462. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, UT.
- Almeida-Santos, S.M., Pizzatto, L. & Marques, O.A.V. 2006. Intra-sex synchrony and inter-sex coordination in the reproductive timing of the Atlantic coral snake *Micrurus corallinus* (Elapidae) in Brazil. *Herpetol. J.* 16: 371-376.
- Álvarez, B.B. & Tedesco, M.E. 1984a. Osteología craneana de *Tropidurus torquatus* (Reptilia, Iguanidae). *Historia Natural* 4: 18.
- Álvarez, B.B. & Tedesco, M.E. 1984b. Sistema digestivo de *Tropidurus torquatus* (Iguanidae) I: Morfología general. *Historia Natural* 4: 20.
- Álvarez, B.B., Torales, G. & Tedesco, M.E. 1985. Comportamiento alimentario de una población de *Tropidurus torquatus* (Iguanidae) del departamento Capital, provincia de Corrientes, Argentina. *Historia Natural*, 5: 281-288.

- Anderson, R.A. & Vitt, L.J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145-157.
- Andersson, M.B. 1994. Sexual selection. Princento University Press, New Jersey.
- Andrews, R.M., Mathies, T. & Warner, D.A. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetol. Monogr.* 14: 420-431.
- Anjos, L.A., Kiefer, M.C. & Sawaya, R.J. 2002. *Kentropyx paulensis* (NCN). Reproduction. *Herpetol. Rev.* 33: 52-52.
- Arruda, J.L.S. 2009. Ecologia de *Tropidurus torquatus* (Squamata:Tropiduridae) no bioma Pampa, extremo sul do Brasil. M.Sc. thesis. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, Brazil.
- Aun, L., Borghi, D. & Martori, R. 2011. Reproducción y dieta de una población de *Mabuya dorsivittata* (Squamata, Scincidae) en Córdoba, Argentina. *Rev. peru. biol.* 18: 019-025.
- Avery, R.A. 1970. Utilization of caudal fat by hibernating common lizards, *Lacerta vivipara*. *Comp. Biochem. Physiol.* 37: 119-121.
- Balestrin, R.L., Cappellari, L.H. & Outeiral, A.B. 2010. Reproductive biology of *Cercosaura schreibersii* (Squamata, Gymnophthalmidae) and *Cnemidophorus lacertoides* (Squamata, Teiidae) in Sul-Riograndense Shield, Brazil. *Biota Neotropica* 10(1):<http://www.biotaneotropica.org.br/v10n1/en/abstract?article+bn02110012010>.
- Ballinger, R.E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology* 54: 269-283.

- Barbault, R. 1976. Population dynamics and reproductive patterns of three African skinks. *Copeia* 1976: 483-490.
- Barbosa, O.R., Machado, C. & Fernandes, L. 1991. Notas sobre a parturição da “cobra-de-vidro”, *Ophiodes striatus* (Spix, 1825) (Sauria, Anguinae). *Rev. Bras. Biol.* 51: 285-287.
- Barros, E.H. & Teixeira, R.L. 2007. Diet and fecundity of the glass-lizard, *Ophiodes striatus* (Sauria, Anguinae) from the Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Bol. Mus. Biol. Prof. Mello Leitão. (N. Sér)* 22: 11-23.
- Barros, V.A., Sueiro, L.R. & Almeida-Santos, S.M. 2012. Reproductive biology of the neotropical rattlesnake *Crotalus durissus* from northeastern Brazil: a test of phylogenetic conservatism of reproductive patterns. *Herpetol. J.* 22: 97-104.
- Bateman, P.W. & Fleming, P.A. 2009. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. *J. Zool.* 277: 1-14.
- Bauer, A.M. 2003. On the identity of *Lacerta punctata* Linnaeus 1758, the type species of the genus *Euprepis* Wagler 1830, and the generic assignment of Afro-Malagasy skinks. *Afr. J. Herpetol.* 52: 1-7.
- Bergallo, H.G. & Rocha, C.F.D. 1994. Spatial and trophic niche differentiation in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics. *Aust. J. Ecol.* 19: 72-75.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 295-311.
- Blackburn, D.G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Amphibia-Reptilia 3: 185-205.

- Blackburn, D.G. 2005. Amniote perspectives on the evolutionary origins of viviparity and placentation. En: H.J. Grier & M.C. Uribe (eds.), *Viviparous Fishes*, pp 301-322. New Life Publications, Homestead, Florida.
- Blackburn, D.G. 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. *J. Morphol.* 276: 961-990.
- Blackburn, D.G. & Vitt, L.J. 1992. Reproduction in viviparous South American lizards of the genus *Mabuya*. En: W.C. Hamlett (ed.), *Reproductive biology of South America vertebrates*, pp: 150-164. Springer-Verlag, Alemania.
- Blackburn, D.G. & Vitt, L.J. 2002. Specialization of the chorioallantoic placenta in the Brazilian scincid lizard *Mabuya heathi* a new placental morphotype for reptiles. *J. Morphol.* 254: 121-131.
- Blanco, G.M. & Acosta, J.C. 1998. Ecología reproductiva de *Teius oculatus* (Squamata, Teiidae) en la provincia de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*. Tomo 69: 33-38.
- Bonnet, X., Bradshaw, D. & Shine, R. 1998. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos* 83: 333-342.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R. & Lourdais, O. 2001. Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* 92: 297-308.
- Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. 2007. Evolution of animal photoperiodism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38:1-25.
- Brandt, R. & Navas, C.A. 2013. Body size variation across climatic gradients and sexual size dimorphism in Tropicurinae lizards. *J. Zool. (Lond.)* 290: 192-198.
- Brown, G.P. & Shine, R. 2006. Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypotheses on an Australian snake. *Ecology* 87: 133-143.

- Bruniard, E. 1997. Atlas geográfico de la provincia de Corrientes. Tomo I: El medio natural. Geografía 8. Facultad de Humanidades, Universidad Nacional del Nordeste, Resistencia, Chaco, Argentina.
- Bruniard, E. D. 1981. El clima de las planicies del norte argentino: (ensayo metodológico de geografía de los climas) mapas y gráficos. Facultad de Humanidades, Universidad Nacional Nordeste, Resistencia, Chaco, Argentina.
- Buskirk, R.E. & Buskirk, W.H. 1976. Changes in arthropod abundance in a highland Costa Rican forest. *Am. Midl. Nat.* 95: 288-298.
- Cabezas, F., Boretto, J., Acosta, J.C., Jahn, G., Blanco, G., Laspiur, A. & Iburgüengoytía, N. 2010. Reproductive biology of *Phymaturus cf. palluma*: a vulnerable lizard from the highlands of the Andes, San Juan, Argentina. *Herpetol. Conserv. Biol.* 5: 430-440.
- Cabrera, A.L. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, Tomo II, Fascículo 1: regiones fitogeográficas argentinas. ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington DC. USA. 120 pp.
- Cacciali, P. & Scott, N.J. 2015. Key to the *Ophiodes* (Squamata: Sauria: Diploglossidae) of Paraguay with the description of a new species. *Zootaxa* 3980: 42-50.
- Callard, I.P., Fileti, L.A., Pérez, L.E., Sorbera, L.A., Giannoukos, G., Klosterman, L., Tsang, P. & McCracken, J.A. 1992. Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *Amer. Zool.* 32: 264-275.

- Cappellari, L.H., Balestrin, R.L., De Lema, T. & Rocha, C.F.D. 2011. Reproductive biology of *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) in Southern Brazil (Dom Feliciano, Rio Grande do Sul). *North-West. J. Zool.* 7: 270-276.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la provincia de Corrientes. Cartas, escalas 1:500.000 y 1:1.000.000. Gobierno de la provincia de Corrientes, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Provincia de Corrientes, Argentina.
- Carreira, S., Meneghel, M., & Achaval, F. 2005. Reptiles de Uruguay. Dirección de Asuntos Culturales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Monografía XIV. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italia.
- Chamut, S., Jahn, G.A., Arce, O.E.A. & Manes, M.E. 2012. Testosterone and reproductive activity in the male tegu lizard, *Tupinambis merianae*. *Herpetol. Conserv. Biol.* 7: 299-305.
- Christian, K.A., Tracy, C.R. & Porter, W.P. 1986. The effect of cold exposure during incubation of *Sceloporus undulatus* eggs. *Copeia* 1986: 1012-1014.
- Clerke, R.B. & Alford, R.A. 1993. Reproductive biology of four species of tropical Australian lizards & comments on the factors regulating lizard reproductive cycles. *J. Herpetol.* 27: 400-406.
- Colli, G.R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia* 1991: 1002-1012.
- Colli, G.R., Pérez, Jr., A.K. & Zatz, M.G. 1997. Foraging mode & reproductive seasonality in tropical lizards. *J. Herpetol.* 31: 490-499.

- Cox, R.M., Skelly, S.L. & John-Alder, H.B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653-1669.
- Cox, R.M., Butler, M.A. & John-Alder, H.B. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. and Szekely, T. (Eds): *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 38-49. Oxford University Press, London.
- Crews, D. 1975. Psychobiology of reptilian reproduction. *Science* 189: 1059–1065.
- Crews, D. 1999. Reptilian reproduction, overview. En: E. Knobil & J.D. Neill (eds.), *Encyclopedia of Reproduction*, pp. 254-259. Academic Press, New York.
- Crews, D. & Garstka, W. 1982. The ecological physiology of reproduction of the garter snake. *Sci. Ame.* 247: 158-168.
- Crews, D. & Gans, C. 1992. The interaction of hormones, brain, and behavior: an emerging discipline in herpetology. En: C. Gans & D. Crews (eds.), *Hormones, Brain and Behavior, Biology of the Reptilia, Volumen 18, Physiology E*, pp. 1-23. University of Chicago Press, Illinois.
- Crocco, M.C., Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V. 2008. Contributions to the study of oviparity-viviparity transition: placental structures of *Liolaemus elongatus* (Squamata: Liolaemidae). *J. Morphol.* 269: 865-874.
- Cromie, G.L. & Chapple, D.G. 2013. Is partial tail loss the key to a complete understanding of caudal autotomy? *Austral Ecology* 38: 452-455.
- Cruz, F.B. 1996. Reproductive biology of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* in the dry chaco of Salta, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 17: 80-86.
- Cruz, F.B. 1997. Reproductive activity in *Tropidurus etheridgei* in the Semiarid Chaco of Salta, Argentina. *J. Herpetol.* 31: 444-450.

- Cruz, F.B., Teisaire, E. & Nieto, L. 1997. Reproductive biology of the lizard *Tropidurus spinulosus* in the Chaco of Salta, Argentina. *Stud. Neotrop. Fauna & Environ.* 32: 28-32.
- Cruz, F.B., Silva, S. & Scrocchi, G.J. 1998. Ecology of the lizard *Tropidurus etheridgei* (Squamata: Tropiduridae) from the dry chaco of Salta, Argentina. *Herpetological Natural History*, 6: 23-31.
- Cruz, F.B., Teisaire, E., Nieto, L. & Roldán, A. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* in the Semiarid Chaco of Salta, Argentina. *J. Herpetol.* 33: 420–429.
- Derickson, W.K. 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. *Am. Zool.* 16: 711-723.
- Di Rienzo, J.A., Guzman, A.W. & Casanoves, F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 7: 129-142.
- Dixon, J.R. & Soini, P. 1986. *The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru.* Milwaukee Publ. Mus., Inc., Wisconsin.
- Doughty, P. & Shine, R. 1998. Reproductive energy allocation and long-term energy stores in a viviparous lizard (*Eulamprus tympanum*). *Ecology* 79: 1073-1083.
- Du, W.G. & Shine, R. 2008. The influence of hydric environments during egg incubation on embryonic heart rates and offspring phenotypes in a scincid lizard (*Lampropholis guichenoti*). *Comp. Biochem. Physiol. A.* 151: 102-107.
- Duellman, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 65.
- Dunham, A.E. & Miles, D.B. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126: 231-257.

- Dunham, A.E. Miles, D.B. & Reznick, D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. En: C. Gans & R. B. Huey (eds.), *Biology of the Reptilia*. Volumen 16, Ecology B: defense & life history, pp. 441-522. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Edwards, A., Jones, S.M. & Wapstra, E. 2002. Multiennial reproduction in females of a viviparous, temperate-zone skink, *Tiliqua nigrolutea*. *Herpetologica* 58: 407-414.
- Embert, D. 2010. *Kentropyx viridistriga*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 11 March 2014.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, & the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Etheridge, K., Wit, L.C., Sellers, J.C. & Trauth, S.E. 1986. Seasonal changes in reproductive condition and energy stores in *Cnemidophorus sexlineatus*. *J. Herpetol.* 20: 554-559.
- Ferreira, A., Kihara, V.O. & Mehanna, M. 2011. Reproductive strategies of brazilian lizards of the Genus *Tropidurus* Rodrigues, 1987 (Squamata, Tropiduridae) in the temporal & spatial. *Int. J. Morphol.* 29: 1414-1421.
- Filadelfo, T., Dantas, P.T. & Ledo, R.M. 2013. Evidence of a communal nest of *Kentropyx calcarata* (Squamata: Teiidae) in the Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Phyllomedusa* 12: 143-146.
- Fitch, H.S. 1972. Ecology of *Anolis tropidolepis* in Costa Rican cloud forest. *Herpetologica* 28: 10-21.
- Fitch, H.S. 1980. Reproductive strategies of reptiles. Reproductive biology and diseases of captive reptiles. *SSAR Contributions of Herpetology* 1: 25-30.
- Fitch, H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles. Misc. publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. 70: 1-72.

- Fitch, H.S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans. 96: 1-53.
- Fitch, H.S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. Misc. publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. 76: 1-76.
- Fitzgerald, L.A., Cruz, F.B. & Perotti, G. 1993. The reproductive cycle and the size at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the Dry Chaco of Argentina. J. Herpetol. 27: 70-78.
- Fleming, T.H. & Hooker, R.S. 1975. *Anolis cupreus*: the response of a lizard to tropical seasonality. Ecology 56: 1243-1261.
- Flemming, A.F. 1993. The male reproductive cycle of the lizard *Pseudocordylus m. melanotus* (Sauria: Cordylidae). J. Herpetol. 27: 473-478.
- Fontana, J.L. 2014. Principios de ecología. Brujas, Córdoba, Argentina.
- Ford, N.B. & Seigel, R.A. 1989. Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. Herpetologica, 45: 75-83.
- Ford, N.B. & Seigel, R.A. 2006. Intra-individual variation in clutch and offspring size in an oviparous snake. J. Zool. (Lond.) 268: 171-176.
- Galdino, C.A.B., Assis, V.B., Kiefer, M.C. & Van Sluys, M. 2003. Reproduction & fat body cycle of *Eurolophosaurus nanuzae* (Sauria: Tropiduridae) from a seasonal montane habitat of southeastern Brazil. J. Herpetol. 37: 687-694.
- Galdino, C.A. & Van Sluys, M. 2011. Clutch size in the small-sized lizard *Eurolophosaurus nanuzae* (Tropiduridae): does it vary along the geographic distribution of the species? Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre, 101(1-2): 61-64.
- Gallagher, D.S. & Dixon Jr., J.R. 1980. A new lizard (Sauria: Teiidae: *Kentropyx*) from Brazil. Copeia 1980: 616-620.

- Gallagher, D.S. & Dixon Jr., J.R. 1992. Taxonomic revision of the South American lizard genus *Kentropyx* Spix (Sauria: Teiidae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 10 (1): 125-171.
- Gamble, T., Simons, A.M., Colli, G.R. & Vitt, L.J. 2008. Tertiary climate change and the diversification of the Amazonian gecko genus *Gonatodes* (Sphaerodactylidae, Squamata). *Mol. Phylogenet. Evol.* 46: 269-277.
- Garstka, W.R., Camazine, B. & Crews, D. 1982. Interactions of behaviour and physiology during the annual reproductive cycle of the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Herpetologica* 38: 104-123.
- Ginzburg, R. & Adámoli, J. 2006. Situación ambiental en el Chaco Húmedo. En: A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005*, pp. 103-113. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Gist, D.H. & Jones, J.M. 1989. Sperm storage within the oviduct of turtles. *Journal of Morphology*, 199: 379-384.
- Goldberg, S.R. 1971. Reproduction in the Short-Horned Lizard *Phrynosoma douglassi* in Arizona. *Herpetologica* 27: 311-314.
- Goldberg, S.R. 1972. Seasonal weight and cytological changes in fat bodies and liver of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Copeia* 1972: 227-232.
- Goldberg, S.R. 1976. Reproduction in a mountain population of the coastal whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris multiscutatus*. *Copeia*, 1973: 260-266.
- Gómez, D. & Ramírez-Pinilla, M. 2004. Ovarian histology of the placentotrophic *Mabuya mabouya* (Squamata, Scincidae). *J. Morphol.* 259, 90-105
- Gorman, G.C. & Licht, P. 1974. Seasonality in ovarian cycles among tropical *Anolis* lizards. *Ecology* 55: 360-369.

- Gribbins, K.M., Elsey, R.M. & Gist, D.H. 2006. Cytological evaluation of the germ cell development strategy within the testis of the American alligator, *Alligator mississippiensis*. *Acta Zool.* (Stockholm) 87: 59-69.
- Guillette, L.J., Jr. 1993. The evolution of viviparity in lizards. *Bioscience* 43:742-751.
- Guillette, L.J., Jr. & Casas-Andreu, G. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 14: 143-147.
- Guillette, L.J., Jr. & Casas-Andreu, G. 1981. Seasonal variation in fat body weights of the Mexican high elevation lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 15: 366-377.
- Guillette, L.J., Jr. & Bearce, D.A. 1986. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. *Trans. Kans. Acad. Sci.* 89: 31-39.
- Guillette, L.J., Jr. & Casas-Andreu, G. 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica* 43: 29-38.
- Guillette, L.J., Jr. & Méndez de la Cruz, F. R. 1993. The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *J. Herpetol.* 27: 168-174.
- Guillette, L.J., Jr. & Sullivan, W.P. 1985. The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus formosus*. *J. Herpetol.* 19: 474-480.
- Gillis, R. & Ballinger, R.E. 1992. Reproductive ecology of the red-chinned lizards (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) in Southcentral Colorado: comparisons with other populations of a wide-ranging species. *Oecologia* 89: 236-243.
- Guisande, C., Berrio, A., Maneiro, I., Riveiro, I., Vergara, A. & Vaamonde, A. 2006. Tratamiento de datos. Díaz de Santos, Madrid, España.

- Hahn, W.E. & Tinkle, D.W. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *J. Exp. Zool.* 158: 79-86.
- Harvey, M.B., Ugueto, G.N. & Gutberlet, Jr., R.L. 2012. Review of Teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa* 3459: 1-156.
- Hedges, S.B. & Conn, C.E. 2012. A new skink fauna from Caribbean islands (Squamata, Mabuyidae, Mabuyinae). *Zootaxa* 3288: 1-244.
- Hernández-Franyutti, A., Uribe, M.C. & Guillette Jr., L.J. 2005. Oogenesis in the viviparous matrotrophic lizard *Mabuya brachypoda*. *J. Morphol.* 265: 152-164.
- Hernández-Gallegos, O., Méndez de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Andrews, R.M. 2002. Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae) from high elevation habitat of central Mexico. *Herpetologica* 58: 415-421.
- Herrel, A., Andrade, D.V., De Carvalho, J.E., Brito, A., Abe, A. & Navas, C. 2009. Aggressive behavior and performance in the tegu lizard *Tupinambis merianae*. *Physiological and Biochemical Zoology* 82: 680–685.
- Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R. & De Vree, F. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Funct. Ecol.* 13: 289–297.
- Herrera, R., Voglio, D. & Liotta, J. 2001. *Ophiodes intermedius* Boulenger, 1894 (Sauria: Anguidae). *Cuadernos de herpetología* 15: 144.
- Hews, D.K. 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on males lizards, *Uta palmeri*. *Evolution* 44: 1956-1966.

- Hoogmoed, M.S. 1973. Note on the herpetofauna of Surinam IV: the lizards and amphisbaenians of Surinam. Dr. W. Junk b.v., Publishers, The Hague.
- Ibargüengoytía, N.R. & Casalins, L. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *J. Herpetol.* 41: 71-79.
- Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1996. Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): biennial female reproductive cycle? *Herpetol. J.* 6: 137-143.
- Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1998. Reproduction of the viviparous lizards *Liolaemus elongatus* in the highlands of southern South America: plastic cycles in response to climate? *Herpetol. J.* 8: 99-105.
- Ibargüengoytía, N.R. & Cussac, V.E. 1999. Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropiduridae). *Herpetol. J.* 9: 111-117.
- Ibargüengoytía, N.R. 2008. Estrategias Reproductivas en Reptiles. En: M. Vidal, & A. Labra (eds.), *Reptiles de Chile*, pp. 392-425. Science Verlag, Santiago de Chile.
- Inger, R.F. & Greenberg, B. 1966. Annual reproductive patterns of lizards from a Bornean rain forest. *Ecology* 47: 1007-1021.
- Jackson, D. R. & Franz, R. 1981. Ecology of the eastern coral snake (*Micrurus fulvius*) in northern peninsular Florida. *Herpetologica* 37: 213-228.
- James, C. & Shine, R. 1985. The seasonal timing of reproduction: a tropical-temperate comparison in Australian lizards. *Oecologia* 67: 464-474.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 467-500.

- Janzend, D.H. & Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49: 96-110.
- Jenssen, T.A., Lovern, M.B. & Congdon, J.D. 2001. Field-testing the protandry-based mating system for the lizard, *Anolis carolinensis*: does the model organism have the right model? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 162-172.
- Jerez, A. 2012. Características estructurales del esqueleto en *Mabuya sp.* (Squamata: Scincidae): una comparación con escíncidos africanos. *Actual Biol.* 34: 207-223.
- Jerez, A. & Ramírez-Pinilla, M.P. 2001. The allanto-placenta of *Mabuya mabouya* (Sauria, Scincidae). *J. Morphol.* 249: 132-146.
- Jerez, A. & Ramírez-Pinilla, M.P. 2003. Morphogenesis of extraembryonic membranes and placentation in *Mabuya mabouya* (Squamata, Scincidae). *J. Morphol.* 258: 158-178.
- Johnson, L.F., Jacob, J.S. & Torrance, P. 1982. Annual testicular and androgenic cycles of the cottonmouth (*Agkistrodon piscivorus*) in Alabama. *Herpetologica* 38: 16-25.
- Jones, S.M., Wapstra, E. & Swain, R. 1997. Asynchronous male and female gonadal cycles and plasma steroid concentrations in a viviparous lizard, *Niveoscincus ocellatus* (Scincidae), from Tasmania. *Gen. Comp. Endocrinol.* 108: 271-281.
- Kiefer, M.C., Van Sluys, M. & Rocha, C.F.D. 2008. Clutch and egg size of the tropical lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) along its geographic range in coastal eastern Brazil. *Can. J. Zool.* 86: 1376-1388.
- Kohlsdorf, T., Ribeiro, J.M. & Navas, C.A. 2006. Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Phyllomedusa*, 5: 109-118.
- Kvarnemo, C. & Ahnesjö, I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends Ecol. Evol.* 11: 404-408.

- Leal, F. & Ramírez-Pinilla, M.P. 2008. Morphological variation in the allantopectenta within the genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Anat. Rec.* 291: 1124-1139.
- Leyton, V.C., Miranda, E.A. & Bustos-Obregón, E. 1980. Gestational chronology in the viviparous lizard *Liolaemus gravenhorsti* (Gray) with remarks on ovarian and reproductive activity. *Arch. Biol.* 91: 347-361.
- Leyton, V.C., Veloso, A. & Bustos-Obregón, E. 1982. Modalidad reproductiva y actividad cíclica gonadal en lagartos iguánidos de distintos pisos altitudinales del interior de Arica (lat. 18°10'S). En: A. Veloso & E. Bustos-Obregón (eds.), *El hombre y los ecosistemas de montaña 1: La vegetación y los vertebrados ectodérmicos del transecto Arica-Lago Chungará*, pp. 293-315. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, Montevideo, Uruguay.
- Lind, J. & Cresswell, W. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behav. Ecol.* 16: 954-956.
- Licht, P. 1971. Regulation of the annual testis cycle by photoperiod and temperature in lizard *Anolis carolinensis*. *Ecology* 52: 240-252.
- Licht, P. 1973. Influence of temperature & photoperiod on the annual ovarian cycle in the lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia* 1973: 465-472.
- Magnusson, W.E. 1987. Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian Savanna. *J. Herpetol.* 21: 307-316.
- Maldonado, P. & Höhne, E. 2006. *Atlas del Gran Chaco americano*. Agencia Alemana de Cooperación Técnica, Buenos Aires, Argentina.

- Manes, M.E., Noriega, T., Campos Casal, F. & Apichela, S. 2007. Ovarian changes during the reproductive cycle of the *Tupinambis meriana* lizard raised in a temperate environment. *Cuadernos de herpetología* 21: 21-29.
- Marion, K.R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38: 26-39.
- Marques, O.A.V., Pizzatto, L. & Almeida-Santos, S.M. 2013. Reproductive strategies of New World coral snakes, genus *Micrurus*. *Herpetologica* 69: 58-66.
- Martori, R. & Aun, L. 1994. Aspecto of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. *Amphibia-Reptilia* 15: 317-326.
- Mausfeld, P., Schmitz, A., Böhme, W. Misof, B., Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. 2002. Phylogenetic affinities of *Mabuya atlantica* Schmidt, 1945, endemic of the Atlantic Ocean Archipelago of Fernando de Noronha (Brazil): necessity of partition of genus *Mabuya* Fitzinger, 1826 (Scincidae: Lygosominae). *Zool. Anz.* 241: 281-293.
- Mayhew, W.W. 1965. Hibernation in the horned lizard, *Phrynosoma m'calli*. *Comp. Biochem. Physiol.* 16: 103-119.
- Mayhew, W.W. & Wright, S. 1970. Seasonal changes in testicular histology of three species of the lizard genus *Uma*. *J. Morphol.* 130: 163-186.
- Meira, K.T.R, Faria, R.G., Silva, M.D.M., Miranda, V.T. de & Zahn-Silva, W. 2007. Natural history of *Tropidurus oreadicus* in a rocky cerrado area of Central Brazil. *Biota Neotrop.* 7: 155-163.
- Meiri, S., Brown, J.H. & Sibly, R.M. 2012. The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 592-602.

- Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Andrews, R.M. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54: 521-532.
- Mesquita, D.O. & Colli, G.R. 2010. Life history patterns in tropical South American lizards. En: O. Hernández-Gallegos, F. R. Méndez de la Cruz, & J. F. Méndez-Sánchez (eds.), *Reproducción en reptiles: morfología, ecología y evolución*, pp. 45-71. Universidad Autónoma del Estado de México, Inc., México.
- Mesquita, D.O., Pérez, A.K., Jr., Veira, G.H.C. & Colli, G.R. 2000. *Mabuya guaporicola* (Calango-Liso). *Natural History. Herpetol. Review* 31: 240-241.
- Miles, D.B., Sinervo, B. & Frankino, W. A. 2000. Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution* 54: 1386-1395.
- Milsom, W.K., Andrade, D.V., Brito, S.P., Toledo, L.F., Wang, T. & Abe, A.S. 2008. Seasonal changes in daily metabolic patterns of tegu lizards (*Tupinambis merianae*) placed in the cold (17°C) and dark. *Physiol. Biochem. Zool.* 8:165-175.
- Miller, K.G., Wright, J.D. & Fairbanks, R.G. 1991. Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *J. Geophys. Res.* 96: 6829-6848.
- Miralles, A. & Carranza, S. 2010. Systematics and biogeography of the Neotropical genus *Mabuya*, with special emphasis on the Amazonian skink *Mabuya nigropunctata* (Reptilia, Scincidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 54: 857-869.
- Miralles, A., Chaparro, J.C. & Harvey, M.B. 2009. Three rare and enigmatic South American skinks. *Zootaxa* 2012: 47-68.
- Mitchell, J.C. & Zug, G.R. 1984. Spermatogenic cycle of *Nerodia taxispilota* (Serpentes: Colubridae) in south central Virginia. *Herpetologica* 40: 200-204.

- Montechiaro, L., Kaffer, I. L., Quatros, F. C. & Cechin, S. 2011. Feeding habits and reproductive biology of the glass lizard *Ophiodes* cf. *striatus* from subtropical Brazil. North-West. J. Zool. 7: 63-71.
- Montero, G.A., Carnevale, N.J. & Magra, G. 2011. Ensamblajes estacionales de artrópodos epigeos en un bosque de quebracho (*Schinopsis balansae*) en el Chaco Húmedo. Rev. Colomb. Entomol. 37: 294-304.
- Moore, M.C. 1986. Elevated testosterone levels during nonbreeding-season territoriality in a fall-breeding lizard, *Sceloporus jarrovi*. J. Comp. Physiol. A 158: 159-163.
- Moore, M.C. & Lindzey, J. 1992. The physiological basis of sexual behavior in male reptiles. En: C. Gans & D. Crews (eds.), Biology of the Reptilia, Volumen 18, pp. 70-113. University of Chicago Press, Illinois.
- Mouton, P. le Fras N., Flemming, A.F. & Stanley, E. 2012. Synchronized versus asynchronized breeding in cordylid lizards: an evolutionary perspective. J. Zool. 288: 191-198.
- Muth, A. 1980. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. Ecology, 61: 1335-1343.
- Niewiarowski, P. H. & Dunham, A. E. 1998. Effects of mortality risk and growth on a model of reproductive effort: why the Shine and Schwarzkopf model is not general. Evolution 52: 1236-1241.
- Noriega, T., Ibáñez, M.A., Bru, E. & Manes, M.E. 2002. The testicular cycle of captive *Tupinambis meriana* lizards in a temperate environment. Cuadernos de herpetología 16: 119-127.
- Núñez, K. 2012. La herpetofauna de un fragmento de Bosque Atlántico en el Departamento de Itapúa, Paraguay. Bol. Asoc. Herpetol. Esp. 23: 47-52.

- Olsson, M., Birkhead, T. & Shine, R. 1999. Can relaxed time constraints on sperm production eliminate protandry in an ectotherm? *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 159-170.
- Olsson, M. & Shine, R. 2002. Timing of parturition as a maternal care tactic in a alpine lizard species. *Evolution* 52: 1861-1864.
- Ortega-León, A.M., Villagrán-Santa Cruz, M., Zúñiga-Vega, J.J., Cueva del Castillo, R. & Méndez de la Cruz, F.R. 2009. Sperm viability in the reproductive tract of females in a population of *Sceloporus mucronatus* exhibiting asynchronous reproduction. *West. N. Am. Naturalist* 69: 96-104.
- Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *J. Arid. Environ.* 66: 498-532.
- Patterson, J. W. 1991. Rainfall & reproduction in females of the tropical lizard *Mabuya striata striata*. *Oecologia* 86: 419-423.
- Perez-Mellado, V. & De La Riva, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology: the case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). *Copeia* 1993: 969-976.
- Pinheiro, F., Diniz, I.R., Coelho, E. & Bandeira, M.P.S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecol.* 27:132-136.
- Pinto, M.G.M. 1999. Ecología das espécies de lagartos simpátricos *Mabuya nigropunctata* e *Mabuya frenata* (Scincidae), no Cerrado de Brasília e Serra da Mesa (GO). Tesis de maestría, Departamento de Ecología, Universidad de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brasil.
- Pinto, A.C.S., Wiederhecker, H.C. & Colli, G.R. 2005. Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia* 26: 127-137.

- Pizzatto, L. 2005. Reproductive biology of the “glass snake” *Ophiodes fragilis* (Squamata: Anguillidae) in Southeast Brazil. *Herpetol. J.* 15: 9-13.
- Pocco, M.E., Damborsky, M.P. & Cigliano, M.M. 2010. Comunidades de ortópteros (Insecta, Orthoptera) en pastizales del Chaco Oriental Húmedo, Argentina. *Anim. Biodivers. Conserv.* 33.2: 119-129.
- Presst, M.R. 1994. Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*: Why do females take smaller prey than males? *J. Herpetol.* 28: 292-298.
- Prieto, A.S., León, J.R. & Lara, O. 1976. Reproduction in the tropical lizard, *Tropidurus hispidus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 32: 318-323.
- Pyron, R. A., Burbrink, F.T. & Wiens, J.J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evol. Biol.* 13: 93.
- Quinn, H.R. 1979. Reproduction and growth of Texas coral snake (*Micrurus fulvius tenere*). *Copeia* 1979: 453-463.
- Ramírez-Bautista, A., Balderas-Valdivia, C. & Vitt, L.J. 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000: 712-722.
- Ramírez-Bautista, A., Barba-Torres, J. & Vitt, L. J. 1998. Reproductive cycle and brood size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Queretero, México. *J. Herpetol.*: 18-24.
- Ramírez-Bautista, A., García-Collazo, R. & Guillette, L.J., Jr. 2006. Reproductive, fat, and liver cycles of male and female Rose-Bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from coastal areas of southern Veracruz, Mexico. *Southwest. Nat.* 51: 163-171.

- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Ramos, D., Rojas-Martínez, A. & Marshall, J.C. 2009. Fat bodies and liver mass cycles in *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from southern Hidalgo, México. *Herpetol. Conserv. Biol.* 4: 164-170.
- Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B.P., Serrano Muños, C., Cruz-Elizalde, R. & Hernández-Salinas, U. 2014. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. *Acta Zool (Stockholm)* 95: 397-408.
- Ramírez-Bautista, A. & Vitt, L.J. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica*, 53: 423-431.
- Ramírez-Pinilla, M.P. 1991. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus* (Sauria: Tropiduridae). *J. Herpetol.* 25: 205-208.
- Ramírez-Pinilla, M.P. 1992. Actividad reproductiva en tres especies simpátricas del género *Liolaemus* (Reptilia: Sauria: Tropiduridae). *Caldasia* 17: 67-74.
- Ramírez-Pinilla, M.P. 1995. Reproductive & fat body cycles of the oviparous lizard *Liolaemus bitaeniatus* (Sauria: Tropiduridae). *J. Herpetol.* 29: 256-260.
- Ramírez-Pinilla, M.P. 2010. Matrotrofia en reptiles escamados. En: O. Hernández Gallegos, F.R. Méndez de la Cruz & J.F Méndez Sánchez (eds.), *Reproducción en reptiles: morfología, ecología y reproducción*, pp. 109-136. Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Ramírez-Pinilla, M.P., Serrano, V.H. & Galeano, J.C. 2002. Annual reproductive activity of *Mabuya mabouya* (Squamata, Scincidae). *J. Herpetol.* 36: 667-677.
- Ramírez-Pinilla, M.P., Calderón-Espinosa, M.L., Flores-Villela, O., Muñoz-Alonzo, A. & Méndez de la Cruz, F.R. 2009. Reproductive activity of three sympatric

- viviparous lizards at Omiltemi, Guerrero, Sierra Madre del Sur, México. J. Herpetol. 43: 409-420.
- Retallack, G.J. 2001. Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling. J. Geol. 109: 407-426.
- Ribeiro, L.B., Gomides, S.C., Santos, A.O. & Sousa, B.M. 2008. Thermoregulatory behavior of the saxicolous lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae), in a rocky outcrop in Minas Gerais, Brazil. Herpetol. Conserv. Biol. 3: 63-70.
- Ribeiro, L.B., Silva, N.B. & Freire, E.M. X. 2012. Reproductive and fat body cycle of *Tropidurus hispidus* & *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. Revista Chilena de Historia Natural, 85: 307-320.
- Ribeiro, S.C., Teles, D.A., Mesquita, D.O., Almeida, W.O., Dos Anjos, L.A. & Guarnieri, M.C. 2014. Ecology of the skink, *Mabuya arajara* Rebouças-Spieker, 1981, in the Araripe Plateau, northeastern Brazil. J. Herpetol. 49: (en prensa).
- Robert, K.A. & Thompson, M.B. 2000. Energy consumption by embryos of a viviparous lizard, *Eulamprus tympanum*, during development. Comp. Biochem. Physiol. Part A 127: 481-486.
- Rocha, C.F.D. 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. J. Herpetol. 26: 17-23.
- Rocha, C.F.D. 1996. Seasonal shift in lizard diet: the seasonality in food resources affecting the diet of *Liolaemus lutzae* (Tropiduridae). Ciencia e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science 48: 264-269.
- Rocha, C.F.D. & Vrcibradic, D. 1999. Reproductive traits of two sympatric viviparous skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian resting habitat. Herpetol. J. 9: 43-53.

- Rocha, C.F.D., Dutra, G.F., Vrcibradic, D. & Menezes, V.A. 2002. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos archipelago: species list and ecological aspects. *Braz. J. Biol.* 62: 285-291.
- Rodrigues, M.T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool. (São Paulo)*, 31: 1-230.
- Rodrigues, M.T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae), pp. 305-315. En: Vanzolini, P.E. & W.R. Heyer (eds.). *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, R.J.
- Rodríguez-Romero, F., Méndez, F.R. & López-González, L.L. 2005. Análisis comparado del esfuerzo reproductor en algunos lacertilios mexicanos de ambientes tropical y templado. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 2: 168-177.
- Rojas, C.A., Barros, V.A. & Almeida-Santos, S.M. 2013. The reproductive cycle of the male sleep snake *Sibynomorphus mikanii* (Schlegel, 1837) from southeastern Brazil. *J. Morphol.* 274: 215-228.
- Romero-Schmidt, H.L. & Ortega-Rubio, A. 2000. Reproduction of the cape orange-throat whiptail, *Cnemidophorus hyperythrus hyperythrus*. *Herpetological Natural History* 7: 1-7.
- Rossetti, D.F., Bezerra, F.H.R. & Dominguez, J.M.L. 2013. Late Oligocene–Miocene transgressions along the equatorial and eastern margins of Brazil. *Earth-Sci. Rev.* 123: 87-112.
- Ruckstuhl, K.E. & Clutton-Brock, T.H. 2005. Sexual segregation & the ecology of the two sexes. En: K. Ruckstuhl & P. Neuhaus (eds.), *Sexual segregation in*

- vertebrates: ecology of the two sexes, pp. 3-7. University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Saint Girons, H. 1985. Comparative data on lepidosaurian reproduction and some time tables. En: C. Gans (ed.), *Biology of the Reptilia*, Volumen 15, pp. 35-58. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Schoener, T.W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155: 474-477.
- Schoener, T.W. & Gorman, G.C. 1968. Some niche differences in three Lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. *Ecology* 49: 819-830.
- Seigel, R.A. & Fitch, H.S. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* 61: 293-301.
- Sever, D.M. & Hopkins, W.A. 2004. Oviductal sperm storage in the ground skink *Scincella laterale* holbrook (Reptilia: Scincidae). *J. Exp. Zool.* 301A: 599-611.
- Sherbooke, W.C. 1975. Reproductive cycle of a tropical teiid lizard, *Neusticurus eupleopus* Cope, in Peru. *Biotropica* 7: 194-207.
- Shine, R. 1980. "Cost" of the reproduction in reptiles. *Oecologia (Berl.)* 46: 92-100.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. En: C. Gans & F. Billett (eds.), *Biology of the Reptilia*, Volumen 15, p 605-694. John Wiley & Sons, New York.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *Am. Nat.* 131: 124-131.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quart. Rev. Biol.* 64: 419-462.

- Shine, R. & Wall, M. 2005. Ecological divergence between the sexes in reptiles. En: K. Ruckstuhl & P. Neuhaus (eds.), Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes, pp. 221-253. University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Sinervo, B. & Licht, P. 1991. Proximate constraints on the evolution of egg size, number, & total clutch mass in lizards. *Science* 252: 1300-1302
- Smith, C.C. & Fretwell, S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108:499-506.
- Smith, G.R., Rowe, J.W. & Ballinger, R.E. 1996. Intraspecific life history variation in *Sceloporus undulatus*: a factor analysis. *Transaction of the Nebraska Academy of Sciences* 23: 85-90.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123:56-72.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Stearns, S.C. & Koella, J.C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40: 893-913.
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., MacNamara, J. M. & Houston, A. I. 2009. Capital breeding and income breeding: the meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90: 2057-2067.
- Stewart, J.R. & Castillo, R.E. 1984. Nutritional provision of the yolk of two species of viviparous reptiles. *Physiol. Zool.* 57: 377-383.
- Stewart, J.R. & Thompson, M.B. 1993. A novel pattern of embryonic nutrition in a viviparous reptile. *J. Exp. Biol.* 174: 97-108.

- Stewart, J.R. & Thompson, M.B. 2000. Evolution of placentation among squamate reptiles: recent research and future directions. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*, 127: 411-431.
- Strömberg, C.A.E. 2011. Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 39: 517-44.
- Tedesco, M.E., Hernando, A. & Álvarez, B.B. 1992. Hallazgo de *Liolaemus wiegmanni* (Duméril y Bibron, 1837) (Iguania, Liolaemidae) en la provincia de Corrientes (Rep. Argentina). *FACENA* 9: 117-122.
- Tedesco, M.E. & Cei, J.M. 1997. Osteological research on the genus *Kentropyx* from Argentine and revalidation of the specific status for *Kentropyx lagartija* (Gallardo, 1962) (Squamata, Teiidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali* 15: 231-240.
- Teixeira, R.L. & Giovanelli, M. 1999. Ecología de *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) da restinga de Guriri, São Mateus, Es. *Rev. Brasil. Biol.* 59: 11-18.
- Thompson, M.B. & Speake, B.K. 2006. A review of the evolution of viviparity in lizards: structure, function and physiology of the placenta. *J. Comp. Physiol. B* 176: 179-189.
- Tinkle, D.W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *Am. Nat.* 103: 501-516.
- Tinkle, D.W. & Dunham, A.E. 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia* 1986: 1-18.
- Tinkle, D.W. & Gibbons, J.W. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 154: 1-55.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.

- Uetz, P. & Hošek, J. (eds.). 2014. The Reptiles Database [online]. Available from <http://www.reptile-database.org> [accessed 19 November 2014].
- Uller, T. & Olsson, M. 2005. Trade-offs between offspring size and number in the lizard *Lacerta vivipara*: a comparison between field and laboratory conditions. *J. Zool.* (Lond.) 265: 295-299.
- Uribe, M.C. 2002. Aparato reproductor masculino. En: E. Estrada Flores & M.C. Uribe Aranzábal (eds.), Atlas de histología de vertebrados, pp. 133-148. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Braña, F. & Verheyen, R.F. 1992. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatching performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* 48: 220-228.
- Van Sluys, M. 1993. The reproductive cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria: Tropiduridae) in southeastern Brazil. *J. Herpetol.* 27: 28-32.
- Van Sluys, M., Martelotte, S.B., Kiefer, M.C. & Rocha, C.F.D. 2010. Reproduction in neotropical *Tropidurus* lizards (Tropiduridae): evaluating the effect of environmental factors on *T. torquatus*. *Amphibia-Reptilia* 31: 117-126.
- Van Sluys, M., Mendes, H.M., Assis, V.B. & Kiefer, M.C. 2002. Reproduction of *Tropidurus montanus* Rodrigues, 1987 (Tropiduridae) a lizard from a seasonal habitat of southeastern Brazil, and a comparison with other *Tropidurus* species. *Herpetol. J.* 12: 89-97.
- Van Wyk, J.H. 1991. Biennial reproduction in the female viviparous lizard *Cordylus giganteus*. *Amphibia-Reptilia* 12: 329-342.
- Vega, L.E. & Bellagamba, P.J. 2005. Ciclo reproductivo de *Liolaemus gracilis* Bell, 1843 (Iguanidae: Tropidurinae) en las dunas costeras de Buenos Aires, Argentina. *Cuad. herpetol.* 18: 3-13.

- Vences, M., Galán, P., Miramontes, K. & Vieites, D.R. 2004. Weak expression of reproductive seasonality in a dwarf gecko (*Lygodactylus verticillatus*) from arid south-western Madagascar. – *Journal of Arid Environments* 56: 329–338
- Vieira, R.C., Felappi, J.F., Caruccio, R. & Verrastro, L. 2011. Population dynamics of *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) (Squamata, Tropiduridae) in southern Brazil. *South American J. Herpetol.* 6: 215-222.
- Villagrán-Santa Cruz, M., Hernández-Gallegos, O. & Méndez-de la Cruz, F.R. 2009. Reproductive cycle of the lizard *Sceloporus mucronatus* with comments on intraspecific geographic variation. *West. N. Am. Naturalist* 69: 437-446.
- Villagrán-Santa Cruz, M., Méndez- de la Cruz, F.R. & Cuellar, O. 1992. Obligatory sperm storage in the lizard *Sceloporus grammicus*. *Acta Zool. Mex.* 49: 23-31.
- Vitt, L.J. 1981a. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am. Nat.* 117: 506-514.
- Vitt, L.J. 1981b. Tail autotomy and regeneration in the tropical skink, *Mabuya heathi*. *J. Herpetol.* 15: 454-457.
- Vitt, L.J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard, *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983:359-366.
- Vitt, L.J. 1990a. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. *Can. J. Zool.* 69: 504-511.
- Vitt, L.J. 1990b. The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. *Pap. Avulsos Zool.* 37: 107-123.
- Vitt, L.J. 1991a. An introduction to the ecology of cerrado lizards. *J. Herpetol.* 25: 79-90.
- Vitt, L.J. 1991b. Ecology and life history of the wide-foraging *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. *Can. J. Zool.* 69: 2791-2799.

- Vitt, L.J. 1992. Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation. En: W.C. Hamlett (ed.), Reproductive biology of South American vertebrates, pp. 135-149. Springer-Verlag, New York.
- Vitt, L.J. 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Can. J. Zool.* 71: 2370-2390.
- Vitt, L.J. 2015. Lizard reproduction: a history of discovery. En: J.L. Rheubert, D.S. Siegel & S.E. Trauth (eds.), Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara, Reproduction and phylogeny, Volumen 10, pp. 1-26. CRC Press, Taylor & Francys, Florida.
- Vitt, L.J. & Blackburn, D.G. 1983. Reproduction in the lizard *Mabuya heathi* (Scincidae): a commentary on viviparity in New World *Mabuya*. *Can. J. Zool.* 61: 2798-2806.
- Vitt, L.J. & Blackburn, D.G. 1991. Ecology and life history of the viviparous lizard *Mabuya bistrriata* (Scincidae) in the Brazilian Amazonia. *Copeia* 1991: 916-927.
- Vitt, L.J. & Caldwell, J.P. 2009. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 3rd edition. Academic Press, New York.
- Vitt, L.J. & Carvalho, C.M. De. 1992. Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the lavrado area of Roraima, Brazil, with comments on the life histories of tropical teiids lizards. *Can. J. Zool.* 70: 1995-2006.
- Vitt, L.J. & Cooper, W.E. Jr. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: An example of sexual selection. *Can. J. Zool.* 63: 995-1002.
- Vitt, L.J. & Congdon, J. D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112: 595-608.

- Vitt, L.J. & Goldberg, S.R. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* & *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia* 1983: 131-141.
- Vitt, L.J. & Price, H.J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38: 237-255.
- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S. & Espósito, M.C. 2001. Life at the river's edge: ecology of *Kentropyx altamazonica* in Brazilian Amazonia. *Can. J. Zool.* 79: 1855-1865.
- Vitt, L.J., Van Lobel Sels, R.C. & Ohmart, R.O. 1978. Lizard reproduction: annual variation and environmental correlates in the iguanid lizard *Urosaurus graciosus*. *Herpetologica* 34: 241-253.
- Vitt, L.J., Van Lobel Sels, R.C. & Ohmart, R.O. 1978. Lizard reproduction: annual variation and environmental correlates in the iguanid lizard *Urosaurus graciosus*. *Herpetologica* 34: 241-253.
- Vitt, L.J. & Zani, P.A. 1996. Ecology of the elusive tropical lizard *Tropidurus* [= *Uracentron*] *flaviceps* (Tropiduridae) in lowland rain forest of Ecuador. *Herpetologica* 52: 121-132.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. & Avila-Pires, T.C.S. 1997. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (= *Plica*) *umbra* in the Amazon region. *Can. J. Zool.* 75: 1876-1882.
- Vitt, L.J., Zani, P.A., Cadwell, J.P. and Carrillo, E.O. 1995. Ecology of the lizard *Kentropyx pelviceps* (Sauria: Teiidae) in lowland rain forest of Ecuador. *Can. J. Zool.* 73: 691-703.
- Vitt, L.J. & Zani, P.A. 2005. Ecology and reproduction of *Anolis capito* in rain forest of Southeastern Nicaragua. *J. Herpetol.* 39: 36-42.

- Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. 1998. Reproductive cycle and life-history traits of the viviparous skink *Mabuya frenata* in Southeastern Brazil. *Copeia* 1998: 612-619.
- Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. 2002. Ecology of *Mabuya agilis* (Raddi) (Lacertilia, Scincidae) at the restinga of Grumari, Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Revta bras. Zool.* 19 (Supl. 2): 19-29.
- Wang, Z., Xia, Y. & Ji, X. 2011. Clutch frequency affects the offspring size-number trade-off in lizards. *PLoS ONE*, 6(1): e16585.
- Wapstra, E., Swain, R. & O'Reilly, J.M. 2001. Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. *Copeia* 2001: 646-655.
- Warne, R.W., Gilman, C.A., Garcia, D.A. & Wolf, B.O. 2012. Capital breeding and allocation to life-history demands are highly plastic in lizards. *Am. Nat.* 180: 130-141.
- Warner, D.A. & Shine, R. 2007. Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size. *Oecologia* 154: 65-73.
- Watling, J.I., Waddle, J.H., Kizirian, D. & Donnelly, M.A. 2005. Reproductive phenology of three lizard species in Costa Rica, with comments on seasonal reproduction of neotropical lizards. *J. Herpetol.* 39: 341-348.
- Webb, S.D. 1995. Biological implications of the Middle Miocene Amazon seaway. *Science* 269: 361-362.
- Werneck, F., Giugliano, L.G., Collevatti, G. & Colli, G.C. 2009. Phylogeny, biogeography and evolution of clutch size in South American lizards of the genus *Kentropyx* (Squamata: Teiidae). *Mol. Ecol.* 18: 262-278.
- Whiting, A. S., Sites, J.W., Jr., Pellegrino, K.C.M. & Rodrigues, M.T. 2006. Comparing alignment methods for inferring the history of the new world lizard genus *Mabuya* (Squamata: Scincidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 38:719-730.

- Whittier, J.M. & Tokarz, R.R. 1992. Physiological regulation of sexual behavior in female reptiles. En: C. Gans & D. Crews (eds.), *Biological of the Reptilia. Physiology E. Hormones, Brain, and Behavior*, Volumen 18, pp. 24-69. University of Chicago Press, Illinois.
- Wiederhecker, H.C., Pinto, A.C.S. & Colli, G.R. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of central Brazil. *J. Herpetol.* 36: 82-91.
- Wiederhecker, H.C., Pinto, A.C.S., Paiva, M.S. & Colli, G.R. 2003. The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savana. *Phyllomedusa* 2: 9-19.
- Wiens, J.J. & Slingluff, J.L. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution*, 55: 2303-2318.
- Wilhoft, D.C. 1963. Reproduction in the Tropical Australian Skink, *Leiopisma rhomboidalis*. *Am. Midl. Nat.* 70: 442-461.
- Williams, T.D. 2001. Experimental manipulation of female reproduction reveals an intraspecific egg size-clutch size trade-off. *Proc. R. Soc. Lond.* 268: 423-428.
- Winck, G.R. & Cechin, S.Z. 2008. Hibernation and emergence pattern of *Tupinambis meriana* (Squamata: Teiidae) in the Taim Ecological Station, southern Brazil. *Journal of Natural History* 42: 239-247.
- Winck, G.R. & Rocha, C.F.D. 2012. Reproductive trends of Brazilian lizards (Reptilia, Squamata): the relationship between clutch size and body size in females. *North-West. J. Zool.* 8: 57-62.
- Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical Insects. *J. An. Ecol.* 47: 369-381.

- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zamora-Camacho, F.J., Reguera, S. & Moreno-Rueda, G. 2014. Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-meter elevational gradient. *J. Evol. Biol.* 27: 2820-2828.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1: 3-14.

AGRADECIMIENTOS



Agradecimientos

Esta sección es, sin dudas, un trabajo en la que uno debe apelar a la memoria, y aunque no quisiera olvidarme de nadie, es probable que lo haga. Si así fuera, me disculpo por este error involuntario.

Indudablemente una tesis nunca es un trabajo individual, sino que, por el contrario, es un trabajo colectivo en la que recibimos colaboración, sin importar lo pequeña que sea, de muchas personas que nos rodean.

Quisiera agradecer en primer orden a mis padres por la hermosa niñez que me permitieron tener. Allí, en el barrio donde crecí era común encontrar cuises, serpientes, sapos, arañas, hormigas de enormes cabezas, lagunas con peces, pájaros, entre otros bichos, y sin duda fue un gran estímulo para encontrar mi vocación en esta disciplina. A mis papis, mi eterna gratitud, siempre los llevaré presente en mis recuerdos.

A mi familia, mi esposa Mercedes y mis hijos, que de manera incondicional, estuvieron al lado, al frente, por arriba, por detrás, por *dentro*, en fin en todas partes de mi ser durante todo el transcurso de esta tesis. A ellos, los amo.

A mis directoras Nora Ibarzüengoytía y Jorgelina Boretto por depositar su confianza en mí, por compartir sus conocimientos y por la enorme paciencia y dedicación para dirigir esta tesis.

A mis colegas, Roberto Aguirre, Soledad Palomas, Eduardo Etchepare, José Luis Acosta, Julian Valdes, Camila Falcione, María del Rosario Ingaramo, Dionel Aguiar, José Ruiz García, Matias Lamas, por su colaboración en el trabajo de campo.

Al Dr. A. R. Vallejos y a M. A. Solis por permitirme entrar a su laboratorio de Histología y compartir conmigo su tiempo y conocimientos

Al profesor Eduardo Porcel por sus consejos sobre estadística.

A José Miguel y Gabriela Olea por auxiliarme en lo referente a la confección de las figuras, fotos y otros quehaceres de la tesis.

A las instituciones que financiaron e hicieron posible esta tesis: Secretaría General de Ciencia y Técnica (SGCyT) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

A un sinfín de personas por compartir almuerzos, charlas, mates, cafés, risas, consejos, música, palabras de aliento, etc.

A todos GRACIAS.

ANEXO

PUBLICACIONES